БИОГЕННЫЙ МАГНЕТИТ И МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ

НОВОЕ О БИОМАГНЕТИЗМЕ 2

Издательство ·Мир·

Биогенный магнетит и магниторецепция

MAGNETITE BIOMINERALIZATION AND MAGNETORECEPTION IN ORGANISMS

A NEW BIOMAGNETISM

EDITED BY

Joseph L. Kirschvink
CALIFORNIA INSTITUTE OF TECHNOLOGY
PASADENA, CALIFORNIA

Douglas S. Jones
UNIVERSITY OF FLORIDA
GAINESVILLE, FLORIDA

AND

Bruce J. MacFadden
FLORIDA STATE MUSEUM
UNIVERSITY OF FLORIDA
GAINESVILLE, FLORIDA

PLENUM PRESS
NEW YORK AND LONDON

БИОГЕННЫЙ МАГНЕТИТ И МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ

НОВОЕ О БИОМАГНЕТИЗМЕ

В 2-Х ТОМАХ

Под редакцией
Дж. Киршвинка, Д. Джонса,
Б. Мак-Фаддена

Том 2

ПЕРЕВОД С АНГЛИЙСКОГО
ПОД РЕДАКЦИЕЙ
Д-РА ФИЗ.-МАТ. НАУК
В. А. Троицкой
И
Д-РА БИОЛ. НАУК
Ю. А. Холодова

МОСКВА
«МИР»
1989

ББК 28.071
Б63
УДК 57.049

Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме: В 2-х т. Т. 2: Пер. с англ./Под ред. Дж. Киршвинка, Д. Джонса, Б. Мак-Фаддена.– М.: Мир, 1989.– 525 с., ил.
Б63
ISBN 5-03-001275-3

Монографический сборник авторов главным образом из США, а также Англии и Бразилии – первый в мировой литературе обобщающий труд по магнитобиологии. В т. 2 подробно описаны новые методы и технология палеомагнитных и магнитных исследований, рассмотрены экспериментальные данные, свидетельствующие о способности к магниторецепции самых разных животных. Критически проанализирована возможность магниторецепции у человека.

Для специалистов-биологов (биофизиков, физиологов, зоологов, микробиологов, палеонтологов), медиков, геофизиков.

Б $\frac{2007020000\ 514}{041(01)\ 88}$ 149 88, ч. 1 **ББК 28.071**

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-001275-3 (русск.)
ISBN 5-03-001273-7
ISBN 0-306-41993-9 (англ.)

© 1985 Plenum Press, New York
© перевод на русский язык, «Мир», 1989

Магниторецепция и магнитные минералы у живых организмов

IV

Связь между биогенным минеральным магнетитом и чувствительностью к магнитному полю твердо доказана пока лишь для магниточувствительных бактерий; тем не менее гипотеза об основанной на магнетите магниторецепции позволяет уже сейчас сделать целый ряд вполне доступных проверке предсказаний, касающихся биохимии и поведения воспринимающих магнитное поле организмов. Очевидно, частицы магнетита должны локализоваться где-то внутри организма. Предполагают также существование специализированных рецепторов, способных реагировать на перемещения прикрепленных или входящих в состав рецептора частиц магнетита, и таким образом передавать полученную информацию о геомагнитном поле в нервную систему организма. По аналогии с магнетизмом горных пород, можно предположить, что эти частицы одинаково и постоянно намагничены, а их размеры соответствуют размерам одиночных магнитных доменов. Скорее всего кристаллы магнетита представляют собой продукт биохимического осаждения, а не экзогенные неорганические частицы. Эти и другие предсказания, вытекающие из гипотезы магниторецепции, основанной на магнетите, находятся в центре внимания в этом разделе; они явились стимулом для большинства экспериментальных работ в новой области.

Данный раздел охватывает столь широкий круг представителей животного царства, что в кратком введении практически невозможно рассказать о каждом исследовании в отдельности. Но все же стоит, видимо, упомянуть здесь о некоторых наиболее существенных результатах, имеющих особое значение для доказательства гипотезы магниторецепции, основанной на магнетите. Во-первых, в тканях животных обычно находят ферромагнитные минералы, причем у позвоночных большой ферромагнитный центр, по-видимому, локализован около решетчатых костей. Каждый раз, когда удавалось установить природу этого материала, им оказывался магнетит, а у бактерий и тунца, из которых эти частицы были выделены и исследованы с помощью электронной микроскопии, магнетит находился в форме однородных по размерам одиночных магнитных доменов. (Это не вполне справедливо в случае зубцов хитонов – некоторые из них, как известно, обладают суперпарамагнитными и/или многодоменными кристаллами. В то же время найденные у китообразных и черепах сферические магнитные частицы, вероятно, также имеют однодоменную структуру.)

Детальное исследование магнитосом бактерий и зубцов хитонов

показало, что оба организма способны точно контролировать биоминерализацию магнетита, которая идет, видимо, сходным образом, и включает транспорт ионов Fe^{3+}, осаждение ферригидрита и окончательное восстановление его до магнетита. У хитонов этот процесс протекает в клетках и не предполагает участия каких-либо симбиотических бактерий. Иными словами, хитоны должны иметь собственную биохимическую «технологию» для биоминерализации магнетита. Не исключено, что такой способностью обладают и другие представители многоклеточных животных.

В заключение необходимо отметить ряд предсказаний, вытекающих из гипотезы магниторецепции, основанной на магнетите. Их проверка позволила бы полностью и окончательно подтвердить эту гипотезу. Важнее всего, пожалуй, детальное изучение микроанатомии рецепторов. Хотя большинство содержащих магнетит структур локализовано у позвоночных по соседству с нервной тканью, фактическая объемная плотность кристаллов составляет лишь несколько частей на миллиард. Все это превращает гистологические исследования в утомительные поиски магнитосомы «в стоге сена», даже если использовать методики специфичного к магнетиту окрашивания препаратов или просвечивающую электронную микроскопию тонких срезов. Далее необходима идентификация нейронов, передающих информацию от рецепторов в мозг, и регистрация их ответов на магнитные стимулы. И наконец, для выбора между магнетитным и другими возможными механизмами рецепции нужны специфические лабораторные поведенческие тесты. Например, если бы у пчел удалось выработать условный рефлекс на различение магнитного севера и юга, то эксперимент с импульсным перемагничиванием позволил бы скачком изменить полярность внутреннего компаса, а следовательно, и выработанную поведенческую реакцию. Это уникальный тест на наличие ферромагнитного компаса, и он уже прекрасно зарекомендовал себя в опытах с магниточувствительными бактериями. К сожалению, большинство животных не способны определять полярность магнитного поля, что делает данный тест неинформативным. Однако существуют и другие возможности проверки гипотезы, открывающие широкие перспективы для будущих исследований.

Глава 13

ИЗУЧЕНИЕ С ПОМОЩЬЮ МЁССБАУЭРОВСКОЙ СПЕКТРОСКОПИИ ПРОДУКТОВ БИОМИНЕРАЛИЗАЦИИ ЖЕЛЕЗА В МАГНИТОЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ БАКТЕРИЯХ

Ричард Б. Френкель, Джорджиа К. Папаэфтимиу, Ричард П. Блейкмор[1]

1. Основы мёссбауэровской спектроскопии

Мёссбауэровская спектроскопия – это метод, основанный на использовании ядерного γ-резонанса. Он широко применяется для исследования электронной структуры железа в биологических системах. Ценность его заключается в том, что он очень чувствителен к изменению физического окружения ядер ^{57}Fe (расположению лигандов и их природе, магнитной структуре и т. д.). При этом регистрируется только сигнал от ^{57}Fe, т. е. измеряется вклад лишь тех элементов изучаемой системы, которые влияют на окружение атомов железа. В отличие от методов, основанных на измерении магнитной восприимчивости или намагниченности, данный метод позволяет различать неэквивалентные состояния железа. Применению мёссбауэровской спектроскопии посвящены специальные обзоры (Greenwood, Gibb, 1971; Bancroft, 1973; Cohen, 1976, 1981), поэтому здесь мы ограничимся кратким изложением основ данного метода, сосредоточив внимание на его применении для исследования ^{57}Fe. Затем мы рассмотрим данные об изучении методом мёссбауэровской спектроскопии железосодержащих продуктов биоминерализации и магнитных включений в магниточувствительных бактериях.

1.1. Поглощение γ-квантов ядрами

Ядра обладают дискретным набором энергетических уровней, соответствующих различным протонным и нейтронным конфигурациям. Каждый энергетический уровень характеризуется значением спинового углового момента (спином) и другими физическими параметрами. На рис. 13.1 показаны нижние энергетические уровни изотопа ^{57}Fe (он составляет 2,2% от общего количества железа в природе). Стабильному основному состоянию соответствует спин $I_0 = {}^1/_2$; от возбужденного

[1] *Richard B. Frankel, Georgia C. Papaefthymiou*, Francis Bitter National Magnet Laboratory, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, Massachusetts 02139. *Richard P. Blakemore*, Department of Microbiology, University of New Hampshire, Durham, New Hampshire 03824.

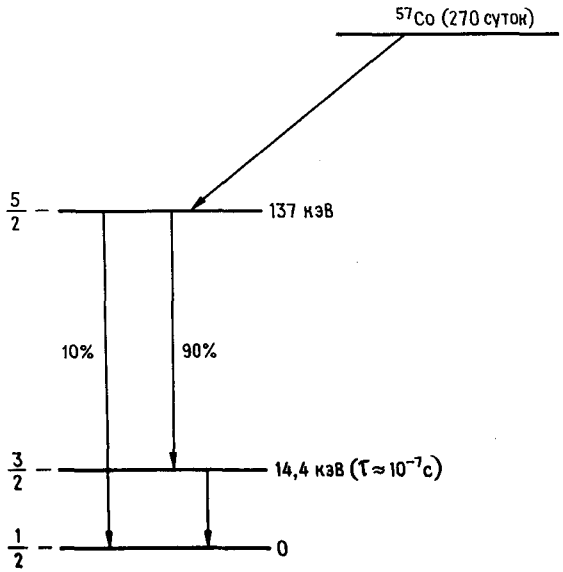


Рис. 13.1. Схема радиоактивного распада ^{57}Co до ^{57}Fe.

уровня со спином $I_{14,4} = {}^3/_2$ его отделяет энергия $\Delta E = 14{,}4$ кэВ. Ядро ^{57}Fe в возбужденном состоянии, образующееся, например, при распаде радиоактивного ^{57}Co, может перейти в основное состояние либо путем излучения γ-кванта с энергией 14,4 кэВ, либо в результате электронной конверсии; характерное время такого перехода составляет примерно 10^{-7} с. С другой стороны, ядро, находящееся в основном состоянии, может перейти в возбужденное состояние с энергией 14,4 кэВ, поглотив γ-квант с соответствующей энергией E_γ. Вероятность такого перехода, или, иначе говоря, сечение поглощения, зависит от энергии γ-кванта. Эта величина максимальна, когда $E_\gamma = \Delta E$, и уменьшается наполовину при $E_\gamma = \Delta E \pm \Gamma/2$, где Γ – естественная ширина линии для возбужденного состояния с энергией 14,4 кэВ. В соответствии с принципом неопределенности ширина линии связана с временем жизни возбужденного состояния соотношением

$$\Gamma = h/2\pi\tau, \qquad (1)$$

где h – постоянная Планка. Поскольку $\tau = 10^{-7}$ с, для возбужденного состояния с энергией 14,4 кэВ $\Gamma = 5 \cdot 10^{-9}$ эВ. Таким образом, $\Gamma/\Delta E \simeq \simeq 10^{-12}$!

Поскольку γ-квант обладает импульсом, в соответствии с законом сохранения момента количества движения при его поглощении ядром должен наблюдаться эффект отдачи. Таким образом, часть энергии γ-квантов тратится на отдачу и не участвует в возбуждении ядра. Импульс γ-кванта равен $p = E_\gamma/c$, соответственно энергия отдачи состав-

ляет

$$R = p^2/2M_n = E_\gamma^2/2M_nc^2, \qquad (2)$$

где M_n – масса ядра, c – скорость света. Для ^{57}Fe $R \simeq 0{,}002$ эВ, т. е. $R \gg \Gamma$. Из-за эффекта отдачи вероятность поглощения γ-кванта мала, даже когда E_γ в точности совпадает с ΔE. Замечательное открытие Мёссбауэра заключается в обнаружении того факта, что если ядро помещено в кристаллическую решетку, то с определенной вероятностью импульс отдачи воспринимается всей массой образца. При этом $R \to 0$, поскольку масса ядра M_n в знаменателе уравнения (2) заменяется массой всего образца, т. е. величиной, примерно в 10^{23} раза большей. Таким образом, эффект Мёссбауэра заключается в поглощении и испускании ядром γ-квантов без отдачи.

Вероятность f поглощения без отдачи зависит от M_n, E_γ и колебательных спектров твердого тела, а также от температуры, уменьшаясь с ее увеличением. Эти и некоторые другие обстоятельства ограничивают число изотопов, для которых может наблюдаться резонансное поглощение.

Чаще всего в качестве источника γ-квантов с энергией 14,4 кэВ при мёссбауэровской спектроскопии железа, присутствующего в различных образцах, используют радиоактивный ^{57}Co, который распадается с образованием ^{57}Fe с периодом полураспада, равным 270 сут. Испускание γ-квантов, как и их поглощение, сопровождается отдачей, но, если радиоактивные ядра включены в кристаллическую решетку, эффект отдачи может отсутствовать. На практике ^{57}Co, образующийся в циклотроне, вносят путем электроосаждения в поверхностный слой металлической подложки из хрома, меди, родия, палладия или платины.

Для наблюдения резонансного поглощения необходимо, чтобы энергия γ-излучения могла изменяться на величину порядка нескольких Γ. Для этого используют эффект Доплера: при перемещении источника γ-квантов относительно поглощающего образца частота излучения, а следовательно, и энергия изменяются. Изменение энергии равно

$$\delta E = (v/c)\, E_\gamma, \qquad (3)$$

где v – относительная скорость. Для ^{57}Fe $\delta E = 2\Gamma$ при $v = 0{,}2$ мм/с, так что для перекрывания всей области резонанса достаточны скорости 1–10 мм/с.

Процедура записи спектра обычно заключается в измерении зависимости интенсивности прошедшего через поглощающий образец γ-излучения от скорости v, которая связана с энергией соотношением (3). При больших положительных и отрицательных скоростях наблюдается большое пропускание, поскольку из-за эффекта Доплера энергия γ-квантов отличается от резонансного значения. При скоростях, близких к нулю, вероятность поглощения велика и интенсивность излучения, прошедшего через образец, соответственно относительно мала. Ширина регистрируемых линий составляет по меньшей мере 2Γ, поскольку

складывается из естественной ширины линии как источника, так и поглощающего материала.

1.2. Сверхтонкие взаимодействия

Взаимодействие ядра со своим окружением влияет на положение энергетических уровней ядра, а соответственно и на характер спектра поглощения γ-излучения (Freeman, Frankel, 1967). Этим и обусловлено широкое применение мёссбауэровской спектроскопии. Подобные взаимодействия называют сверхтонкими, поскольку они приводят к сдвигу или расщеплению энергетических уровней, существенно меньшему, чем разность энергий основного и возбужденного состояний, но все же сравнимому с величиной Г или даже превышающему ее.

К наиболее важным характеристикам, определяющим форму спектра, относятся: 1) изомерный сдвиг; 2) квадрупольное расщепление; 3) магнитное сверхтонкое расщепление (рис. 13.2). Соответствующие взаимодействия приводят к смещению или расщеплению энергетических уровней ядра и могут быть представлены в виде произведения ядерных и электронных составляющих. Ядерные составляющие определяются экспериментально измеряемыми характеристиками соответствующих ядерных энергетических уровней. Электронные составляющие зависят от электронного окружения. Их определение позволяет получить информацию об электронной структуре образца.

Изомерный сдвиг обусловлен различием среднеквадратичных радиусов ядра в основном и возбужденном (с энергией 14,4 кэВ) состояниях. Вследствие этого электростатическое взаимодействие между за-

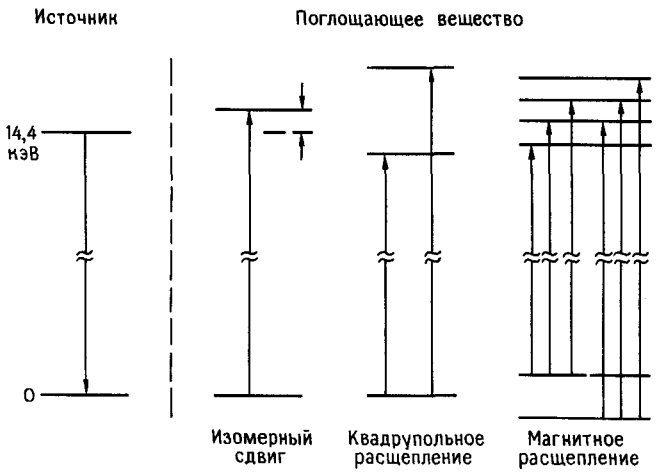


Рис. 13.2. Влияние сверхтонких взаимодействий на положение энергетических уровней ядра ^{57}Fe.

ряженным ядром и окружающими его электронами меняется при переходе ядра в возбужденное состояние, и разность энергий основного и возбужденного уровней зависит от полной электронной плотности у ядра. Её величина определяется в основном собственными электронами атома, но зависит также от его химического окружения. Таким образом, разность энергий основного и возбужденного состояний ядра меняется с изменением химического окружения атома, что проявляется в сдвиге максимума спектра поглощения. Если источник γ-излучения по своей химической природе отличается от поглощающего вещества, то резонансное поглощение наблюдается не при $v = 0$, а при бóльших или меньших скоростях. Значительные различия в характере распределения плотности *s*-электронов, а следовательно и большой изомерный сдвиг наблюдаются в случае атомов железа с разной степенью окисленности. Так, для Fe^{2+} и Fe^{3+} изомерный сдвиг различается более чем на 1 мм/с. Значения изомерного сдвига обычно указывают относительно металлического железа.

Если симметрия окружения атома железа меньше кубической, то в результате взаимодействия ядерного квадрупольного момента с градиентом электрического поля, обусловленным асимметричным распределением электронной плотности, может происходить расщепление ядерного уровня с энергией 14,4 кэВ. Поскольку этому уровню соответствует спин $I = {}^3/_2$, степень его вырождения равна $(2I + 1)$, т. е. четырем. Из-за квадрупольного взаимодействия этот уровень расщепляется на два подуровня, каждый из которых дважды вырожден. Спектр поглощения представлен двумя пиками одинаковой интенсивности (в случае поликристаллического поглощающего образца). Величина расщепления ΔE_Q непосредственно характеризует градиент электрического поля, зависящий от локального электронного окружения и орбитального углового момента. Трехвалентное железо Fe^{3+} (в высокоспиновом состоянии) имеет наполовину заполненную 3*d*-оболочку, и его орбитальный угловой момент равен нулю, поэтому величина квадрупольного расщепления для него обычно мала, $\Delta E_Q < 1{,}0$ мм/с. У двухвалентного железа Fe^{2+} на следующей за наполовину заполненной 3*d*-оболочкой имеется дополнительный электрон, поэтому Fe^{2+} может обладать нескомпенсированным орбитальным угловым моментом, что приводит к значительному квадрупольному расщеплению с $\Delta E_Q > 2{,}0$ мм/с.

В магнитном поле снимается четырехкратное вырождение возбужденного состояния с $I = {}^3/_2$ и двухкратное вырождение основного состояния с $I = {}^1/_2$. Величина расщепления уровней зависит от напряженности магнитного поля у ядра и от магнитного момента ядра в основном и возбужденном состояниях. Из восьми переходов между четырьмя подуровнями возбужденного состояния и двумя подуровнями основного разрешены всего шесть, и в мёссбауэровском спектре обычно наблюдается только шесть линий (рис. 13.3). Внутреннее магнитное поле (магнитное поле сверхтонкого взаимодействия H_{hf}) обусловлено взаимодействием ядерного магнитного момента с магнитным моментом

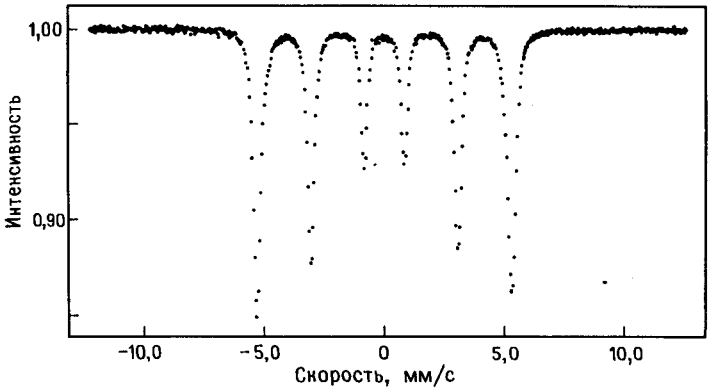


Рис. 13.3. Мёссбауэровский спектр металлического железа при комнатной температуре.

атома в целом. Для Fe^{3+}, находящегося в высокоспиновом состоянии и имеющего пять неспаренных электронов, H_{hf} обычно составляет величину ~ 500 кЭ и имеет отрицательный знак, т. е. вектор напряженности внутреннего магнитного поля антипараллелен атомному магнитному моменту. У двухвалентного железа Fe^{2+} атомный магнитный момент, как правило, меньше и в большей степени меняется от соединения к соединению из-за различий в орбитальных вкладах; соответственно поле H_{hf} меньше и более вариабельно. В металлическом железе, где магнитный момент атома равен $2{,}2\mu_B$ (μ_B – магнетон Бора), напряженность внутреннего магнитного поля равна -330 кЭ (при комнатной температуре).

Магнитное поле вызывает прецессию магнитного момента ядра с частотой ν_L, пропорциональной напряженности поля; время одного оборота называется временем ларморовской прецессии. Для атома Fe^{3+} с $|H_{hf}| = 500$ кЭ оно равно $\sim 10^{-7}$ с. Если частота колебаний напряженности поля или изменения его знака, обусловленные флуктуациями атомного магнитного момента, меньше, чем время ларморовской прецессии, то магнитное расщепление не наблюдается и мёссбауэровский спектр представляет собой одну линию (или квадрупольный дублет). Как правило, именно такая картина имеет место в случае парамагнитных атомов железа. В то же время для соединений, в которых железо находится в ферро-, ферри- или антиферромагнитном состоянии, когда каждый атомный магнитный момент жестко ориентирован в кристаллической решетке, в спектре наблюдаются все шесть линий. С повышением температуры и достижением точки Кюри или точки Нееля (температуры исчезновения магнитной упорядоченности), выше которой вещество становится парамагнитным, расщепление пропадает и спектр сжимается в одну линию (или квадрупольный дублет).

Магнитное расщепление может наблюдаться и в парамагнетиках,

когда спин электрона ориентирован во внешнем магнитном поле. Величина магнитного сверхтонкого расщепления при этом зависит от степени поляризованности или намагниченности парамагнетика, которая увеличивается с увеличением отношения H_0/T до максимального значения, соответствующего состоянию магнитного насыщения. При наличии внешнего поля начинают играть роль еще два фактора. Во-первых, магнитное поле у ядра H_n теперь представляет собой векторную сумму внешнего поля H_0 и внутреннего поля H_{hf}:

$$\mathbf{H}_n = \mathbf{H}_{hf} + \mathbf{H}_0. \quad (4)$$

В парамагнетиках, где атомный момент параллелен H_0, это векторное уравнение сводится к скалярному и величина H_0 просто прибавляется к H_{hf} или вычитается из нее. Поскольку величина H_{hf} обычно отрицательна, напряженность результирующего поля равна разности H_{hf} и H_0. Например, в случае атомов Fe^{3+} с $|H_{hf}| = 500$ кЭ, помещенных при низкой температуре во внешнее поле напряженностью 60 кЭ, будет наблюдаться расщепление, соответствующее полю напряженностью 440 кЭ. Во-вторых, относительная интенсивность спектральных линий зависит от ориентации H_n относительно направления распространения γ-излучения. Если γ-кванты распространяются параллельно направлению поля, то интенсивности шести линий спектра относятся как 3:0:1:1:0:3. Если γ-кванты распространяются перпендикулярно направлению поля, то отношение интенсивностей равно 3:4:1:1:4:3. В поликристаллическом, магнитно упорядоченном образце отношение интенсивностей усредняется и имеет вид 3:2:1:1:2:3.

Аналогичные эффекты будут наблюдаться и для любого магнитно упорядоченного вещества, помещенного во внешнее магнитное поле (Chappert et al., 1979). В ферромагнетиках вектор намагниченности обычно ориентирован параллельно H_0, и напряженность магнитного поля у ядра равна разности H_{hf} и H_0. Интенсивности линий спектра при этом следуют приведенным выше закономерностям. В случае ферримагнетиков, содержащих две или более магнитных подрешетки с противоположно ориентированными магнитными моментами, результирующий магнитный момент ориентирован параллельно приложенному полю, и величина H_0 будет вычитаться из H_{hf} тех атомов, магнитные моменты которых параллельны результирующему магнитному моменту, и складываться с H_{hf} тех атомов, чьи моменты антипараллельны ему. У антиферромагнетиков магнитные моменты двух антипараллельных магнитных подрешеток взаимно компенсируются, поэтому результирующий магнитный момент, который мог бы ориентироваться во внешнем магнитном поле, равен нулю. Внешнее поле просто приводит к уширению линий спектра, не меняя их положения и относительной интенсивности.

С помощью мёссбауэровской спектроскопии можно наблюдать суперпарамагнетизм в малых частицах вещества, обладающего магнитной упорядоченностью. Это явление обусловлено происходящим под дейст-

вием тепловых флуктуаций изменением ориентации векторов намагниченности (или ориентации намагниченности подрешеток в случае антиферромагнетиков) относительно энергетически эквивалентных кристаллографических осей. Соответствующие состояния разделены энергетическими барьерами, высота которых пропорциональна KV, где K – энергия магнитной анизотропии на единицу объема, V – объем частицы. Каждое вещество, обладающее магнитными свойствами, характеризуется своим значением K. Частота переходов определяется как

$$f = f_0 \exp(-KV/2k_B T), \tag{5}$$

где f_0 – константа, k_B – постоянная Больцмана. Как мы уже отмечали, изменения мёссбауэровского спектра происходят при $f \simeq \nu_L$ – частоте ларморовской прецессии. В случае Fe^{3+}, для которого $|H_{hf}| = 500$ кЭ, $\nu_L \simeq 10^7$ с$^{-1}$. В соответствии с уравнением (5) для частиц данного размера это условие выполняется при определенной температуре T_B. При $T < T_B$ наблюдается полное магнитное расщепление спектра, а при $T > T_B$ – сжатый или парамагнитный спектр (одна линия или квадрупольный дублет). Если частицы образца различаются по размерам, то условие $f = \nu_L$ для них будет выполняться при разной температуре. При этом существует интервал температур, в котором состоящий из шести линий и сжатый спектры наблюдаются одновременно, причем интенсивность первого с повышением температуры уменьшается, а второго увеличивается. Примером такого рода может служить железосодержащий белок ферритин (см. ниже). Следует отметить, что условия, при которых можно наблюдать явление суперпарамагнетизма с помощью мёссбауэровской спектроскопии, отличаются от таковых для случая измерения намагниченности. Если $f = 1$ с$^{-1}$, то остаточная намагниченность очень быстро исчезает, и тем не менее по временны́м масштабам, характерным для мёссбауэровской спектроскопии, суперпарамагнитное состояние оказывается достаточно стабильным.

1.3. Спектроскопия оксидов и гидроксидов железа

Мёссбауэровская спектроскопия применялась для исследования состояния железа во многих соединениях и минералах. Поскольку оксиды и гидроксиды железа наиболее интересны с точки зрения процессов его биоминерализации, ниже мы кратко рассмотрим их спектральные характеристики.

α-Fe_2O_3, гематит, имеет плотно упакованную решетку из атомов кислорода и расположенных по вершинам октаэдра атомов Fe^{3+}. Температура магнитного упорядочения составляет 950 K. Вплоть до 250 K магнитная упорядоченность носит антиферромагнитный характер. При 250 K происходит переход, известный как переход Морина, в слабо ферромагнитное состояние, во время которого две подрешетки поворачиваются относительно друг друга, что приводит к появле-

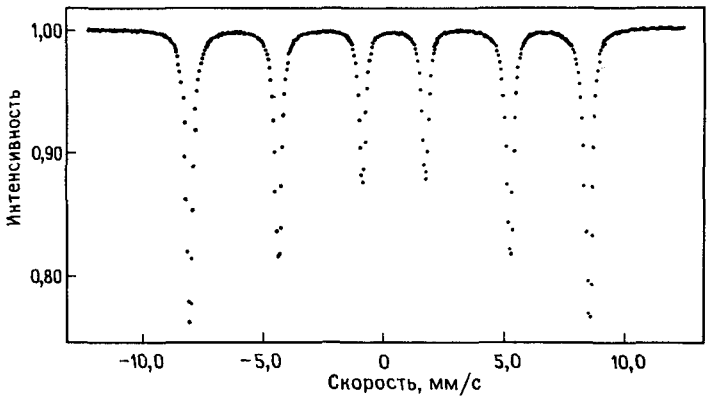


Рис. 13.4. Мёссбауэровский спектр α-Fe_2O_3 при комнатной температуре.

нию слабого результирующего магнитного момента. Мёссбауэровский спектр состоит из шести линий; величина магнитного расщепления соответствует полю 515 кЭ при комнатной температуре и 540 кЭ при 4,2 K (рис. 13.4). Во время перехода Морина спектр претерпевает незначительные изменения (van der Woude, 1966).

γ-Fe_2O_3, маггемит, имеет шпинельную структуру (XY_2O_4), где X – атомы Fe^{3+}, расположенные в вершинах тетраэдра, а Y – октаэдрически упорядоченные атомы Fe^{3+}. Ориентация магнитных моментов атомов железа, занимающих позиции X и Y, антипараллельна, поэтому γ-Fe_2O_3 является ферримагнетиком. Мёссбауэровские спектры атомов железа, находящихся в этих двух положениях, почти одинаковы, но их можно различить при наложении внешнего магнитного поля. Для атомов железа, занимающих положения X и Y, значения H_{hf} при комнатной температуре составляют 490 и 500 кЭ соответственно (Armstrong et al., 1966).

Fe_3O_4, магнетит, имеет обращенную шпинельную структуру (XY_2O_4); здесь X – тетраэдрически координированные атомы Fe^{3+}, а два атома Y – Fe^{2+} и Fe^{3+} – расположены в вершинах октаэдра. Эта структура ферримагнитна; магнитные моменты октаэдрически координированных атомов Fe^{2+} и Fe^{3+} параллельны друг другу и антипараллельны магнитному моменту атомов Fe^{3+}, расположенных в вершинах тетраэдра. При комнатной температуре происходит быстрый обмен электронами между атомами железа, занимающими положение Y, и мёссбауэровский спектр состоит из двух перекрывающихся спектров, один из которых отвечает атомам Fe^{3+} в положении X, а другой представляет собой усредненный спектр атомов Fe^{2+} и Fe^{3+}, занимающих положение Y (рис. 13.5, *A*). У второго из упомянутых спектров сверхтонкое расщепление (H_{hf} = 453 кЭ) меньше, а изомерный сдвиг более положителен, чем у спектра атомов железа в положении X (H_{hf} = 491 кЭ); это связано с

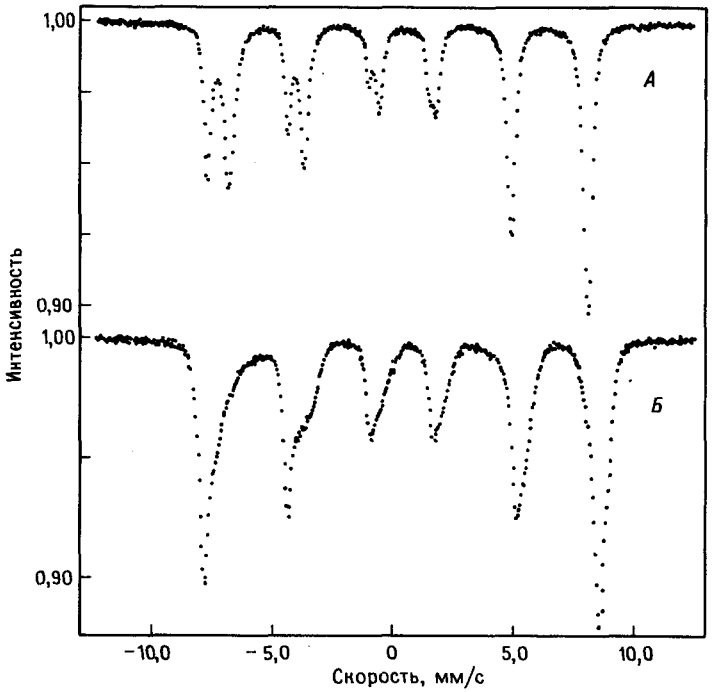


Рис. 13.5. Мёссбауэровский спектр Fe_3O_4 при комнатной температуре (*А*) и при 80 К (*Б*).

большей восстановленностью атомов железа в положении Y. При температуре ниже ~ 120 К (температура так называемого перехода Вервея) Fe_3O_4 имеет сложную магнитную структуру, что отражается на характере спектра: он состоит из двух лишь частично разрешенных перекрывающихся спектров со значениями H_{hf}, равными 500 и 480 кЭ соответственно (рис. 13,5, *Б*). Первый из них порождается атомами Fe^{3+}, занимающими положения X и Y и имеющими, как и в γ-Fe_2O_3, сходные спектры. Второй спектр порождается атомами Fe^{2+} в положении Y (Banerjee et al., 1967; Hargrove, Kundig, 1970).

С помощью мёссбауэровской спектроскопии были исследованы также небольшие частицы Fe_3O_4; при этом наблюдались суперпарамагнитные эффекты (McNabb et al., 1968).

У α-FeOOH, гётита, атомы Fe^{3+} расположены в вершинах неправильного октаэдра. При температуре ниже примерно 400 К эта структура антиферромагнитна. При низкой температуре внутреннее магнитное поле, определенное из мёссбауэровского спектра, равно примерно 500 кЭ, а с повышением температуры до комнатной оно уменьшается до 380 кЭ (Forsyth et al., 1968). У β-FeOOH атомы Fe^{3+} также расположены

в вершинах октаэдра, но структура при этом нестехиометрична. При температуре ниже 295 K магнитная упорядоченность носит антиферромагнитный характер; внутреннее магнитное поле, определенное из мёссбауэровского спектра, равно 475 кЭ при низкой температуре (Dezsi et al., 1967). γ-FeOOH, лепидокрокит, похож на β-FeOOH, но имеет сложную слоистую структуру. Он остается парамагнитным до температуры 77 K; при дальнейшем охлаждении возникает антиферромагнитная упорядоченность. При этом температура Нееля выражена нечетко, и в интервале температур примерно 10 K расщепленный спектр сосуществует со сжатым спектром. H_{hf} при низкой температуре равно 460 кЭ (Johnson, 1969). У δ-FeOOH атомы Fe^{3+} включены в гексагональную плотно упакованную решетку из атомов кислорода, причем в разных слоях содержится неравное количество атомов Fe^{3+}. В отличие от других модификаций FeOOH магнитная структура имеет ферримагнитный характер; при 80 K наблюдаются два перекрывающихся мёссбауэровских спектра с H_{hf}, равными 505 и 525 кЭ (Dezsi et al., 1967).

$5Fe_2O_3 \cdot 9H_2O$, ферригидрит, – это встречающийся в природе гидроксид железа, как предполагают, близкий по структуре железосодержащей сердцевине белка ферритина. Природные и искусственно полученные образцы различаются по степени кристалличности и соответственно имеют разные рентгенограммы. Ионы Fe^{3+} расположены в вершинах октаэдра и координационно связаны с O, OH и OH_2. Мёссбауэровский спектр при комнатной температуре имеет вид квадрупольного дублета с уширенными линиями; это означает, что атомы железа находятся в нескольких, слегка различающихся положениях. При 4,2 K наблюдается магнитно расщепленный спектр с $H_{hf} \simeq 500$ кЭ и с уширенными линиями, что свидетельствует о наличии некоторого распределения значений H_{hf} (Murad, Schwertmann, 1980).

Получен также спектр встречающегося в природе в виде аморфного геля гидроксида железа. Химический состав этого вещества соответствует формуле $Fe(OH)_3 \cdot 0{,}9H_2O$ с атомами железа в вершинах октаэдра, однако структурная упорядоченность на сколько-нибудь больших расстояниях в нем отсутствует. При $T > 20$ K спектр имеет вид квадрупольного дублета. При 4,2 K спектр расщепляется; определяемое из его параметров внутреннее поле $H_{hf} = 460$ кЭ. Опыты с наложением внешнего магнитного поля показывают, что это вещество парамагнитно при $T > 100$ K, суперпарамагнитно при 10 K $< T <$ 100 K и магнитно упорядочено при температуре ниже 10 K (Coey, Readman, 1973).

1.4. Продукты биоминерализации

С помощью мёссбауэровской спектроскопии были исследованы некоторые продукты биоминерализации железа (табл. 13.1), в частности те из них, которые входят в состав сердцевины (ядра) железосодержащих белков – ферритина, гемосидерина и гастроферрина. Эти белковые молекулы представляют собой крупные глобулы сферической формы диа-

Таблица 13.1. Параметры мёссбауэровских спектров различных объектов при 80 K

Объект	δ, мм/с[1)]	ΔE_Q, мм/с[2)]
A. magnetotacticum		
Спектр Б	0,47 ± 0,03	0,65 ± 0,05
Спектр В	1,32	3,17
Магнитонечувствительные бактерии	0,47	0,68
Клонированные магнитонечувствительные бактерии	0,51	0,65
Ферритин	0,47	0,73
E. coli		
Железосодержащий материал	0,50	0,66
Molpadia intermedia		
Кожные гранулы	0,48	0,84
Ферригидрит[3)]	0,47	0,74
Аморфный гель гидроксида железа[4)]	0,47	0,81

[1)] Величина изомерного сдвига относительно металлического железа при комнатной температуре.
[2)] Величина квадрупольного расщепления.
[3)] Murad, Schwertmann, 1980.
[4)] Coey, Readman, 1973.

метром 120 Å; железосодержащее ядро имеет диаметр 70 Å. Железо выделяется из них в виде комплекса примерно следующего состава: $(FeOOH)_8 \cdot FeO \cdot PO_4H_2$ (Blaise et al., 1965).

Мёссбауэровский спектр ферритина из селезенки лошади свидетельствует о том, что в интервале $20\ K < T < 60\ K$ происходит суперпарамагнитный переход. При температуре ниже 20 K наблюдается магнитное расщепление с $H_{hf} \simeq 500$ кЭ. При температуре выше 60 K спектр имеет вид квадрупольного дублета. При температурах между 20 и 60 K одновременно наблюдаются и магнитно расщепленный спектр, и квадрупольный дублет, причем с повышением температуры интенсивность первого уменьшается, а второго увеличивается. Эти спектральные эффекты указывают на существование железосодержащих частиц со средним диаметром 70 Å и константой магнитной анизотропии, равной 10^4 эрг/см^3. Спектры гемосидерина очень близки к спектрам ферритина (рис. 13.6). Спектры ферритина, выделенного из гриба *Phycomyces*, и бактериоферритина из *Azotobacter* аналогичны спектрам ферритина млекопитающих, но суперпарамагнетизм наблюдается при более низких температурах. Если структура ядра во всех ферритинах одинакова, то более низкая температура магнитного упорядочения у растительных и бактериальных ферритинов может быть связана с меньшим размером железосодержащих частиц (Oosterhuis, Spartalian, 1976).

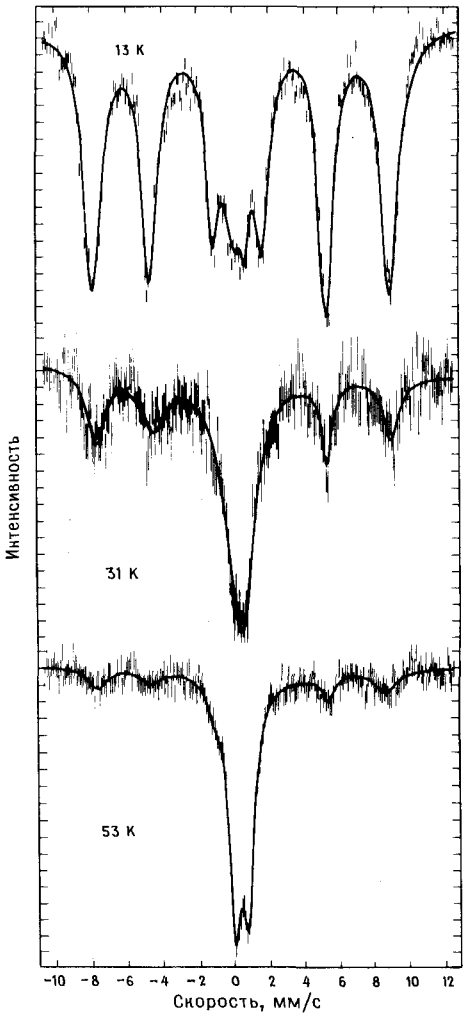


Рис. 13.6. Мёссбауэровский спектр гемосидерина из сердечной мышцы (Kaufman et al., 1980).

У *E. coli* и таких прокариот, как *Proteus mirabilis* и *M. capricolum*, обнаружен железосодержащий материал неизвестного состава. Мёссбауэровский спектр такого материала из *E. coli* при $T > 10$ K представляет собой квадрупольный дублет с параметрами, характерными для Fe^{3+} в высокоспиновом состоянии. При $T < 1$ K происходит сверхтонкое магнитное расщепление и наблюдается спектр из шести линий с параметрами, соответствующими напряженности внутреннего магнитного поля у ядра, равной 430 кЭ. При температуре выше 1 K линии уширяются, степень расщепления уменьшается, и примерно

при 3,5 K спектр сжимается в квадрупольный дублет. В интервале 1,2 K < T < 3,5 K наблюдаются одновременно и дублет, и секстет, что говорит о некотором разбросе температур магнитного перехода. Это свидетельствует о более низкой, чем в ферритине, энергии магнитного взаимодействия между атомами железа, что, возможно, связано с менее плотной упаковкой атомов железа (Bauminger et al., 1980).

Molpadia intermedia – это морское беспозвоночное, у которого имеются богатые железом и фосфатом кожные гранулы разного размера – от 10 до 350 мкм. Эти гранулы состоят из слоев, образованных субъединицами двух типов, форма которых варьирует от сферической до эллипсоидной, а диаметр – от 0,03 до 0,24 мкм; субъединицы отделены друг от друга веществом органического происхождения, которое образует капсулу вокруг каждой из них. Субъединицы одной разновидности содержат воду, железо, фосфат и в меньших количествах кальций и магний. Эти отложения по данным рентгеновской кристаллографии имеют аморфную структуру и в свою очередь состоят из электронноплотных субъединиц диаметром 90–140 Å. Железо присутствует в виде полимерных ячеек гидроксида трехвалентного железа, аналогичных железосодержащим мицеллам ферритина (Lowenstam, Rossman, 1975).

Мёссбауэровский спектр в интервале температур от 10 до 300 K представляет собой уширенный квадрупольный дублет, что свидетельствует о некотором разбросе значений градиента электрического поля в местах расположения атомов железа. При температуре ниже 10 K спектр растягивается и в нем проявляется магнитная сверхтонкая структура, причем напряженность внутреннего магнитного поля у ядра увеличива-

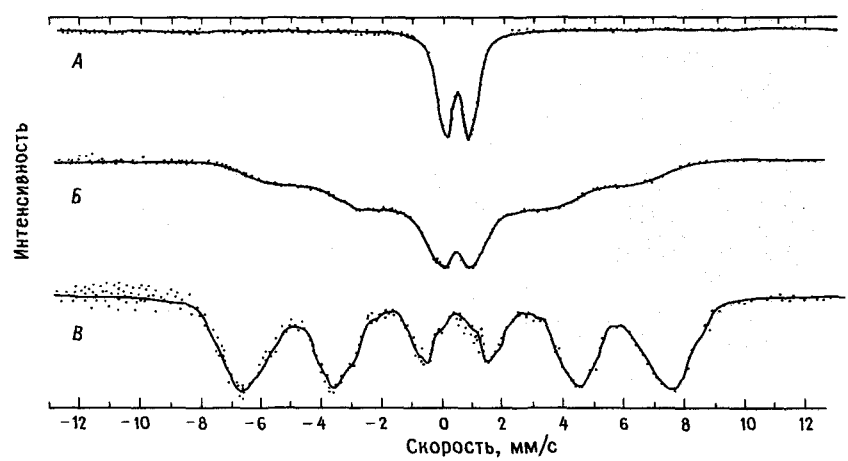


Рис. 13.7. Мёссбауэровские спектры железо-фосфатных кожных гранул, выделенных из *Molpadia intermedia* при 20 K (*А*), 7,2 K (*Б*) и 1,6 K (*В*) (Ofer et al., 1981).

ется с понижением температуры. Уширенные линии свидетельствуют о некотором разбросе значений H_{hf}. При 1,6 К среднее значение H_{hf} соответствует 420 кЭ; с повышением температуры оно сдвигается в область все более низких значений. Примерно при 10 К сверхтонкое расщепление исчезает (рис. 13.7). Квадрупольный дублет и магнитно расщепленный спектр наблюдаются одновременно в интервале температур от ~ 8 до 10 К. Исчезновение расщепления примерно при 10 К указывает на наличие в этой точке магнитного перехода. В продольно ориентированном магнитном поле напряженностью 80 кЭ линии уширяются, но их положение и относительная интенсивность практически не изменяются. Это свидетельствует об антиферромагнитной упорядоченности атомов железа в гранулах (Ofer et al., 1981).

2. Применение мёссбауэровской спектроскопии для исследования магнитотаксических (магниточувствительных) бактерий

2.1. Магнитотаксис у бактерий

К магнитотаксическим бактериям относятся различные виды водных микроорганизмов, способные ориентироваться в магнитном поле и перемещаться вдоль его силовых линий (Blakemore, 1975, 1982; Moench, Konetzka, 1978; Blakemore, Frankel, 1981). Все исследованные методом электронной микроскопии магнитотаксические бактерии содержат богатые железом электроноплотные частицы (Balkwill et al, 1980; Towe, Moench, 1981). У некоторых (а возможно, и у всех) видов магнитотаксических бактерий эти частицы состоят из магнетита Fe_3O_4 (Frankel et al., 1979). Встречаются частицы кубической, прямоугольной, ромбической и стреловидной форм размером, как правило, от 400 до 1200 Å. Это свидетельствует об однодоменной магнитной структуре частиц Fe_3O_4. У большинства видов частицы объединены в цепочки, так что бактериальная клетка обладает достаточно большим магнитным моментом, чтобы она могла ориентироваться в геомагнитном поле при комнатной температуре. Таким образом, цепочка частиц Fe_3O_4 играет роль биомагнитного компаса (Frankel, Blakemore, 1980), благодаря которому клетка может перемещаться вдоль силовых линий магнитного поля Земли. Направление перемещения зависит от ориентации биомагнитного компаса. Те организмы, у которых указывающий на север конец цепочки расположен спереди, движутся вдоль силовых линий к северу. Те же, у которых спереди находится конец цепочки, указывающий на юг, мигрируют к югу. Обнаружено, что в северном полушарии преобладают бактерии, перемещающиеся к северу, а в южном полушарии – бактерии, мигрирующие к югу (Blakemore et al., 1981; Kirschvink, 1980). Вертикальная составляющая геомагнитного поля с ненулевым наклонением «отбирает» в каждом полушарии клетки соответствующей

Рис. 13.8. Электронная микрофотография магнитосом *A. magnetotacticum.* Длина бактериальной клетки составляет примерно 3 мкм.

полярности, способствуя их погружению вглубь, в направлении донных осадков, и тем самым позволяя избежать токсического воздействия кислорода, которым богаты поверхностные слои. Вблизи магнитного экватора Земли, где вертикальная составляющая равна нулю, обнаруживаются клетки как той, так и другой полярности; по-видимому, движение в горизонтальном направлении в равной степени выгодно клеткам обоих типов, так как препятствует губительному для них всплыванию (Frankel et al., 1981; Frankel, 1982).

У пресноводной магниточувствительной спириллы *Aquaspirillum magnetotacticum* железо составляет > 2% от массы сухого вещества клеток. Электронно-микроскопические исследования этих организмов показывают, что частицы имеют кубическую форму, размер 400–500 Å и образуют цепочку, тянущуюся вдоль клетки (рис. 13.8). Частицы окружены слоями электронопрозрачного и электроноплотного вещества; магнитные включения с обволакивающей их мембраной получили название магнитосом (Balkwill et al., 1980).

Поскольку клетки *A. magnetotacticum* выращивают в среде определенного состава, в которой железо присутствует в виде растворимых солей хинной кислоты (Blakemore et al., 1979), наличие в них отложений Fe_3O_4 указывает на существование механизмов, обеспечивающих кристаллизацию этого минерала и регуляцию размера образующихся частиц, их числа и расположения в клетке.

Чтобы выяснить механизм биоминерализации Fe_3O_4, мы исследовали методом мёссбауэровской спектроскопии клетки и клеточные фракции, несколько обогащенные ^{57}Fe. Были также изучены клетки магнитонечувствительных бактерий, накапливающие железо, но не образующие частиц Fe_3O_4, и клетки полученного клонированием магнитонечувствительного штамма, накапливающие железо в меньших количествах. Полученные данные позволяют предположить, что процесс кристаллизации Fe_3O_4 идет через стадию восстановления предшественника, которым служит гидроксид железа (Frankel et al., 1983).

2.2. Мёссбауэровская спектроскопия

На рис. 13.9 и 13.10 представлены мёссбауэровские спектры плотной влажной массы обогащенных ^{57}Fe клеток при 200 и 80 K соответственно. Спектр, полученный при 200 K, можно рассматривать как суперпозицию спектра, соответствующего Fe_3O_4 (спектр А), уширенного квадрупольного дублета с параметрами, характерными для трехвалентного железа (спектр Б), и слабо выраженного квадрупольного дублета с параметрами, соответствующими двухвалентному железу (спектр В) (см. табл. 13.1). Спектр А в свою очередь является суперпозицией спектра, соответствующего структуре с ионами Fe^{2+} и Fe^{3+} в вершинах октаэдра (A_2), и спектра структуры с ионами Fe^{3+} в вершинах тетраэдра (A_1).

Спектр Б наблюдается также в случае препаратов лиофилизованных клеток и характеризуется изомерным сдвигом и параметрами квадру-

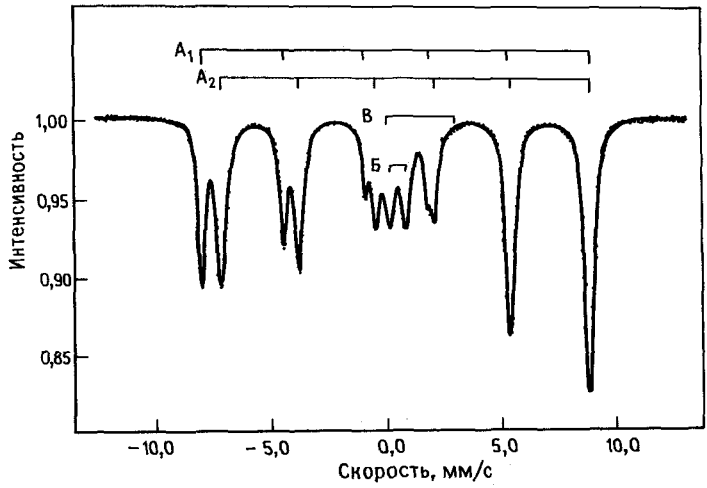


Рис. 13.9. Мёссбауэровский спектр плотной влажной массы клеток *A. magnetotacticum* при 200 K.

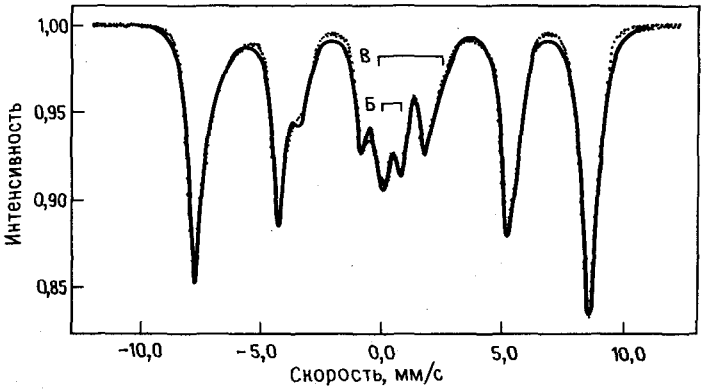


Рис. 13.10. Мёссбауэровский спектр плотной влажной массы клеток *A. magnetotacticum* при 80 K.

польного расщепления, близкими к соответствующим характеристикам спектра железа, которое содержится в ферритине и в ферригидрите минерального происхождения, что говорит о присутствии атомов трехвалентного железа, координационно связанных с атомами кислорода. Отношение интенсивностей спектров Б и А несколько колеблется от образца к образцу и зависит от условий выращивания клеток. При 80 K спектр А соответствует спектру Fe_3O_4 при температуре ниже перехода Вервея (см. рис. 13.5), а параметры спектра Б и отношение интенсив-

ностей спектров Б и А почти не отличаются от таковых в спектре, полученном при 250 К. Однако при понижении температуры от 80 до 4,2 К интенсивность спектра Б уменьшается настолько, что при 4,2 К наблюдается только небольшой дублет. Аналогичная температурная зависимость спектра Б наблюдается и для лиофилизованных клеток.

Параметры изомерного сдвига и квадрупольного расщепления спектра В соответствуют двухвалентному железу в высокоспиновом состоянии, координационно связанному с атомами кислорода или азота. В случае лиофилизованных клеток этот спектр не наблюдался, возможно, из-за окисления препарата при его приготовлении. Влажная плотная масса клеток, хранящаяся незамороженной в анаэробных условиях, отличается повышенным содержанием материала, ответственного за спектр В, и соответственно меньшим количеством материала с характеристиками спектра Б. Размораживание и аэрирование предварительно замороженной массы таких клеток приводят к увеличению интенсивности спектра Б и – одновременно – уменьшению интенсивности линий спектра В. Это показывает, что соединения железа, порождающие спектр В, появляются в результате восстановления соединений железа, для которых характерен спектр Б. В отличие от спектра Б интенсивность спектра В не уменьшается при понижении температуры от 80 до 4,2 К.

Уменьшение интенсивности спектра Б при понижении температуры от 80 до 4,2 К можно объяснить постепенным проявлением магнитных сверхтонких взаимодействий при низкой температуре, которому сопутствует уменьшение интенсивности центрального дублета в спектре поглощения. Подобное явление наблюдается при мёссбауэровской спектроскопии ферритина и гемосидерина (рис. 13.6). Однако в данном случае на линии, обусловленные магнитным сверхтонким взаимодействием, накладываются линии спектра магнетита (A_1 и A_2). Чтобы более точно выяснить природу материала, ответственного за спектр Б, мы исследовали температурную зависимость мёссбауэровских спектров магнитонечувствительных бактерий, у которых отсутствовал магнетит, мешающий проведению таких исследований.

При $T \gtrsim 80$ К основной компонент спектра лиофилизованных клеток магнитонечувствительных бактерий (рис. 13.11) представляет собой квадрупольный дублет, характерный для трехвалентного железа и обозначенный как спектр Б на рис. 13.9 и 13.10. Кроме того, наблюдается спектр очень малой интенсивности, обусловленный Fe_3O_4 и соответствующий спектральным линиям A_1 и A_2 на рис. 13.9. Эти слабо выраженные спектральные линии, по-видимому, обязаны своим появлением небольшой фракции клеток магниточувствительных бактерий, имеющихся в образце, или следовым количествам магнетита, возможно, присутствующим в клетках магнитонечувствительных бактерий. Ниже 80 К интенсивность квадрупольного дублета с понижением температуры падает, в то время как интенсивность спектра из шести линий, расположенных по обе стороны от дублета, растет. При 4,2 К спектр (рис. 13.12) состоит в основном из шести обусловленных магнитным сверхтонким

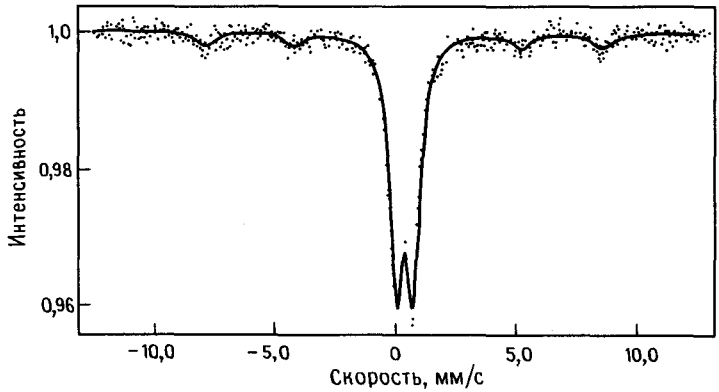


Рис. 13.11. Мёссбауэровский спектр клеток магнитонечувствительных бактерий при 80 К. В образце присутствует некоторое количество остаточного Fe_3O_4.

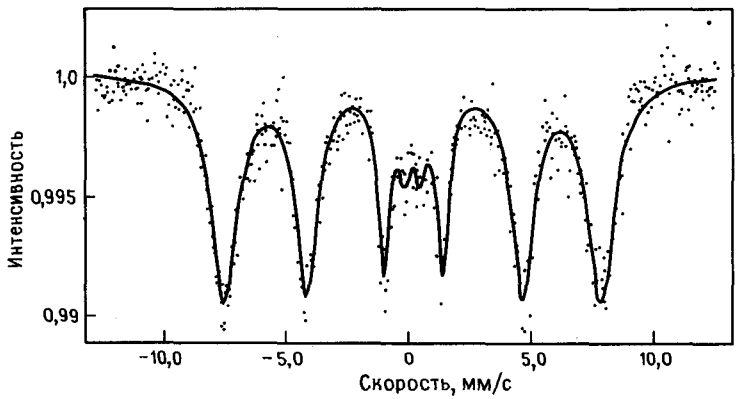


Рис. 13.12. Мёссбауэровский спектр клеток магнитонечувствительных бактерий при 4,2 К.

взаимодействием линий с небольшим дублетом в центре. При этом спектр из шести линий не дает проявиться спектру Fe_3O_4. Наложение продольно ориентированного магнитного поля напряженностью 60 кЭ приводит к уширению спектра из шести линий, но не сопровождается заметным смещением максимумов или уменьшением интенсивности какой-либо из линий.

Все эти спектральные данные свидетельствуют о присутствии небольших частиц гидрата оксида трехвалентного железа, характеризующихся антиферромагнитными обменными взаимодействиями, подобными тем, которые присущи ферригидриту в ферритовых мицеллах. Если воспользоваться значениями K и f_0 для ферритина, то исходя из эксперимен-

тальных данных можно показать, что диаметр частиц гидрата оксида трехвалентного железа в магнитонечувствительных клетках составляет $\sim$ 100 Å или менее. Однако в отличие от ферритина или ферригидрита в спектре клеток как магниточувствительных, так и магнитонечувствительных бактерий при 4,2 K наблюдается небольшой квадрупольный дублет. Интенсивность этого дублета несколько колеблется от образца к образцу, но его наличие наводит на мысль о существовании еще каких-то включений, содержащих трехвалентное железо в высокоспиновом состоянии, со спектральными характеристиками, как у ферригидрита, но с менее плотной упаковкой атомов железа, приводящей к более слабым обменным магнитным взаимодействиям между ними и к отсутствию магнитного расщепления при 4,2 K. Подобные включения легче изучать в клетках полученного клонированием магнитонечувствительного штамма *A. magnetotacticum*, накапливающего меньше железа.

При $T \gtrsim 4{,}2$ K мёссбауэровский спектр поглощения влажной плотной массы полученных клонированием магнитонечувствительных клеток представляет собой квадрупольный дублет (рис. 13.13). Спектральные характеристики при 80 K близки к параметрам спектра Б клеток магниточувствительных бактерий (табл. 13.1), что свидетельствует о наличии включений, содержащих трехвалентное железо в высокоспиновом состоянии. Наложение внешнего магнитного поля напряженностью 60 кЭ приводит к изменениям в спектре, говорящим об определенном разбросе значений внутреннего магнитного поля. Эти спектральные характеристики свидетельствуют о присутствии трехвалентного железа в высокоспиновом состоянии в виде гидроксида с обменным магнитным взаимодействием порядка 2–3 K, т. е. с менее плотной упаковкой атомов железа, чем в ферригидрите. Эти включения имеют спектральные ха-

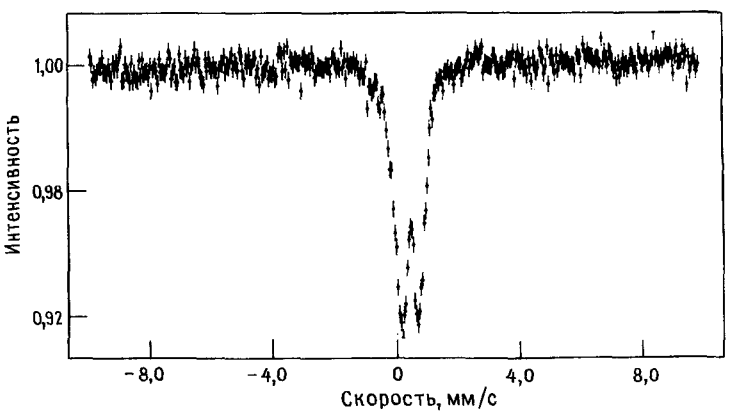


Рис. 13.13. Мёссбауэровский спектр полученного клонированием магнитонечувствительного штамма *A. magnetotacticum* при 4,2 K.

рактеристики, сходные с таковыми для железосодержащего материала в клетках *E. coli* (Bauminger et al., 1980).

Когда влажную плотную массу клеток выдерживали при температуре выше 275 К в анаэробных условиях, помимо дублета, соответствующего трехвалентному железу, наблюдались и спектральные линии двухвалентного железа, похожие на спектр В. Это показывает, что трехвалентное железо, присутствующее в клетках этого штамма в виде гидрата оксида, может быть восстановлено до двухвалентного, как и в клетках других штаммов.

О диффузионной подвижности магнитосом в клетках *A. magnetotacticum* можно было судить, исходя из мёссбауэровских спектров целых клеток, полученных при температурах выше 275 К. Температурная зависимость параметров спектра ферригидрита согласуется с представлением об его ассоциации с магнитосомами. Двухвалентное железо в клетках, по-видимому, связано с пептидогликаном клеточной стенки (Ofer et al., 1984).

Приведенные выше данные позволяют предположить, что кристаллизация Fe_3O_4 в клетках *A. magnetotacticum* осуществляется следующим образом: 1) хиннат трехвалентного железа → 2) гидроксид трехвалентного железа с низкой плотностью упаковки атомов железа → 3) гидроксид трехвалентного железа с плотно упакованными атомами железа (ферригидрит) → 4) Fe_3O_4; при этом двухвалентное железо появляется в виде промежуточного продукта на стадии между 1 и 2. Поскольку ферригидрит содержит только трехвалентное железо, реакция 3 → 4 предполагает восстановление $^1/_3$ атомов железа. Процессы накопления ферригидрита, последующего его восстановления и кристаллизации Fe_3O_4 протекают в оболочке магнитосом. Данные просвечивающей электронной микроскопии высокого разрешения свидетельствуют о существовании в магнитосоме аморфной (ферригидритной) фазы, а также одиночного кристалла Fe_3O_4 с четко определенными морфологией и ориентацией (Mann et al., 1984).

Восстановление ферригидрита до Fe_3O_4 происходит также у морского хитона – моллюска, относящегося к отряду Polyplacophora. У этого организма на поверхности зубцов, расположенных на радуле, происходит процесс последовательной минерализации, который приводит к образованию покрытия из Fe_3O_4. Железо доставляется в верхний слой эпителиальных клеток железосодержащим белком ферритином и затем включается в форме ферригидрита в образовавшийся ранее на поверхности зубца органический матрикс. Наконец, на последнем этапе ферригидрит восстанавливается до Fe_3O_4. Размер образующихся в результате частиц Fe_3O_4 составляет 0,1 мкм (Towe, Lowenstam, 1967; Kirschvink, Lowenstam, 1979).

Во всех брюшных сегментах медоносных пчел были обнаружены полоски клеток, содержащих гранулы гидроксида железа (Kuterbach et al., 1982). Известно, что медоносные пчелы способны к магниторецепции, а в брюшке у них имеется Fe_3O_4 (Gould et al., 1978). Какая-то часть

содержащегося в гранулах гидроксида железа может выполнять роль предшественника при образовании Fe_3O_4.

Таким образом, кристаллизация Fe_3O_4 может осуществляться сходным образом у самых разных организмов. Однако для выяснения биохимических деталей этого процесса и его связи с метаболизмом клетки в целом лучше всего использовать бактерии.

Благодарности. Работа Р.Б.Ф. и Дж.К.П. частично финансировалась Научно-исследовательским управлением ВМС США. Национальная магнитная лаборатория Френсиса Биттера финансируется Национальным научным фондом США. Работа Р.П.Б. финансировалась Научно-исследовательским управлением ВМС США и Национальным научным фондом США.

Литература

Armstrong R. J., Morrish A. H., Sawatzky G. A. (1966). Mössbauer study of ferric ions in the tetrahedral and octahedral sites of a spinel, Phys. Lett., **23**, 414–416.

Balkwill D. L., Maratea D., Blakemore R. P. (1980). Ultrastructure of a magnetotactic spirillum, J. Bacteriol., **141**, 1399–1408.

Bancroft G. M., 1973. Mössbauer Spectroscopy: An Introduction for Inorganic Chemists and Geochemists, McGraw-Hill, New York.

Banerjee S. K., O'Reilly W., Johnson C. E. (1967). Mössbauer effect measurements in FeTi spinels with local disorder, J. Appl. Phys., **38**, 1289–1291.

Bauminger E. R., Cohen S. G., Dickson D. P. E., Levy A., Ofer S., Yariv J. (1980). Mössbauer spectroscopy of *E. coli* and its iron storage protein, Biochim. Biophys. Acta, **623**, 237–242.

Blaise A., Chappert J., Givadet J. L. (1965). Observation par mesures magnétiques et effet Mössbauer d'un antiferromagnétisme de grains fins dans la ferritine, C. R. Acad. Sci., **261**, 2310–2313.

Blakemore R. P. (1975). Magnetotactic bacteria, Science, **190**, 377–379.

Blakemore R. P. (1982). Magnetotactic bacteria, Annu. Rev. Microbiol., **36**, 217–238.

Blakemore R. P., Frankel R. B. (1981). Magnetic navigation in bacteria, Sci. Am., **245**(6), 58–65.

Blakemore R. P., Maratea D., Wolfe R. S. (1979). Isolation and pure culture of a freshwater magnetic spirillum in chemically defined medium, J. Bacteriol., **140**, 720–729.

Blakemore R. P., Frankel R. B., Kalmijn A. J. (1981). South-seeking magnetotactic bacteria in the southern hemisphere, Nature, **286**, 384-385.

Chappert J., Teillet J., Varret F. (1979). Recent developments in high field Mössbauer spectroscopy, J. Magn. Magn. Mater., **11**, 200–207.

Coey J. M. D., Readman P. W. (1973). Characterization and magnetic properties of a natural ferric gel, Earth Planet, Sci. Lett., **21**, 45–51.

Cohen R. L. (ed.), 1976. Applications of Mössbauer Spectroscopy, Vol. I, Academic Press, New York.

Cohen R. L. (ed.), 1981. Applications of Mössbauer Spectroscopy, Vol. II, Academic Press, New York.

Dezsi I., Keszthelyi L., Kulgawczuk D., Molnár B., Eissa N. A. (1967). Mössbauer study of β and δ-FeOOH, Phys Status Solidi., **22**, 617–629.

Forsyth J. B., Hedley I. G., Johnson C. E. (1968). The magnetic structure and hyperfine field of goethite (δ-FeOOH), J. Phys. C (Ser. 2), **2**, 179–188.

Frankel R. B. (1982). Magnetotactic bacteria, Comments Mol. Cell. Biophys., **1**, 293–310.

Frankel R. B., Blakemore R. P. (1980). Navigational compass in magnetic bacteria., J. Magn. Magn. Mater., **15–18**, 1562–1564.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355–1356.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Torres de Araujo F. F., Esquivel D. M. S., Danon J. (1981). Magnetotactic bacteria at the geomagnetic equator, Science, **212**, 1269–1270.

Frankel R. B., Papaefthymiou G. C., Blakemore R. P., O'Brien W. D. (1983). Fe_3O_4 precipitation in magnetotactic bacteria, Biochim. Biophys. Acta, **763**, 147–159.

Freeman A. J., Frankel R. B. (1967). Hyperfine Interactions, Academic Press, New York.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Greenwood N. N., Gibb T. C., 1971. Mössbauer Spectroscopy, Chapman and Hall, London.

Hargrove R. S., Kundig W. (1970). Mössbauer measurements of magnetite below the Verwey transition, Solid State Commun., **8**, 303–308.

Johnson C. E. (1969). Antiferromagnetism of γ-FeOOH: A Mössbauer effect study, J. Phys. C. (Ser. 2), **2**, 1996–2002.

Kaufman K. S., Papaefthymiou G. C., Frankel R. B., Rosenthal A. (1980). Nature of iron deposits on the cardiac walls in β-thalassemia by Mössbauer spectroscopy, Biochim. Biophys. Acta, **629**, 522–529.

Kirschvink J. L. (1980). South-seeking magnetic bacteria, J. Exp. Biol., **86**, 345–347.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **44**, 193–204.

Kuterbach D. A., Walcott B., Reeder R. J., Frankel R. B. (1982). Iron-containing cells in the honeybee (*Apis mellifera*), Science, **218**, 695–697.

Lowenstam H. A., Rossman G. R. (1975). Amorphous, hydrous, ferric phosphatic dermal granules in *Malpadia* (Holothuroidea): Physical and chemical characterization and ecological implications of the bioinorganic fraction, Chem. Geol., **15**, 15–51.

Mann S., Frankel R. B., Blakemore R. P. (1984). Structure, morphology and crystal growth of bacterial magnetite, Nature, **310**, 405–407.

McNabb T. K., Fox R. A., Boyle A. J. F. (1968). Some magnetic properties of magnetite (Fe_3O_4) microcrystals, J. Appl. Phys., **39**, 5703–5711.

Moench T. T., Konetzka W. A. (1978). A novel method for the isolation and study of magnetotactic bacterium, Arch. Microbiol., **119**, 203–212.

Murad E., Schwertmann U. (1980). The Mössbauer spectrum of ferrihydrite and its relations to those of other iron oxides, Am. Mineral., **65**, 1044–1049.

Ofer S., Nowik I., Bauminger E. R., Papaefthymiou G. C., Frankel R. B., Blakemore R. P. (1984). Magnetosome dynamics in magnetotactic bacteria, Biophys. J., **46**, 57–64.

Ofer S., Papaefthymiou G. C., Frankel R. B., Lowenstam H. A. (1981). Mössbauer spectroscopy of iron-cotaining dermal granules from *Molpadia intermedia*, Biochim. Biophys. Acta, **676**, 199–204.

Oosterhuis W. T., Spartalian K., 1976. Biological iron transport and storage compounds. In: Applications of Mössbauer Spectroscopy, Vol. I (R. L. Cohen, ed.), Academic Press, New York, pp. 141–170.

Towe K. M., Moench T. T. (1981). Electron-optical characterization of bacterial magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **52**, 213–220.

van der Woude F. (1966). Mössbauer effect in α-Fe_2O_3, Phys. Status Solid., **17**, 417–432.

Глава 14

МАГНИТОЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ, ОБНАРУЖЕННЫЕ В ИЛЕ ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ РИО-ДЕ-ЖАНЕЙРО (ОБЩИЙ ОБЗОР)

Энрико Г. П. Линс де Барро,
Дарси Мотта С. Эскуивель[1]

1. Введение

Способность к восприятию магнитного поля Земли занимает особое место среди множества механизмов, с помощью которых стремящиеся выжить живые организмы получают информацию об окружающем их мире. Слабое по сравнению с полями, создаваемыми в лабораторных условиях, но тем не менее существующее геомагнитное поле оставляет следы, позволяющие установить его историю в осадочных породах, скальных породах вулканического происхождения, гончарных изделиях и т. д., а также влияет на различные характеристики биосферы. Поскольку геомагнитное поле существовало на протяжении всего процесса образования видов, его влияние может оказаться очень важным для понимания поведения живых организмов.

Ученые обсуждали влияние «магнитных сил» на человеческое поведение в течение многих веков, однако после разработки в конце XVIII в. рациональной концепции физического поля исследования магнетизма живых организмов прекратились[2].

Проведенные в 50-х годах исследования инстинкта поиска дома (хоминга) у голубей позволили получить новые данные об их способности ориентироваться на местности. Для объяснения этих данных была выдвинута гипотеза о том, что эти птицы могут использовать в качестве компаса геомагнитное поле; впоследствии она получила подтверждение (Walcott et al., 1979, Gould, 1982). При исследовании влияния

---

[1] *Henrique G. P. Lins de Barros and Darci Motta S. Esquivel*, Centro Brasileiro de Pesquisas Fisicas, CBPF/CNPq, Rio de Janeiro, Brasil

[2] Анализ ряда работ позволяет прояснить эволюцию концепции магнетизма (в том смысле, который придает этому термину Бейчелард (Bachelard, 1966). Существовавшая до XVII в. концепция магнетизма [Платон, Аристотель, Гиппократ, Лукреций, Гильберт (Gilbert, 1600)] может быть охарактеризована как наивный реализм. С начала XVII в. (Gilbert, 1600) наблюдается новый подход, который может рассматриваться как чистый эмпиризм. Рационалистический взгляд на магнетизм возникает в начале XIX в. с появлением концепции магнитного поля (Whittaker, 1951).

слабых магнитных полей (< 5 Гс) на самые различные организмы были получены положительные результаты, хотя механизмы восприятия магнитного поля в то время были неясны (Brown et al., 1960; Palmer, 1963; Barnothy, 1969; Kirschvink, 1981a, 1982). Косвенные свидетельства о влиянии магнитного поля на человека известны давно, но прямо показано это лишь в самое последнее время (Baker, 1980 a,b; Gould, Able, 1981; Kirschvink, 1981 b).

В 1975 г. Блейкмор (Blakemore, 1975) обнаружил бактерии, которые непосредственно реагируют на геомагнитное поле, двигаясь вдоль его силовых линий. Это было первым неопровержимым доказательством того, что магнитное поле может непосредственно влиять на поведение живых организмов.

Приведенные выше соображения, а также некоторые другие, выходящие за рамки данной работы, позволяют заметить, что в науке успех одной теории может тормозить развитие связанных с ней областей исследования (Levi-Strauss, 1978). Кроме того, они показывают, что между организмами и окружающей средой существует полная гармония, представляющая собой нечто бóльшее, чем просто экологическое равновесие и что организмы чувствительны к стимулам намного более слабым, чем наука могла предположить (Palmer, 1976; Schmidt-Koenig, Keeton, 1978). Способность живых созданий воспринимать слабые поля, возможно, связана с механизмами, поддерживающими биологические ритмы, которые исключительно точны и наследуются. Эта способность заслуживает тщательного непредвзятого изучения, имеющего целью более глубокое понимание сущности жизни на Земле (Gould, 1980).

2. Магнитное поле Земли

Магнитное поле представляет собой трехмерное векторное поле. В геомагнетизме принято характеризовать вектор геомагнитного поля его склонением, наклонением и амплитудой. Эти компоненты определяются относительно прямоугольной системы координат, оси которой в свою очередь определяются как функции географических характеристик рассматриваемой точки на поверхности Земли. Одна из этих осей совпадает с направлением меридиана в этой точке и указывает на географический север. Другая перпендикулярна горизонтальной плоскости, касательной к поверхности Земли, и направлена к центру Земли. Третья ось перпендикулярна двум другим и имеет направление на запад. Магнитное склонение определяется как угол между проекцией вектора геомагнитного поля на плоскость, касательную к поверхности Земли, и меридианом. Магнитное наклонение – это угол между вектором поля и плоскостью, касательной к поверхности Земли. Амплитуде, или напряженности поля, соответствует величина вектора геомагнитного поля.

Причиной введения понятия магнитного склонения и составления его карт послужило отклонение стрелки компаса от линии, соединяющей географические север и юг (Gilbert, 1600). Первое измерение магнитного

наклонения стало возможным после разработки эмпирических методик, изложенных Гильбертом в работах по магнетизму и геомагнетизму (Gilbert, 1600), а первые измерения амплитуды геомагнитного поля Гауссом в 1832 г. – после разработки рациональной концепции магнитного поля (Whittaker, 1951). Таковы три аспекта в истории концепции магнетизма, каждый из которых способствовал введению в научный обиход одной из компонент магнитного поля.

Проведенное Гильбертом подробное исследование полей, образуемых намагниченными сферами (террелами), показало, что Земля ведет себя как магнитный диполь. Однако причины существования магнитного поля Земли до сих пор не ясны. Анализ разложения в ряд сферических гармонических функций магнитного поля показал, что основной источник регистрируемого на поверхности планеты геомагнитного поля расположен внутри Земли. Вклад внешних источников очень мал; ими обусловлены суточные колебания и некоторые другие вариации и пульсации. В настоящее время наиболее общепризнанной моделью источника геомагнитного поля является самовозбуждающееся гидромагнитное динамо, генерирующее электрический ток, который в свою очередь индуцирует магнитное поле. Эта модель объясняет некоторые

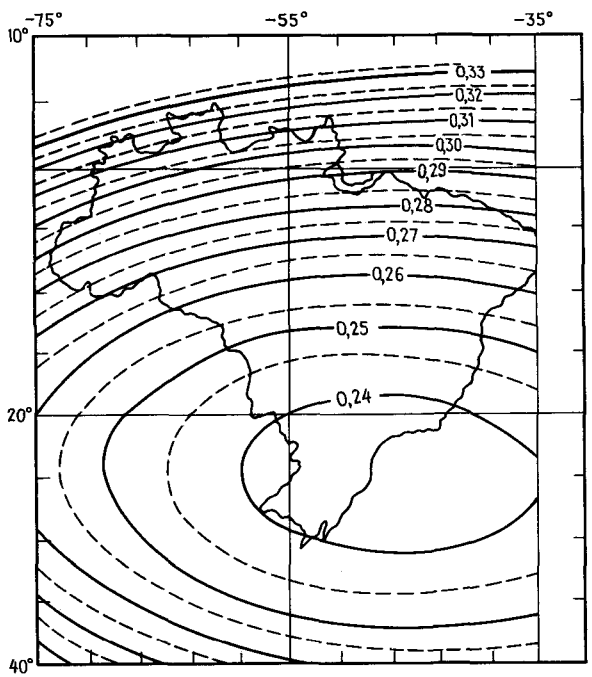


Рис. 14.1. Распределение (в гауссах) полного геомагнитного поля на территории Бразилии (Godoy, 1981).

из фундаментальных особенностей земного магнетизма, однако она не дает удовлетворительного объяснения таким явлениям, как, например, инверсии, которые претерпело геомагнитное поле за последний миллиард лет (Opdyke, 1972), а также существование магнитных аномалий (Chernosky, Maple, 1961) в областях, где магнитное поле Земли значительно отличается от того, которое должен давать единичный диполь. Наиболее обширная из таких областей расположена неподалеку от Рио-де-Жанейро и известна как Южно-атлантическая магнитная аномалия. На всей территории юго-восточной Бразилии величина геомагнитного поля существенно ниже, чем в других регионах на Земле.

Благодаря своей протянувшейся с севера на юг территории Бразилия отличается характерными особенностями геомагнитного поля, представляющими большой интерес при исследовании магнетизма в живых организмах. В северных районах страны наклонение геомагнитного поля положительно. У Форталезы, шт. Сеара, на магнитном экваторе поле имеет нулевое наклонение. В области Южно-атлантической магнитной аномалии величина поля ниже 0,25 Гс, а наклонение составляет 25°. На всей территории Бразилии эта величина колеблется от 0,24 до 0,32 Гс (Godoy, 1981) (рис. 14.1).

3. Результаты

3.1. Введение

Этот раздел посвящен описанию использованных методов, а также способов приготовления для светового и электронного микроскопов образцов магниточувствительных микроорганизмов, обнаруженных в иле из окрестностей Рио-де-Жанейро. Мы приводим основные данные о характеристиках этих микроорганизмов, а также сведения о размере, числе и форме кристаллов, обусловливающих магнитные свойства этих микроорганизмов. Кристаллы обычно образуют цепочки в клеточной цитоплазме. Наличие частиц меньшего размера на концах цепочки (рис. 14.2) показывает, что у бактерий процесс образования магнетита в результате минерализации находится под биологическим контролем, а его механизм закодирован в геноме бактерий (Blakemore, 1982; Frankel, 1982). Предполагают (Frankel et al., 1983), что ферменты, обеспечивающие образование магнетита, содержатся в оболочке магнитосом (Frankel, Blakemore, 1984). Магнетит, обнаруживаемый в бактериальных клетках присутствует в виде кристаллов с размерами, соответствующими единичному магнитному домену (Butler, Banerjee, 1975; Frankel, Blakemore, 1980). Частицы с размерами меньшими, чем у единичного домена, обладают супермагнитными свойствами, в то время как бóльшие частицы имеют многодоменную структуру. Магнитный момент единичного домена (при температуре ниже точки Кюри) постоянен и представляет собой максимальный момент частицы. Обнаружение магнетита у хитонов (Lowenstam, 1962), пчел (Gould et al., 1978, 1980;

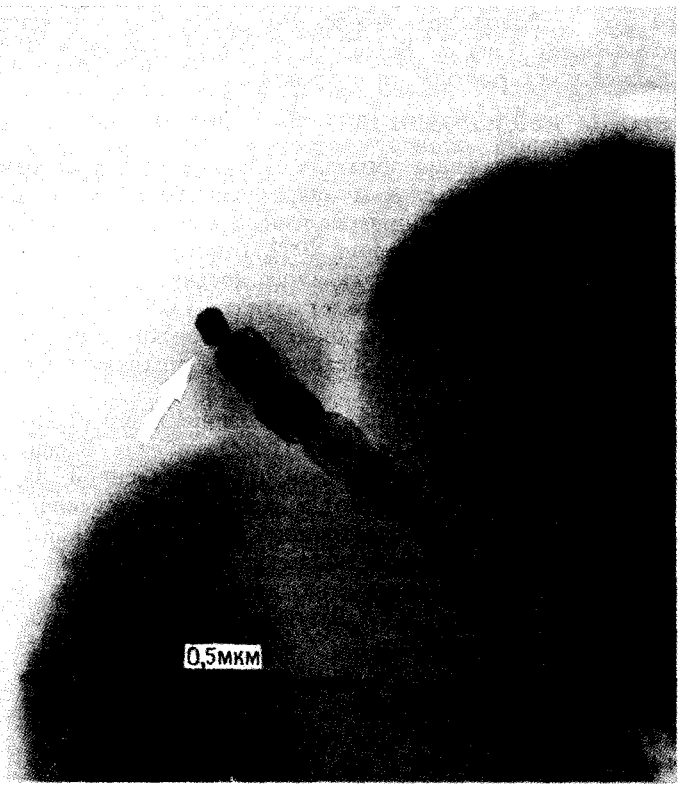


Рис. 14.2. Фрагмент электронной микрофотографии кокковидного микроорганизма, выделенного из донных осадков лагуны Родриго-де-Фрейтас. Участки с высокой электронной плотностью имеют, судя по фотографии, форму гексагональных призм, образующих цепочку. Стрелкой отмечен имеющий меньшие размеры электроноплотный участок на конце цепи.

Kuterbach et al., 1982), голубей (Walcott et al., 1979), дельфинов (Zoeger et al., 1981) и т. д. показывает, что процессы образования магнетита в результате биоминерализации широко распространены среди живых организмов (Lowenstam, 1981).

При неоднократном и систематическом исследовании водоемов в рассматриваемой местности удалось обнаружить множество относящихся к различным морфологическим типам организмов, обладающих способностью находить юг и двигаться преимущественно в южном направлении, причем многие из них остались неидентифицированными. Мы в частности обнаружили в образцах из лагуны Родриго-де-Фрейтас (Rodrigo de Freitas), богатых магниточувствительными микроорганизмами диаметром 6 мкм, клетки, характеристики и поведение которых

позволяют предположить, что это зеленые водоросли, относящиеся к роду *Chlamidomonas* (Lins de Barros et al., 1981). Это первый пример магнитотаксиса у эукариотического организма.

3.2. Методы исследования

Первая стадия приготовления образцов заключается в концентрировании живых магниточувствительных микроорганизмов с помощью магнита или колец Гельмгольца, прикрепленных к основанию микроскопа (Blakemore, Frankel, 1981; Blakemore, 1982; Esquivel et al., 1983). Очень эффективного концентрирования удавалось достичь при выдерживании образцов в пробирках длиной 30 см и диаметром 0,5 см. В этом случае уже через несколько минут с помощью пастеровских пипеток можно собирать свободные от осадка и обогащенные магниточувствительными микроорганизмами образцы.

Материал, предназначенный для исследования с помощью просвечивающей электронной микроскопии (ПЭМ) сначала помещают на сетки, покрытые коллодиевой пленкой (приготовленной на основе 0,4%-ного амилацетата) и фиксируют в парах четырехоксида осмия.

Образцы для сканирующей электронной микроскопии концентрировали с помощью магнита на узкой подложке из поли-L-лизина, а затем фиксировали 2,5%-ным раствором глутарового альдегида в 0,1 М фосфатном буфере в течение > 1 ч. Затем их несколько раз поочередно промывали фосфатным буфером и 1%-ной осмиевой кислотой, после чего высушивали с помощью CO_2 по методу критической точки. После напыления слоя золота толщиной 200 Å мы исследовали подложки с помощью светового микроскопа. Таким образом, одни и те же микроорганизмы можно изучать как с помощью сканирующего электронного, так и с помощью светового микроскопов.

После фиксации глутаровым альдегидом и магнитного концентрирования микроорганизмы осаждали центрифугированием, а затем подвергали дегидратации ацетоном в возрастающих концентрациях. Образовавшийся осадок обрабатывали традиционным способом – выдерживали в течение 12 ч в смеси равных концентраций эпона и ацетона, а затем заливали эпоном. После затвердевания образца приготавливали ультратонкие срезы толщиной ~ 1000 Å.

Для наблюдения за исследуемыми микроорганизмами и их киносъемки мы использовали микроскоп «Лейц-Ортолюкс» (Leitz-Ortholux) с однородным фоновым освещением, объективами от $10\times$ до $100\times$ и окулярами с увеличением от 10 до 40. Мы изучали движение микроорганизмов, а также определяли скорость бактерий при U-образном повороте, его радиус и время, необходимое на его осуществление, подключая кинокамеру или видеосистему к оптическому микроскопу. Тем самым мы получали возможность определять зависимость средней скорости миграции от напряженности внешнего магнитного поля (Teague et al., 1979). Из-за малого количества микроорганизмов в образцах, собранных в естественных местообитаниях, определение маг-

нитного момента магниточувствительных микроорганизмов связано с определенными трудностями. Розенблат и соавторы (Rosenblatt et al., 1982 а,б) измеряли магнитный момент бактерий в культурах *Aquaspirillum magnetotacticum*, используя методики, основанные на регистрации двойного лучепреломления и светорассеяния. Эти методики применимы только к чистым культурам бактерий (Frankel, 1984).

На электронных микрофотографиях видны цепочки электроноплотных частиц, которые по спектроскопическим данным являются кристаллами магнетита (Towe, Lowenstam, 1967; Frankel et al., 1979). Если такая цепочка достаточно длинна, то, зная число и объем этих плотных частиц, можно оценить магнитный момент бактерии: m = суммарный объем кристаллов × намагниченность насыщения на единицу объема (480 эрг/Гс × см^3 для магнетита). Однако, если размер организмов составляет всего нескольких микрометров, то изображения, получаемые с помощью просвечивающей электронной микроскопии (ПЭМ), не отличаются достаточно хорошим разрешением, что затрудняет оценку величины m вышеприведенным методом.

Бин (Bean, личное сообщение) предложил способ измерения общего магнитного момента, основанный на изучении параметров U-образной траектории движения бактерии. Суть его заключается в изучении реакции организма на изменение направления магнитного поля (Blakemore et al., 1979а). Траектория движения магниточувствительных бактерий в постоянном магнитном поле примерно соответствует цилиндрической спирали, направленной вдоль силовых линий поля. Виток этой спирали тем больше, чем сильнее поле. Когда поле неожиданно меняет знак, микроорганизмы оказываются под воздействием вращающего момента, и их направление движения после U-образного разворота меняется на противоположное. Время τ, необходимое для изменения направления движения на противоположное, и диаметр U-образного разворота L зависят от суммарного магнитного момента организма и определяются как

$$\tau = \frac{8\pi\eta R^3}{mB_0} \ln \frac{2mB_0}{kT} \tag{1}$$

$$L = \frac{8\pi^2 R^3 v_0}{mB_0} \eta, \tag{2}$$

где η – вязкость ($\eta_{H_2O} = 10^{-2}$ П), k – константа Больцмана, а T – абсолютная температура.

Соотношения (1) и (2) получены в предположении, что организмы представляют собой сферы радиусом R, движущиеся с не зависящей от B_0 скоростью v_0 в гомогенной вязкой среде, и что все их возможные отклонения от прямолинейной траектории обусловлены броуновским движением. В случае живых организмов в этой модели многое не учитывается, в первую очередь форма микроорганизмов и отклонения от траектории, которые обусловлены двигательным аппаратом (жгути-

ками, ресничками и т. д.), связанным с системой энергообеспечения клеток.

Но даже с этими недостатками методика измерения суммарного магнитного момента с помощью «U-образного разворота» остается наиболее общим способом получения информации о магнитных характеристиках данного организма. Если предварительно препараты фиксировать, то при измерении времени τ можно избежать влияния собственного движения микроорганизмов. В этом случае суммарный магнитный момент определяют из соотношения (1).

3.3. Анализ результатов

Мы брали пробы воды и ила из различных мест в окрестностях Рио-де-Жанейро. В данном разделе приведены результаты исследования солоноватых вод из лагуны Родриго-де-Фрейтас (Rodrigo de Freitas), морских вод из внутренней части залива Гуанабара (Guanabara Bay) и пресных вод из маленькой речки, протекающей в южной части города.

Во всех этих случаях пробы брали из мест, где глубина составляла от 20 до 60 см, а течение было очень слабым. Пробы хранили в лаборатории при комнатной температуре; обогащения химическими веществами не проводили. После 4–5 дней число магниточувствительных микроорганизмов увеличивалось до 10 000 клеток/см^3. Мы пытались выращивать эти организмы на некоторых средах, в частности на ростовой среде *A. magnetotacticum* (Blakemore et al., 1979b; Escalante-Semerena et al., 1980), но без успеха.

Все магниточувствительные микроорганизмы помещали в сильное переменное магнитное поле (снимавшееся с магнитофонного размагничивателя). В результате популяции, состоявшие преимущественно из организмов, движущихся к югу, превращались в популяции, в которых 50% особей перемещались в южном направлении, а 50% – в северном.

Поскольку воды лагуны Родриго-де-Фрейтас очень сильно загрязнены органическими веществами из городских сточных вод, они весьма богаты микроорганизмами. При исследовании образцов с помощью светового микроскопа было обнаружено множество кокковидных и палочковидных магниточувствительных бактерий размером 1–2 мкм и 2–3 мкм соответственно, поведение которых было сходно с уже описанным в литературе (Blakemore, 1975; Kalmijn, Blakemore, 1978; Moench, Konetzka, 1978; Blakemore, Frankel, 1981; Esquivel et al., 1983).

Мы также наблюдали палочковидные бактерии, реакция которых на инверсию магнитного поля была иной. Когда направление магнитного поля изменялось, эти бактерии, собравшиеся у края капли, начинали, вращаясь, двигаться к ее центру. Проплыв примерно 20 мкм, они, не вращаясь, разворачивались и возвращались к краю капли. Их пассивная реакция на магнитное поле была той же, что и у других магниточувствительных бактерий (Blakemore, 1975; Esquivel et al., 1983).

При исследовании с помощью ПЭМ у кокковидных бактерий были

обнаружены цепочки участков, имеющих правильную геометрическую форму и обладающих высокой электронной плотностью. На микрофотографиях видно, что эти участки, судя по всему, имеют форму гексагональных призм. Основываясь на ранее полученных данных (Towe, Lowenstam, 1967; Moench, 1978; Frankel et al., 1979; Towe, Moench, 1981), мы заключили, что эти участки состоят из магнетита. Статистическое распределение объемов этих участков имеет вид узкого пика, соответствующего объему $5 \cdot 10^{-16}$ см^3. Число участков на клетку, составляющее 8–10 для кокковидных клеток, сохранялось постоянным во всех изученных образцах. В некоторых образцах было обнаружено большое число бактерий, в которых форма цепочек отличалась от линейной (была L-образной или S-образной) (рис. 14.3 и 14.4). В фиксированных образцах с большим числом клеток магниточувствительные бактерии выстраивались в цепочки. Судя по данным ПЭМ, расположение этих цепочек сходно с упорядоченностью цепочек кристаллов (рис. 14.11).

Мы также обнаружили в образцах зеленоватые округлые микроорганизмы диаметром от 4 до 7 мкм, которые реагировали на магнитное поле подобно бактериям, но двигались и вели себя иначе. В магнитном поле, приблизительно равном по величине геомагнитному, мы не смогли обнаружить у этих микроорганизмов способности ориентироваться. При величине поля свыше 3 Гс траектория их движения имеет вид цилиндри-

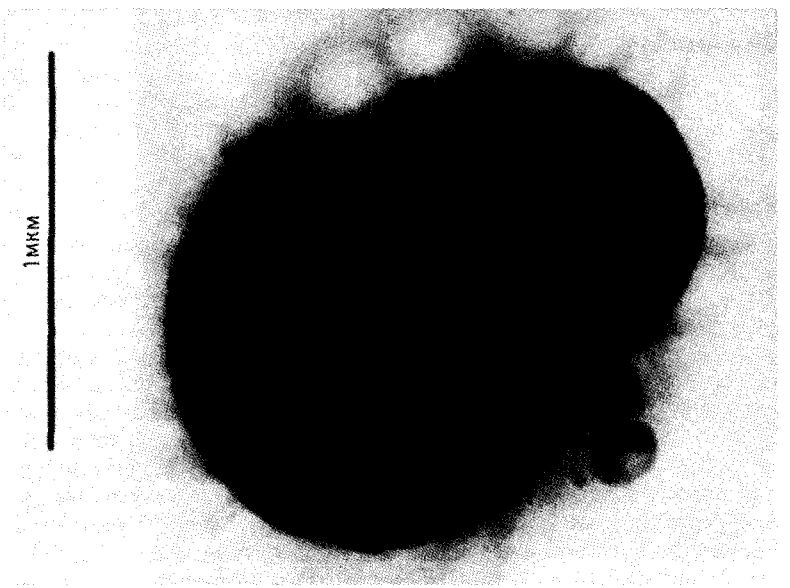


Рис. 14.3. Полученная с помощью просвечивающей электронной микроскопии фотография магниточувствительной кокковидной бактерии, обнаруженной в донных осадках из лагуны Родриго-де-Фрейтас.

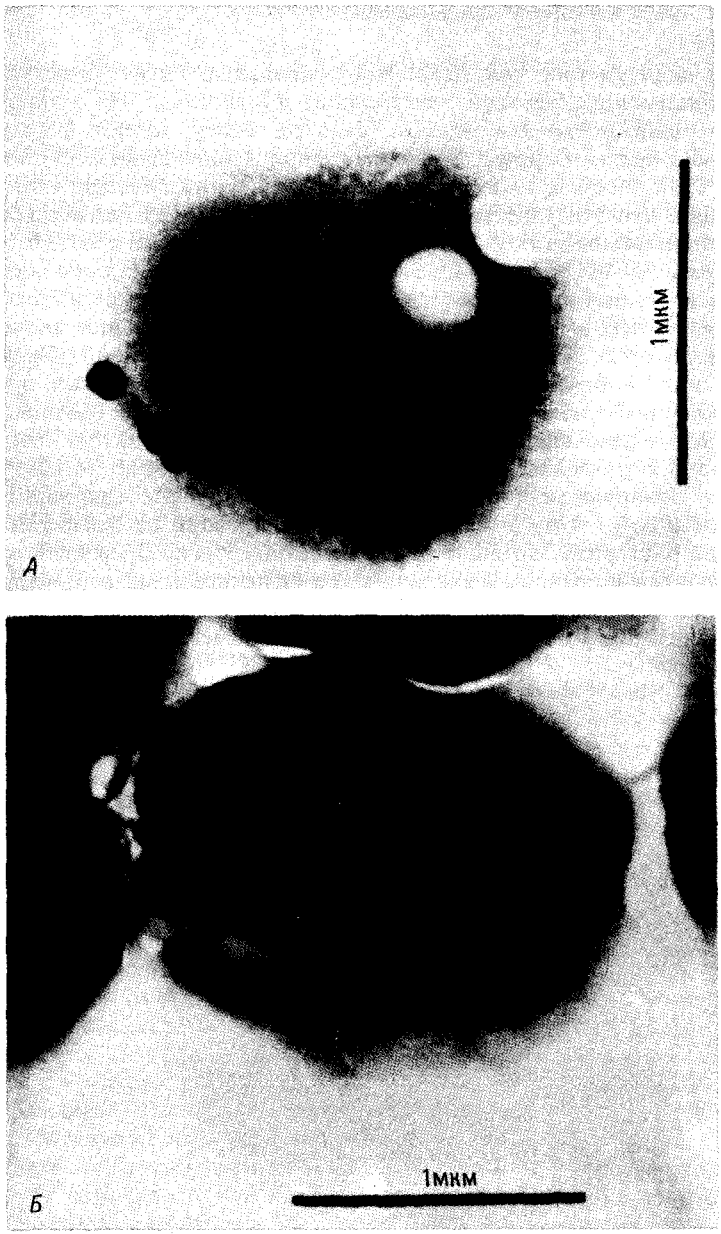


Рис. 14.4. Электронные микрофотографии, служащие примером нелинейного расположения участков с высокой электронной плотностью в клетках кокковидных бактерий из лагуны Родриго-де-Фрейтас (№ 4 в табл. 14.1). *А*. Пример L-образной цепочки; *Б*. Пример S-образной цепочки.

ческой спирали, ориентированной вдоль силовых линий поля, а скорость колеблется от 30 до 100 мкм/с. При использовании большого увеличения (больше 500×) было видно, что микроорганизмы сосредоточиваются у края капли и вращаются. Вращение прекращалось, когда они выплывали в центр капли или когда величина внешнего магнитного поля была > 500 Гс. Это может быть связано с тем, что энергия магнитного взаимодействия при напряженности магнитного поля < 100 Гс мала по сравнению с энергетическими затратами (биологического происхождения) этих микроорганизмов, обеспечивающими их движение. Движение этих микроорганизмов более плавно и в меньшей степени привязано к силовым линиям магнитного поля по сравнению с движением магниточувствительных бактерий.

В образцах с большим числом этих микроорганизмов мы наблюдали клетки, форма которых варьировала от округлой до грушевидной (веретенообразная форма не встречалась); контур клеток был неровным, с 10–12 гладкими выступами, но без тупых отростков. При окрашивании образцов раствором иода удалось различить чашеобразную структуру, которую мы идентифицировали как хлоропласт, затем центрально расположенный блефаропласт для одиночного жгутика и от четырех до пяти пиреноидов. Эти признаки навели нас на мысль, что обнаруженные клетки представляют собой магниточувствительную зеленую водоросль, относящуюся к роду *Chlamidomonas* (Lins de Barros et al., 1981).

При попытке продолжить это исследование мы столкнулись с трудностями двух видов. Нам не удалось выделить и вырастить культуру этих микроорганизмов, а методики обогащения природных образцов еще не разработаны.

На основе многочисленных и длительных оптических наблюдений, а также статистического анализа данных о скорости v и времени τ для U-образного поворота мы были вынуждены предположить существование более чем одного типа магниточувствительных организмов, обладающих вышеприведенными признаками. Данные сканирующей электронной микроскопии, насколько можно судить, подтверждают это предположение. Рисунки 14.5 и 14.6 дают представление о морфологии двух из этих микроорганизмов; один из них покрыт множеством микроворсинок, а для другого характерны глобулярные структуры, по спирали опоясывающие сферу. Не исключено, правда, что на двух этих микрофотографиях изображен один и тот же микроорганизм, находящийся на разных стадиях развития (Esquivel et al., 1983).

На рис. 14.7 приведена микрофотография одного из этих шаровидных микроорганизмов, полученная с помощью просвечивающей электронной микроскопии. Видно большое количество ворсинок на его внешней поверхности, а также около 1500 участков, отличающихся высокой электронной плотностью и образующих небольшие агрегаты, параллельные цепочки или регулярные плоские структуры. Эти участки выглядят очень четко, они имеют правильную, хотя и различную форму, а их размеры колеблются от 400 до 800 Å (что укладывается в

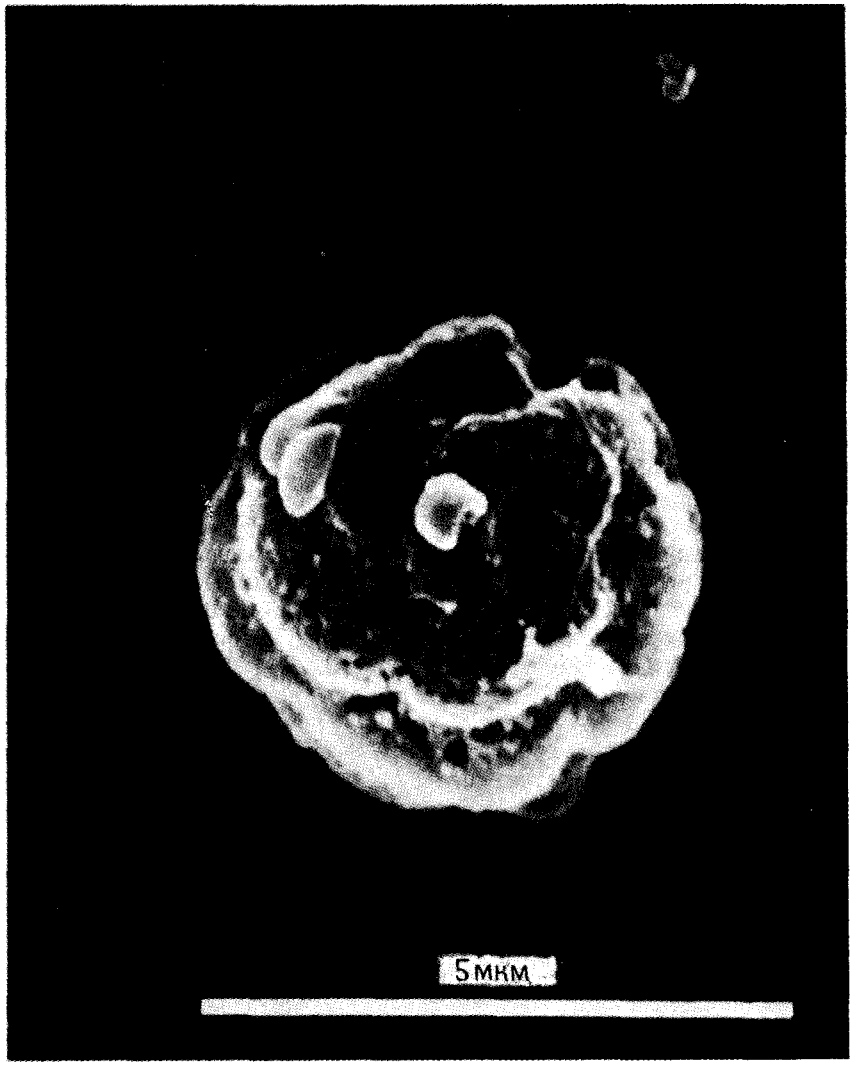


Рис. 14.5. Полученная с помощью сканирующего микроскопа микрофотография магниточувствительного микроорганизма (№ 5 в табл. 14.1), обнаруженного в лагуне Родриго-де-Фрейтас. Клетка представляет собой глобулярную структуру, характеризующуюся спиральной упорядоченностью.

предельные значения, характерные для одиночных магнитных доменов магнетита) (Butler, Banerjee, 1975). Предварительные данные по микроанализу этих электроноплотных участков свидетельствуют о присутствии в них железа, причем эти данные сходны с данными химического

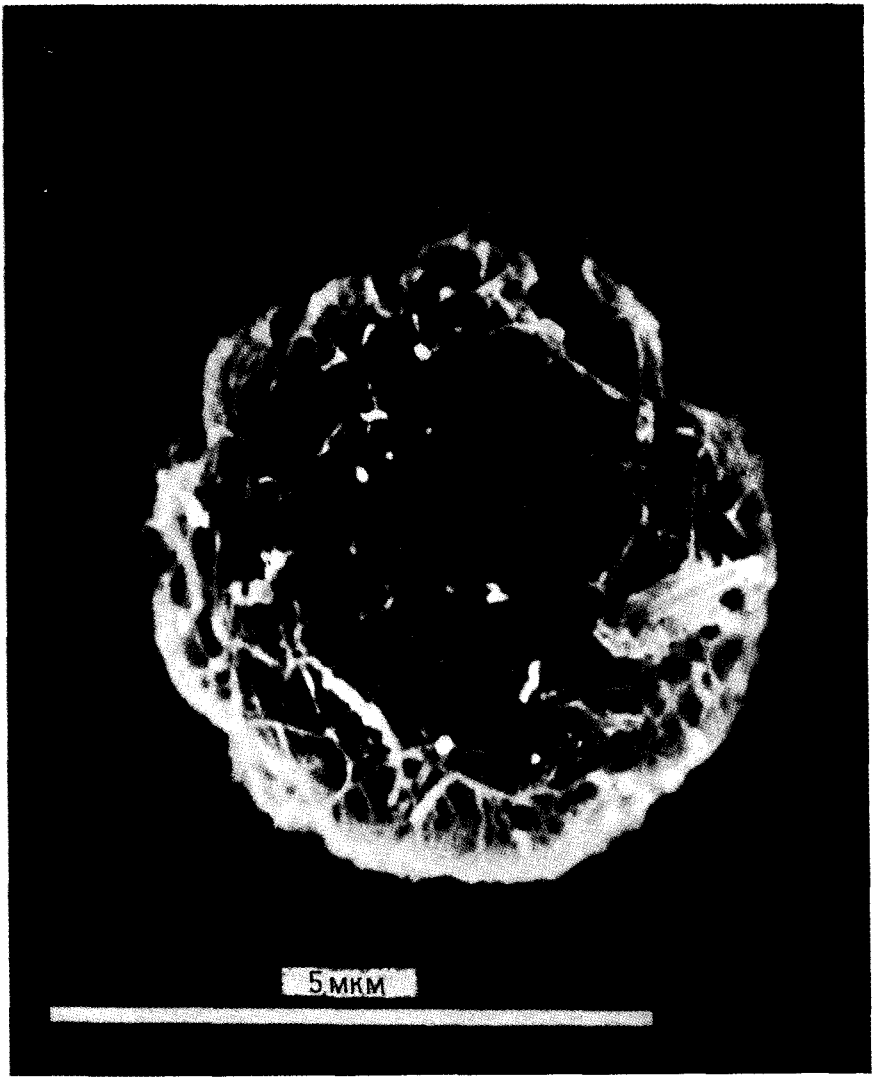


Рис. 14.6. Полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа микрофотография магниточувствительного микроорганизма (№ 5 в табл. 14.1), обнаруженного в том же образце, что и микроорганизм, показанный на рис. 14.5. Обращает на себя внимание множество волокон на поверхности микроорганизма.

анализа магнитосом магниточувствительных бактерий (Towe, Lowenstam, 1967; Balkwill et al., 1980; Towe, Moench, 1981). Вероятно, эти участки содержат какое-то количество магнетита Fe_3O_4, образующего специали-

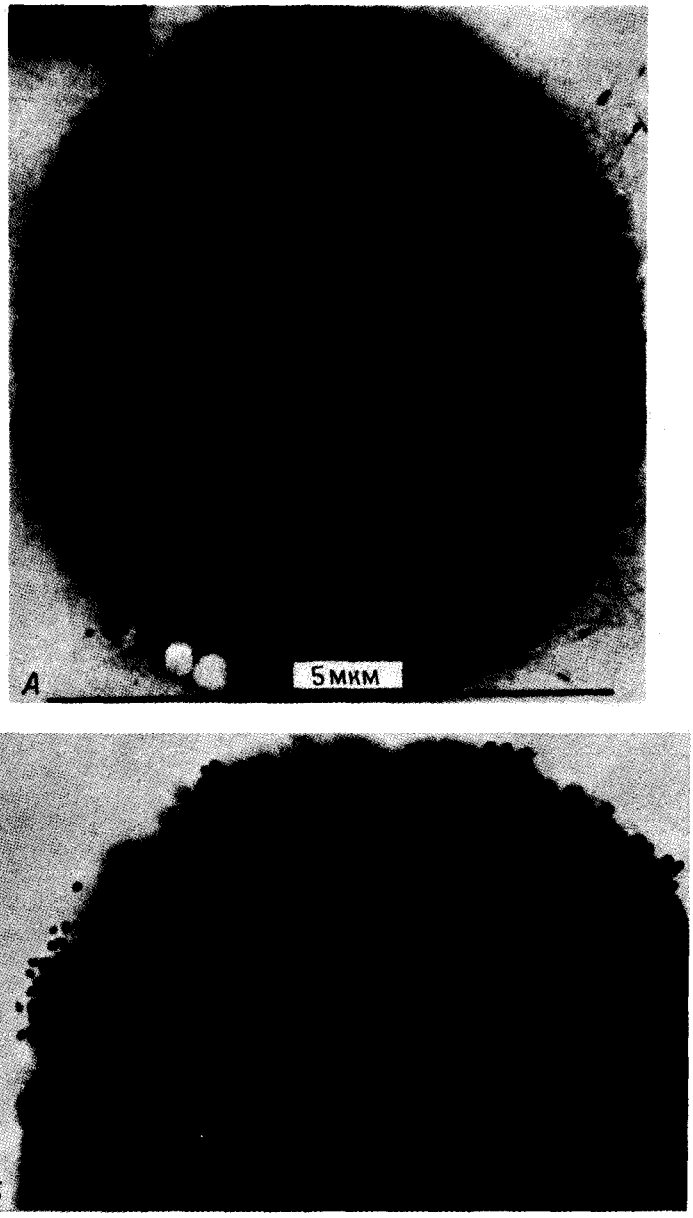


Рис. 14.7. Электронные фотографии фиксированных парами осмия препаратов интактных микроорганизмов, окруженных ворсинками (проба из лагуны Родриго-де-Фрейтас, № 5 в табл. 14.1). *А*. Многочисленные ворсинки на внешней поверхности микроорганизма. *Б*. Отличающиеся высокой электронной плотностью гранулы, содержащие железо.

зированные структуры, обеспечивающие наблюдаемую способность микроорганизмов ориентироваться в магнитном поле.

На микрофотографии ультратонкого среза (рис. 14.8) видно более десяти клеток, располагающихся по спирали и окруженных внешней оболочкой. Структура этой внешней оболочки отличается некоторой радиальной периодичностью.

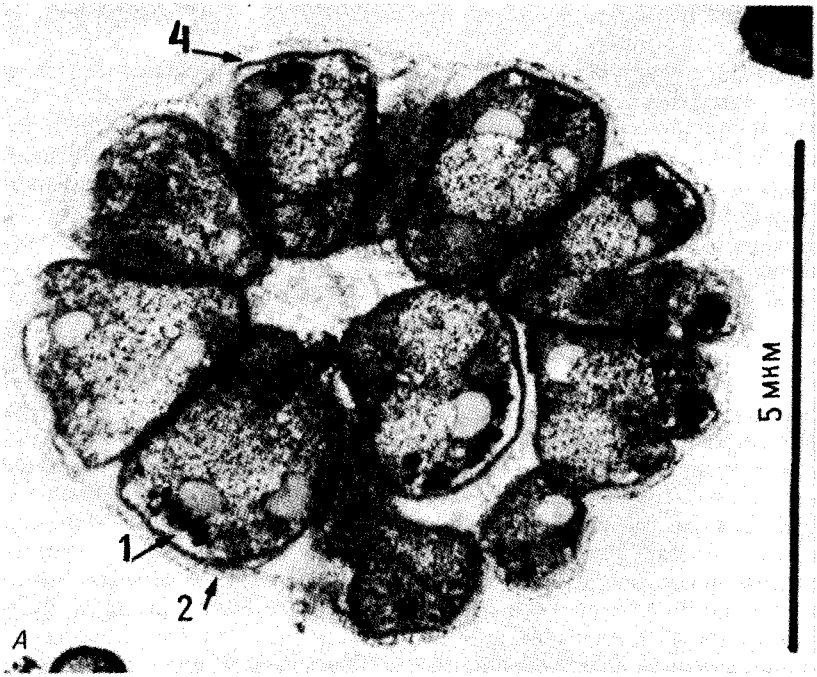
В ряде случаев мы наблюдали инвагинации двойных внешних мембран некоторых клеток, а также такие специализированные структуры внутри каждой клетки, как участки с высокой электронной плотностью, внутриклеточные структуры и структуры, напоминающие «полярные мембраны» и органеллы (Hickman, Frankel, 1963; Remsen et al., 1968; Moench, 1978; Moench, Konetzka, 1978). Фотографии электроноплотных участков, полученные при большем увеличении, указывают на возможность существования обволакивающей мембраны вокруг этих участков, а также на то, что данные участки в свою очередь образованы маленькими частицами электроноплотного вещества. По-видимому, эти участки связаны со способностью рассматриваемых микроорганизмов ориентироваться в магнитном поле и являются органеллами, соответствующими магнитосомам, найденным у магниточувствительных бактерий. Судя по полученным данным, обнаруженный микроорганизм представляет собой необычный агрегат или колонию клеток, каждая из которых содержит специализированные структуры (Farina et al., 1983; Remsen, 1983).

Исследования проб воды (пресной и морской), собранных в других местах, показывают, что магниточувствительность весьма широко распространена среди микроорганизмов, хотя их реакция в зависимости от окружающих условий может быть различной.

В пресноводных образцах было обнаружено четыре типа магниточувствительных микроорганизмов, живущих в условиях одного и того же микроместообитания. Основные результаты этих наблюдений приведены в табл. 14.1. На рис. 14.9 приведена полученная с помощью просвечивающей электронной микроскопии микрофотография бактерии, обитающей в этих водах. На ней можно различить цепочки кристаллов внутри клетки, а также некоторые другие внутриклеточные образования. На рис. 14.10 приведена полученная с помощью светового микроскопа фотография магниточувствительных микроорганизмов, обнаруженных в этих водах.

В морской воде содержатся магниточувствительные микроорганизмы трех основных типов: кокковидные бактерии диаметром около 2 мкм, зеленоватые шаровидные микроорганизмы диаметром около 5 мкм и организмы яйцевидной формы размером около 15 мкм. У последних реакция на магнитное поле, несмотря на свой непосредственный и пассивный характер, гораздо сложнее, чем те, которые были описаны ранее (табл. 14.1).

В табл. 14.1 приведены характеристики некоторых из изученных нами микроорганизмов: средние радиусы, измеренные с помощью светового



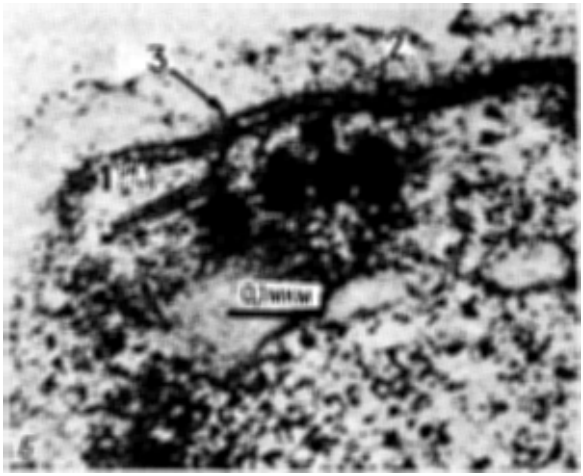
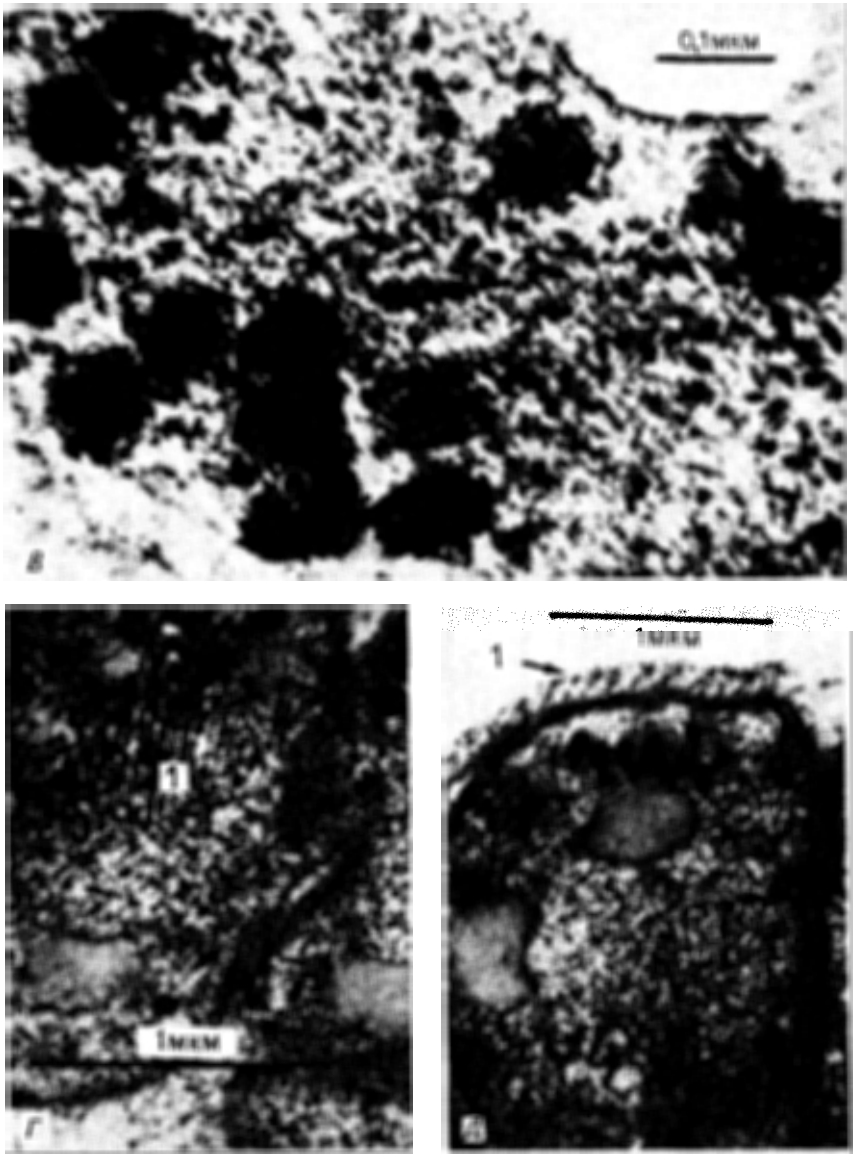


Рис. 14.8. Ультратонкие срезы микроорганизма, содержащего участки с высокой электронной плотностью (№ 5 в табл. 14.1). По-видимому, этот микроорганизм представляет собой необычную колонию или агрегат из клеток. *А. 1* – железосодержащие электроноплотные участки; *2* – внешняя оболочка, отличающаяся радиальной упорядоченностью; *3* – впячивание; *4* – двойная мембрана. *Б. 1* – полярная мембрана; *2* – предположительно мембрана, окружающая электроноплот-



ный участок; *3* – двойная мембрана. *В.* Фотография гранул при большом увеличении, свидетельствующая о существовании у них внутренней структуры. *Г. 1* – часть одного из структурированных участков цитоплазмы, наблюдающихся в некоторых клетках. *Д. 1* часть внешней оболочки, отличающейся радиальной упорядоченностью.

Таблица 14.1. Характеристики магниточувствительных микроорганизмов, описанных в данной главе[1)]

Источник донных отложений		Внешний вид в световом микроскопе	R, мкм	N	$B = 9{,}3$ Гс				$m(10^{-12}$ ед. СГСМ)		mB_0/kT	τ_{B_0} (рассчитанное), с
					v, мкм/с	$\tau_{расч}$, с	$\tau_{эксп}$, с	L, мкм	по данным электронной микроскопии	по характеру U-образного разворота		
Пресные водоемы	1		0,5	5	100	0,08	0,05	3	0,5	0,3	3	0,5
	2		1	7	50	0,3	0,3	8	0,7	0,5	4	3,6
	3		1,5 × 2,5	—	12	0,9	1,3	8	—	1	6	20
Лагуна Родриго-де-Фрейтас	4		0,9	10			0,09		1,4	—	8	1,5
	5		2,5	> 1000	40	1,3	1,4	30	—	2,4	17	25

Залив Гуанабара	6		0,9	10			0,1		1,3	—	8	1,5
	7		2,5	—	70	0,3	0,4	11	—	8	48	8,9
	8		5 × 9	—	30	0,4	2,1	20	—	54	326	50

[1] R – средний радиус, определенный по данным оптической и/или электронной микроскопии; N – среднее число кристаллов, обнаруживаемых в цитоплазме; v – средняя скорость при $B = 9{,}3$ Гс; $\tau_{\text{расч.}}$ – время реверсии, рассчитанное из уравнения (1) для $B = 9{,}3$ Гс; $\tau_{\text{эксп.}}$ – среднее время реверсии во время U-образного разворота, измеренное при $B = 9{,}3$ Гс; L – средний диаметр U-образного разворота при $B = 9{,}3$ Гс; m – оценочное значение магнитного момента; mB_0/kT – соотношение между энергией магнитного взаимодействия и тепловой энергии при локальном значении $B_0 = 0{,}25$ Гс; τ_{B_0} (рассчитанное) – время реверсии во время U-образного разворота, рассчитанное из уравнения (1) для $B = B_0 = 0{,}25$ Гс.

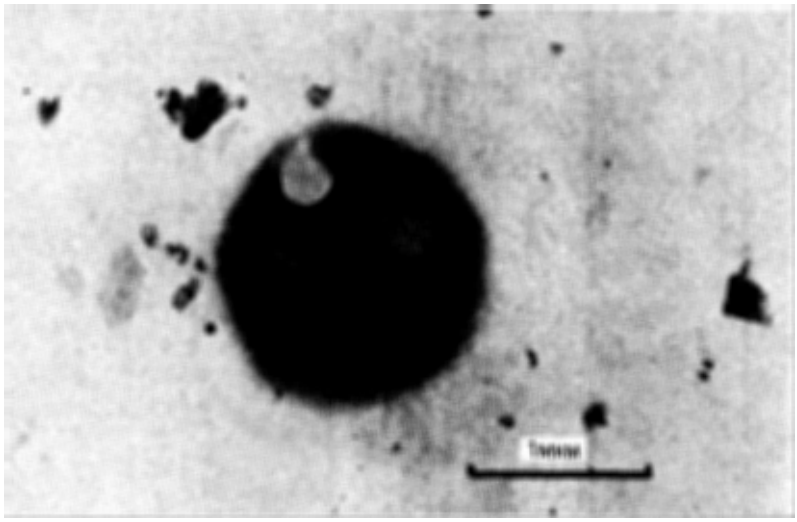


Рис. 14.9. Полученная с помощью просвечивающей электронной микроскопии фотография пресноводной бактерии, содержащей две параллельные цепочки, образованные электроноплотным веществом.

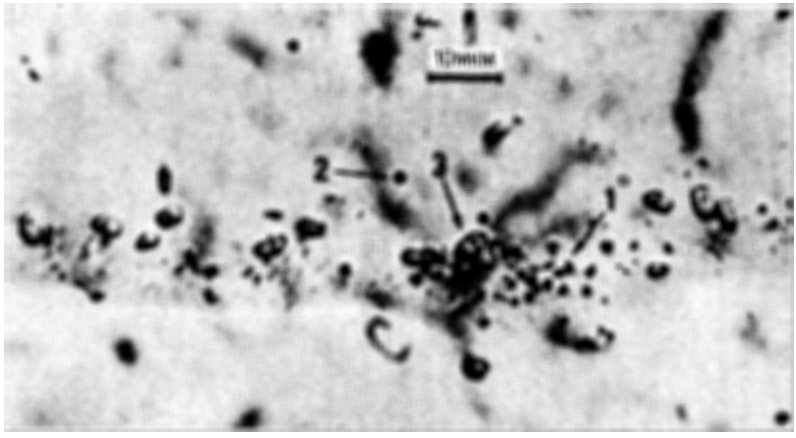


Рис. 14.10. Наблюдаемый в световой микроскоп образец, содержащий три различных микроорганизма. Стрелки указывают на микроорганизмы, обозначенные под номерами 1, 2 и 3 в табл. 14.1.

и(или) электронного микроскопа; среднее число участков с высокой электронной плотностью во внутриклеточном пространстве; средние скорости движения v_0; времена U-образного разворота τ и его диаметры L в магнитном поле 9,3 Гс; величины магнитного момента, полученные с

помощью электронной микроскопии и(или) путем наблюдения за U-образным поворотом; величины отношения mB_0/kT и времена реверсии, рассчитанные для локального геомагнитного поля.

При оценке величины магнитного момента по данным электронной микроскопии мы предполагали, что 80% объема электроноплотных участков занимает магнетит (Towe, Lowenstam, 1967; Blakemore, 1982).

4. Выводы

Обнаружение различных типов магниточувствительных микроорганизмов (Moench, Konetzka, 1978; Blakemore et al., 1980; Kirschvink, 1980; Frankel et al., 1981; Esquivel et al., 1983), а также различий в поведении микроорганизмов из разных водоемов, характеризующихся различными геомагнитными полями [в районе городов Форталеза (Frankel et al., 1981), Манаос, Сальвадор и Рио-де-Жанейро], заставило нас более широко взглянуть на явление магниточувствительности (магнитотаксиса).

Находящиеся далеко друг от друга магниточувствительные микроорганизмы могут рассматриваться как невзаимодействующие магнитные диполи. Выстраиваясь во внешнем магнитном поле величиной B_0, магнитные диполи в среднем поворачиваются на угол θ, значение которого определяется уравнением

$$\langle \cos\theta \rangle = L(mB_0/kT), \tag{3}$$

где $L(x) = \coth x - 1/x$ – функция Ланжевена для классического парамагнетизма, а mB_0/kT – соотношение между энергией магнитного взаимодействия и тепловой энергией. При $x \ll 1$ $L \to 0$ и диполи слабо ориентированы в магнитном поле, тогда как при $x > 0$ $L \simeq 1$ и диполи практически полностью ориентированы в магнитном поле ($\langle \cos\theta \rangle \simeq 1$). Положим, что скорость движения микроорганизмов в данной среде равна v_0. Средняя скорость миграции вдоль силовой линии магнитного поля определяется выражением (Teague et al., 1979)

$$\langle v \rangle = v_0 \langle \cos\theta \rangle, \tag{4}$$

где величина $\langle \cos\theta \rangle$ определяется уравнением (3).

Когда $mB_0/kT \simeq 1$, средняя скорость миграции составляет около 30% мгновенной скорости. Это означает, что даже в этом случае магниточувствительность дает селективное преимущество организмам. Так, в Рио-де-Жанейро ($B_0 = 0{,}25$ Гс, магнитное наклонение $I \simeq 25°$) для микроорганизма, у которого $mB_0/kT = 1$ (например, когда $m_м = 1{,}6 \cdot 10^{-13}$ ед. СГСМ), мы имеем $\langle v \rangle = 0{,}3v_0$, а вертикальная составляющая скорости миграции, определяющая собственно скорость, с которой микроорганизм движется ко дну, равна

$$\langle v \rangle_v = \langle v \rangle \sin I \simeq 0{,}1v_0.$$

Приведенные в табл. 14.1 оценочные значения m показывают, что для

всех изученных микроорганизмов $mB_0/kT > 1$. Из этих данных следует, что магнитотаксис может представлять собой более эффективный механизм направленного перемещения микроорганизмов по направлению ко дну, чем хемотаксис (Frankel, 1982; 1984).

Магнитный момент, которым обладают эти микроорганизмы, создает вокруг них магнитное поле, величина которого убывает с расстоянием. Напряженность такого поля на расстоянии в один радиус от поверхности этих микроорганизмов должна быть выше напряженности локального магнитного поля. Таким образом, когда эти организмы находятся близко друг к другу, их магнитное взаимодействие может быть более существенным, чем воздействие на них геомагнитного поля.

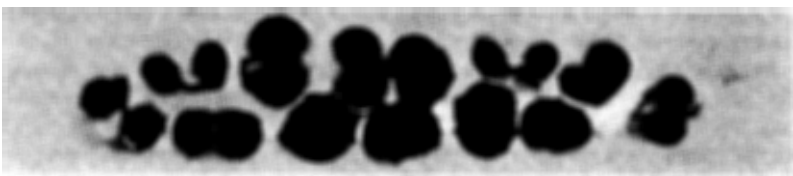


Рис. 14.11. Тринадцать бактерий, относительное расположение которых напоминает расположение кристаллов, показанное на рис. 14.12. Эти кокковидные бактерии были фиксированы в отсутствие сильного внешнего магнитного поля.

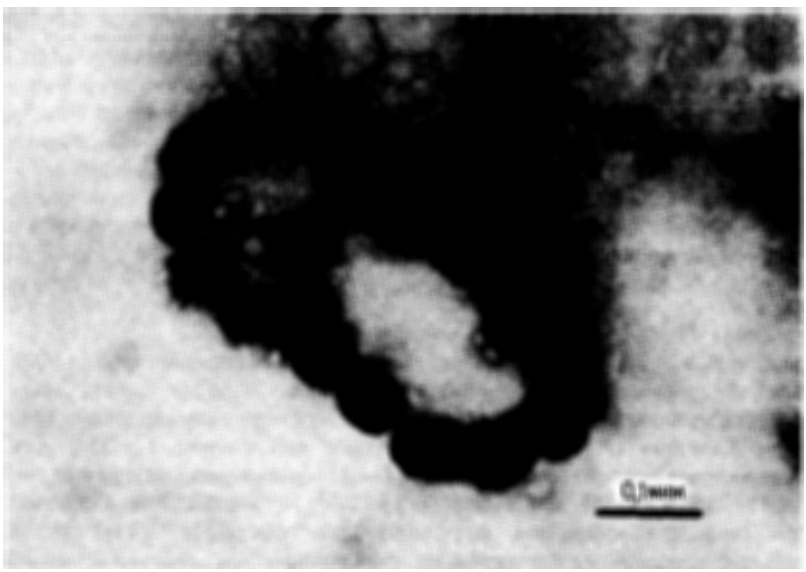


Рис. 14.12. Кристаллы, обнаруженные в культуре клеток *A. magnetotacticum*, полученной от Р. П. Блейкмора (R. P. Blakemore). Взаимное расположение этих кристаллов обусловлено магнитным взаимодействием между ними.

На рис. 14.11 представлены кокковидные бактерии, которые подверглись фиксации в отсутствие сильного внешнего магнитного поля. Судя по фотографии, между этими бактериями существует магнитное взаимодействие, причем их взаимное расположение сходно с тем, которое наблюдается у кристаллов магнетита, выделенных из клеток *A. magnetotacticum* (рис. 14.12). Это магнитное взаимодействие не проявляется при наблюдении за живыми микроорганизмами, вероятно, потому, что энергия их собственного движения намного больше энергии данного взаимодействия.

Одни и те же бактерии, взятые в местах с различными характеристиками геомагнитного поля, различаются по числу и форме магнитных кристаллов. По-видимому, соотношение между величиной геомагнитного поля и магнитным моментом микроорганизмов таково, что произведение величины магнитного момента на напряженность локального геомагнитного поля примерно постоянно.

На рис. 14.5–14.8 представлены микроорганизмы, для которых характерно наличие около 1500 не отличающихся строгой взаимной упорядоченностью электроноплотных участков. Это наблюдение заставляет предполагать существование иных, новых механизмов, лежащих в основе магниточувствительности. Хотя число электроноплотных участков у этих организмов в 100 раз выше, чем у бактерий, их магнитный момент превышает магнитный момент бактерий всего примерно в 10 раз. Тщательный анализ обнаруживает определенную упорядоченность в некоторых агрегатах, образованных участками с высокой электронной плотностью. Подобное распределение электроноплотных участков может быть признаком существования иного механизма чувствительности к магнитному полю, основанного на наличии пространственно упорядоченных магнитных диполей, с помощью которых можно обнаружить пространственные изменения магнитного поля.

Вместе с тем микроорганизмы, использующие геомагнитное поле при ориентации, должны уметь эффективно реагировать на изменения этого поля, а также на изменения своего положения относительно магнитного поля.

Следовательно, если при изменении внешнего электромагнитного поля происходит отклонение микроорганизмов от их траектории движения, то коррекция движения должна осуществляться за период, меньший, чем время между двумя последовательными изменениями в окружающей среде. Это означает, что время реверсии должно быть достаточно малым с биологической точки зрения, определяемой длительностью жизни микроорганизма и его размерами.

Как показали Френкель и Блейкмор (Frankel, Blakemore, 1980), ориентация в магнитном поле возможна в том случае, если энергия магнитного взаимодействия выше энергии теплового движения, $mB_0/kT > 1$. Это условие выполняется, когда величина магнитного момента составляет $m_м = 1{,}6 \cdot 10^{-13}$ ед. СГСМ, а величина геомагнитного поля, характерного для рассматриваемой местности, 0,25 Гс. При

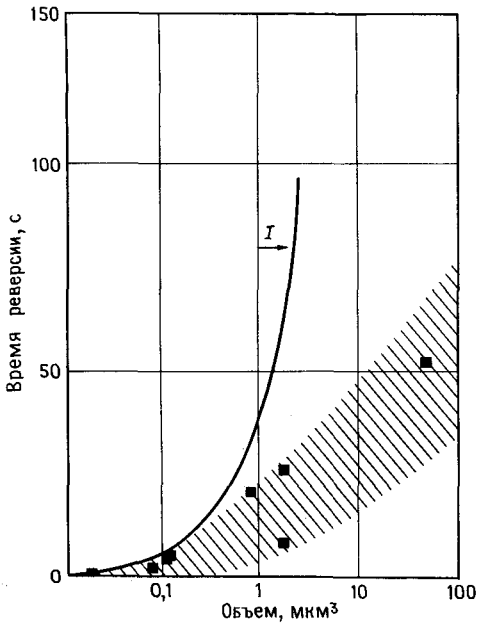


Рис. 14.13. Зависимость времени реверсии (τ) при $B_0 = 0{,}25$ Гс от куба радиуса некоторых магниточувствительных микроорганизмов. Кривая *I* построена, исходя из уравнения (1), в предположении, что величина магнитного момента $m = 1{,}6 \cdot 10^{-13}$ ед. СГСМ для всех рассмотренных микроорганизмов. Темные квадраты – значения средних времен реверсии, полученные для значений *m*, приведенных в табл. 14.1. Заштрихованная область – ожидаемый интервал времен реверсии τ.

постоянной величине *m* [уравнение (1)] время реверсии τ должно расти как куб радиуса клетки микроорганизма. С увеличением размера организмов резкое замедление τ при неизменной величине $m_м$ должно приводить к потере способности эффективно реагировать на магнитные воздействия. Примером такого замедления τ при постоянном значении $m_м$ может служить кривая на рис. 14.13, рассчитанная для $B_0 = 0{,}25$ Гс. Анализ данных, приведенных в табл. 14.1, показывает, что величина *m* растет с увеличением объема микроорганизмов, и при этом рост величины τ замедляется. На рис. 14.13 приведены значения τ, полученные для данных значений *m* и $B_0 = 0{,}25$ Гс. Эти данные наводят на мысль о существовании верхнего предела размеров организма, выше которого магниточувствительность уже не может служить эффективным механизмом ориентации.

Магнитотаксис, судя по всему, эффективен в качестве механизма ориентации, когда 1) энергия магнитного взаимодействия намного выше тепловой энергии и 2) время, необходимое для того, чтобы вращающий момент ориентировался в геомагнитном поле, намного меньше времени циклических изменений, характерных для данного местообитания.

Благодарности. Мы благодарны профессору Жаку Данону за участие в обсуждении данной работы, д-ру Р. Б. Френкелю за ознакомление нас с этой проблемой и предоставление информации, д-ру Р. П. Блейкмору за

предоставление материалов и сведений. Эти трое наших коллег служили для нас источником воодушевления, вдохновения и идей. Мы благодарны покойному д-ру Л. П. Г. Оливейре за внимание к нам; его жизнь будет для нас прекрасным примером. Мы признательны Маркосу Фарине за помощь в электронно-микроскопических исследованиях, д-рам Вандерлею де Соуза и Р. Мачадо за участие в обсуждениях, Роберту Эйзембергу за работу в нашей лаборатории и Марлен Б. Мелло за подготовку рукописи к печати.

Литература

Bachelard G, 1966. La philosophie du non, 4th ed., Presses Universite Paris, France.

Baker R. B. (1980a). A sense of magnetism, New Sci., **87**, 844–846.

Baker R. B. (1980b). Goal orientation by blind-folded human after long-distance displacement: Possible involvement of a magnetic sense, Science, **210**, 555–557.

Balkwill D. L., Maratea D., Blakemore R. P. (1980). Ultrastructure of a magnetotactic spirillum, J. Bacteriol., **141**, 1399–1408.

Barnothy M. F. (ed.), 1969. Biological Effects of Magnetic Fields, Vol. 2, Plenum Press, New York.

Blakemore R. P. (1975). Magnetotactic bacteria, Science, **190**, 377–379.

Blakemore R. P. (1982). Magnetotactic bacteria, Annu. Rev. Microbiol., **36**, 217–238.

Blakemore R. P., Frankel R. B. (1981). Magnetic navigation in bacteria, Sci. Am., **245**(6), 42–49.

Blakemore R. P., Frankel R. B., Wolfe R. S., 1979a. Ferromagnetism in freshwater bacteria. In: Biological Effects of Extremely Low Frequency Electromagnetic Fields, Technical Information Center, U. S. Department of Energy, Washington, D. C., pp. 400–407.

Blakemore R. P., Maratea D., Wolfe R. S. (1979b). Isolation and pure culture of a freshwater magnetic spirillum in chemically defined medium, J. Bacteriol., **140**, 720–729.

Blakemore R. P., Frankel R. B., Kalmijn A. J. (1980). South-seeking magnetotactic bacteria in the southern hemisphere, Nature, **286**, 384–385.

Brown F. A., Jr., Britt W. J., Benett M. F., Barnvell F. H. (1960). Magnetic response of an organism and its solar relationships, Biol. Bull., **118**, 367–381.

Butler R. F., Banerjee S. K. (1975). Theoretical single-domain grain size range in magnetite and titanomagnetite, J. Geophys. Res., **80**, 4049–4058.

Chernosky E. J., Maple E., 1961. Geomagnetism. In: USAF Handbook of Geophysics, Macmillan Co., New York.

Escalante-Semerena J. C., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1980). Nitrate dissimilation under microaerophilic conditions by a magnetic spirillum, Appl. Environ. Microbiol., **40**, 429–430.

Esquivel D. M. S., Lins de Barros H. G. P., Farina M., Aragão P. H. A., Danon J. (1983). Microorganismes magnetotactiques de la region de Rio de Janeiro, Biol. Cell., **47**, 227–234.

Farina M., Lins de Barros H. G. P., Esquivel D. M. S., Danon J. (1983). Ultrastructure of a magnetotactic microorganism, Biol. Cell., **48**, 85–86.

Frankel R. B. (1982). Magnetotactic bacteria, Comments Mol. Cell. Biophys., **1**, 293–310.

Frankel R. B. (1984). Magnetic guidance of microorganisms, Annu. Rev. Biophys. Bioeng., **13**, 85–103.

Frankel R. B., Blakemore R. P. (1980). Navigation compass in magnetic bacteria, J. Magn. Magn. Mater., **15–18**, 1562–1564.

Frankel R. B., Blakemore R. P. (1984). Precipitation of Fe_3O_4 in magnetotactic bacteria, Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B, **304**, 567–574.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355–1356.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Torres de Araujo F. F., Esquivel D. M. S., Danon J. (1981). Magnetotactic bacteria at the geomagnetic equator, Science, **212**, 1269–1270.

Frankel R. B., Papaefthymiou G. C., Blakemore R. P., O'Brien W. D. (1983). Fe_3O_4 precipitation in magnetotactic bacteria, Biochim. Biophys. Acta, **763**, 147–159.

Gilbert W., 1600. De magnete, magneticisque corporibus et de magno magnete tellure [On the loadstone and magnetic bodies]. In: Great Books of the Western World, Vol. 28 (R. M. Hutchins, ed.), Encyclopaedia Britannica, London.

Godoy R. C., 1981. Variacão secular da intensidade de campo geomagnetico no Brasil, Unpublished Ph. D. dissertation, Inst. Geociências UFRJ.

Gould J. L. (1980). The case for magnetic sensitivity in birds and bees (such as it is), Am. Sci., **68**, 256–267.

Gould J. L. (1982). The map sense of pigeons, Nature, **296**, 205–211.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 4498–4500.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S., Brines M. L. (1980). Orientation of demagnetized bees, J. Exp. Biol., **86**, 1–8.

Hickman D. D., Frenkel A. W. (1963). Observations on the structure of *Rhodospirillum rubrum*, J. Cell Biol., **25**, 271–291.

Kalmijn A. J., Blakemore R. P. (1978). The magnetic behavior of mud bacteria. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 354–355.

Kirschvink J. L. (1980). South-seeking magnetic bacteria, J. Exp. Biol., **86**, 345–347.

Kirschvink J. L. (1981a). The horizontal magnetic dance of the honeybee is compatible with a singledomain ferromagnetic magnetoreceptor, Biosystems, **14**, 193–203.

Kirschvink J. L. (1981b). Ferromagnetic crystals (magnetite?) in human tissue, J. Exp. Biol., **92**, 333–335.

Kirschvink J. L. (1982). Birds, bees and magnetism, Trends Neurosci., **5**, 160–167.

Kuterbach D. A., Walcott B., Reeder R. J., Frankel R. B. (1982). Iron-containing cells in the honeybee (*Apis mellifera*), Science, **218**, 695–697.

Levi-Strauss C., 1978. Myth and Meaning, University of Toronto Press, Toronto.

Lins de Barros H. G. P., Esquivel D. M. S., Danon J., Oliveira L. P. H. (1981). Magnetotactic algae, An. Acad. Bras. Cienc., **54**, 258.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Lowenstam H. A. (1981). Minerals formed by organisms, Science, **211**, 1126–1131.

Moench T. T., 1978. Distribution, isolation and characterization of a magnetotactic bacterium, Unpublished Ph. D. dissertation, Indiana University.

Moench T. T., Konetzka W. A. (1978). A novel method for the isolation and study of magnetotactic bacterium, Arch. Microbiol., **119**, 203–212.

Opdyke N. D. (1972). Paleomagnetism of deep-sea cores, Rev. Geophys. Space Phys., **10**, 213–249.

Palmer J. D. (1963). Organismic spatial orientation in very week magnetic field, Nature, **198**, 1061–1062.

Palmer J. D. (ed.), 1976. An Introduction to Biological Rhythms, Academic Press, New York.

Remsen C. C. (1983). Structural attributes of membrane organelles in bacteria, Int. Rev. Cytol., **79**, 195–223.

Remsen C. C., Watson S. W., Waterbury J. B., Trüper H. G. (1968). Fine structure of *Ectothiorhodospira mobilis* Pelsh, J. Bacteriol., **95**, 2374–2392.

Rosenblatt C., Torres de Araujo F. F., Frankel R. B. (1982a). Light scattering deter-

mination of magnetic moment of magnetotactic bacteria, J. Appl. Phys., **53**, 2727–2729.

Rosenblatt C., Torres de Araujo F. F., Frankel R. B. (1982b). Birefringence determination of magnetic moments of magnetotactic bacteria, Biophys. J., **40**, 83–85.

Schmidt-Koenig K., Keeton W. T. (eds.), 1978. Animal Migration, Navigation, and Homing, Springer-Verlag, Berlin.

Teague B. D., Gilson M., Kalmijn A. J. (1979). Migration rate of mud bacteria asa function of magnetic field strength, Biol. Bull., **157**, 399.

Towe K. M., Lowenstam H. A. (1967). Ultrastructure and development of iron mineralisation in the radular teeth of *Cryptochiton stelleri* (Mollusca), J. Ultrasctruct. Res., **17**, 1–13.

Towe K. M., Moench T. T. (1981). Electron-optical characterization of bacterial magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **52**, 213–220.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L., (1979). Pigeons have magnets, Science, **205**, 1027–1029.

Whittaker E., 1951. A History of the Theories of Aether and Electricity, Nelson, London.

Zoeger J., Dunn J. R., Fuller M. (1981). Magnetic material in the head of the common Pacific dolphin, Science, **213**, 892–894.

Глава 15

СТРУКТУРА, МОРФОЛОГИЯ И РОСТ КРИСТАЛЛОВ БАКТЕРИАЛЬНОГО МАГНЕТИТА

Стефан Манн[1]

1. Введение

Способность живых организмов образовывать магнетит, представляющий собой оксид железа смешаной валентности (Fe_3O_4), ставит перед исследователями твердотельных и кристаллических структур несколько непростых и интригующих вопросов. Синтез магнетита в лаборатории возможен только в достаточно жестких условиях, включающих часто высокие температуру и давление, а также высокие значения pH среды. Еще большие экспериментальные трудности при неорганическом синтезе связаны с получением частиц одинаковой формы и размера. В то же время для реакций, идущих в живых организмах, характерна высокая специфичность, которая обеспечивается структурно-функциональными особенностями катализирующих их ферментов. Этим обусловлена способность некоторых живых организмов образовывать кристаллы магнетита при комнатной температуре и нормальном давлении и при значениях pH среды, близких к нейтральным. Более того, благодаря жесткому биологическому контролю процессов активации и регуляции этих твердофазных реакций происходит образование частиц магнетита с вполне определенными размерами и морфологией кристаллов. Особенности, связанные с химической, стерео- и кристаллографической специфичностью реакций, приводящих к образованию кристаллов в живых организмах, весьма важны и нуждаются в изучении и объяснении, поскольку данные об этой новой группе твердофазных реакций могут оказаться полезными при разработке и создании новых промышленных материалов.

В обзоре Mann, 1983 реакций, протекающих при биоминерализации и представляющих интерес с точки зрения физики твердого тела, подчеркивается важность биологического контроля химических, пространственных и структурных параметров кристаллических образований в живых организмах. Общие принципы, изложенные в этом обзоре,

[1] *Stephen Mann*, School of Chemistry, University of Bath, Bath, BA2 7AY, United Kingdom.

применимы и к рассмотрению процессов образования бактериального магнетита. Цель данной главы – обсуждение этих принципов в свете новых данных, полученных при исследовании структурных и морфологических особенностей бактериального магнетита с помощью просвечивающей электронной микроскопии высокого разрешения (ПЭМВР).

2. Просвечивающая электронная микроскопия высокого разрешения (ПЭМВР)

ПЭМВР пользуется признанием как метод, позволяющий исследовать структуру кристаллических, псевдокристаллических и аморфных веществ с нанометровым разрешением. Его использовали при изучении самых различных неорганических минералов (Hutchison et al., 1977), а в последнее время – и для изучения неорганических твердых образований биогенного происхождения, таких, как карбонат кальция (Mann et al., 1983), диоксид кремния (Mann, Williams, 1982) и оксид железа (Fe_3O_4). Результатам исследований последнего и посвящена настоящая глава.

Основные направления использования ПЭМВР в химии твердого тела схематически изображены на рис. 15.1. Этот метод применяют с целью изучения структуры и свойств веществ путем непосредственного получения изображения их кристаллических решеток в электронном микроскопе. Таким образом можно исследовать процессы зарождения и роста кристаллов, а также выявлять причины отклонения от идеальных структуры и стехиометрии.

Потенциальные возможности ПЭМВР связаны, в частности, с тем, что для кристаллов определенной толщины (обычно не превышающей 100 Å) фазово-контрастное изображение на электронной микрофотографии, полученной в условиях специальной дефокусировки (дефокусировки Шверцера), достаточно хорошо отражает проекцию распределения атомных потенциалов в кристалле. В идеальном случае изучаемый объект и полученное изображение соотносятся как один к одному. Однако на практике интерпретация электронных микрофотографий, полученных с высоким разрешением, затруднена в силу зависимости получаемых таким образом изображений от аберраций микроскопа, толщины образца (в котором возможны эффекты многократного рассеяния) и условий дефокусировки. Эти факторы могут быть учтены при расчете контрастности изображения таким образом, чтобы можно было сравнивать экспериментально полученное и модельное изображения и оценивать полноту передачи структурных данных от объекта к фотопластинке электронного микроскопа.

Сочетание ПЭМВР с локальной электронографией (или с каким-либо другим методом, основанным на регистрации микродифракции электронов) позволяет изучать отдельные микрокристаллы, и в частности, частицы магнетита, образуемые магниточувствительными бактериями. При этом можно в принципе получать информацию о зарождении и

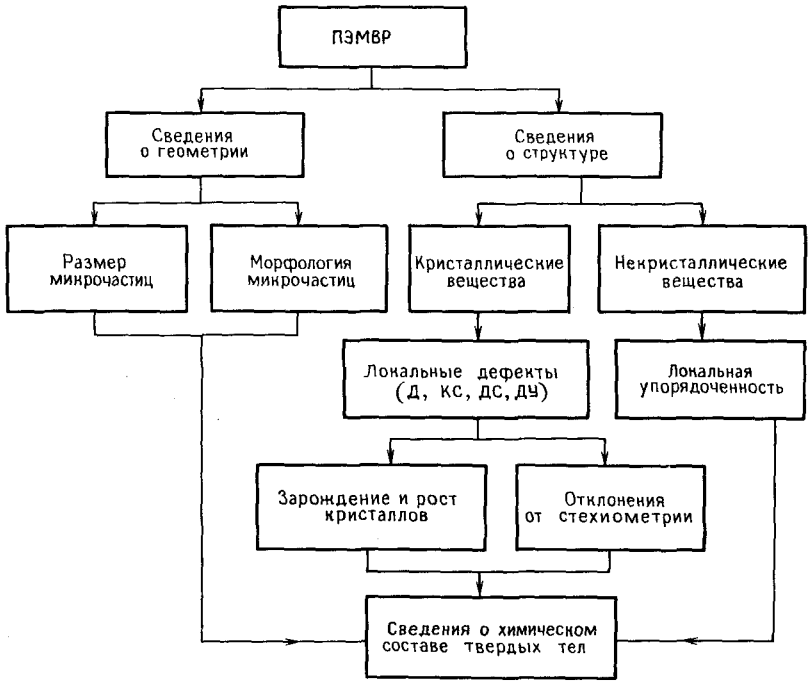


Рис. 15.1. Схема, иллюстрирующая основные области применения ПЭМВР при исследовании твердых веществ. Д – дислокация; КС – кристаллографический сдвиг; ДС – доменные структуры (междоменные границы в двойниках и сросшихся кристаллах); ДУ – дефекты укладки плоскостей кристаллической решетки.

росте отдельных кристаллов. Подобная информация недоступна, если используют традиционные методы определения структуры, такие как, например, дифракция рентгеновских лучей, поскольку в данном случае результаты носят статистический характер. Однако, предлагая на основе полученных изображений кристаллических решеток общие механизмы формирования кристаллов, необходимо соблюдать осторожность, поскольку помимо проблем с интерпретацией данных существуют также проблемы, связанные с тем, что исследованию подвергается только небольшая фракция образца, и поэтому могут быть сомнения, представительна ли эта выборка.

3. Материалы и методы

С помощью ПЭМВР исследовали бактериальный магнетит, полученный из двух различных источников.

3.1. Клетки *Aquaspirillum magnetotacticum*

A. magnetotacticum представляет собой микроаэрофильную бактерию, для которой разработана методика выращивания в чистой культуре (Blakemore et al., 1979; Maratea, Blakemore, 1981). Данные электронной микроскопии низкого разрешения показывают, что длина клеток этой бактерии составляет примерно 3 мкм и что они содержат в среднем по 20 заключенных в оболочку частиц магнетита (магнитосом) диаметром 40–50 нм, образующих в каждой клетке по одной цепочке, вытянутой вдоль продольной оси клетки (Balkwill et al., 1980). Клетки *A. magnetotacticum* образуют магнетит только в микроаэробных условиях, накапливая железо в количествах, превышающих его внеклеточную концентрацию в 20 000–40 000 раз (Blakemore et al., 1979). Размеры частиц магнетита соответствуют размерам одиночного магнитного домена, а цепочка магнитосом придает клеткам постоянный дипольный магнитный момент, вектор которого параллелен оси движения клетки, что позволяет бактериям ориентироваться в магнитном поле Земли (Frankel, Blakemore, 1980).

Недавние исследования этого организма с помощью мёссбауэровской спектроскопии показали (Frankel et al., 1983), что помимо магнетита в клетках содержится фаза, образованная гидратом оксида железа и связанная с магнитосомами. Поскольку эти данные носили статистический характер и не содержали сведений о локальной структуре и упорядоченности фазы, образованной гидратом оксида железа, для локализации межфазной границы и исследования процессов взаимодействия между двумя железосодержащими фазами в пределах отдельной магнитосомы мы использовали ПЭМВР.

Стратегия эксперимента включала определение кристаллографической структуры, степени упорядоченности и морфологии кристаллов, а также изучение процессов их роста путем непосредственного получения изображения кристаллической решетки магнетита, находящегося в *интактных* клетках бактерий. Исследование кристаллов in situ позволяло избежать многих чреватых артефактами воздействий, связанных с процессами выделения кристаллов из клеток, а также давало возможность изучать частицы магнетита, находящиеся на различных стадиях формирования кристалла. Кроме того, это позволяло получать данные о кристаллографической ориентации и степени кристаллизации каждой отдельной цепочки магнитосом.

3.2. Магниточувствительные кокковидные клетки

Методика выращивания чистой культуры этих клеток не разработана, поэтому их выделяли из сложной системы, моделирующей естественную среду обитания и подробно описанной в литературе (Moench, Konetzka,

1978). Выделение частиц магнетита проводили по известной методике (Towe, Moench, 1981). Образец, содержащий слипшиеся частицы магнетита, инкубировали в течение ночи при комнатной температуре в 5,25%-ном растворе гипохлорита натрия для удаления органических остатков, которые могли прилипнуть к частицам магнетита. Суспензию, содержащую частицы магнетита, несколько раз центрифугировали и осадок каждый раз суспендировали в дистиллированной воде.

Исследование кристаллов в интактных клетках не проводили из-за невозможности получить чистую культуру последних. Поэтому данные о росте кристаллов в этой биологической системе основаны только на результатах наблюдения за изолированными кристаллами.

3.3. Электронная микроскопия

При исследовании магнетита у *A. magnetotacticum* интактные, не подвергавшиеся фиксации клетки высушивали на воздухе на медных сетках для электронной микроскопии (диаметром 2,3 мм), покрытых в качестве подложки последовательно нанесенными пленками углерода и формвара. При исследовании кристаллов магнетита, выделенных из магниточувствительных кокковидных клеток, частицы, образованные слипшимися кристаллами, суспендировали с помощью ультразвуковой обработки в дистиллированной воде, каплю полученной суспензии наносили на сетку и высушивали на воздухе, как описано выше. При проведении обеих серий экспериментов использовали электронный микроскоп марки «Джиол 200 СХ» (JEOL 200 CX) с катодом повышенной яркости марки LaB_6 и с разрешением по точкам 2,5 Å. Все эксперименты проводили при напряжении 200 КэВ и диафрагме объектива 40 мкм.

Для каждого из кристаллов снимали серию изображений в условиях, изменяющихся от «недофокусировки» до «перефокусировки»; оптимальное значение дефокусировки было равно -650 Å. Подобная постановка опыта позволяла судить об изменении структуры изображения с изменением дефокусировки. Тем не менее относящиеся к обеим рассмотренным группам кристаллы биогенного происхождения имели, как правило, слишком большую толщину, что не позволяло получать двумерные «структурные изображения». Исключение составляли некоторые очень тонкие края кристаллов. Для большинства частиц разрешение позволяло различить на полученных изображениях только одномерные полосы решетки. Эти полосы, подобные тем, которые видны на рис. 15.2, представляют собой плоскости решетки, ориентированные параллельно электронному пучку, и обозначаются, как это принято, кристаллографическими индексами Миллера в форме (hkl). Поскольку магнетит имеет кубическую симметрию, многие плоскости решетки, такие как, например, (100), (010) и (001), эквивалентны между собой. В этих случаях совокупность эквивалентных плоскостей записывают как {hkl}. Расстояние между полосами одной совокупности и углы между полосами, относящимися к различным совокупностям, позволяют определить про-

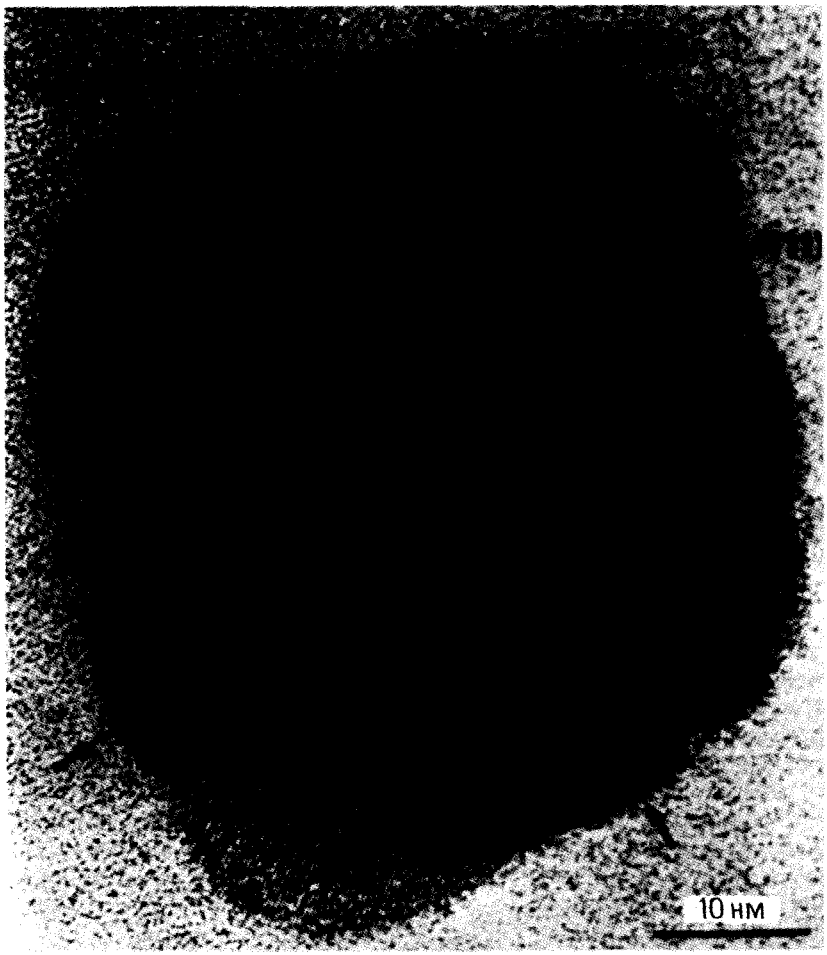


Рис. 15.2. Полученное с помощью ПЭМВР изображение кристалла магнетита при направлении электронного пучка [01$\bar{1}$]; виден отличающийся высокой упорядоченностью одиночный кристалл с характерной морфологией октаэдрической призмы, у которой грани {111} отсекаются гранями {100} (рис. 15.4). Полосы решетки соответствуют плоскостям (022) и перпендикулярны грани (100). Обратите внимание, что края кристалла негладкие и на уже сформировавшихся гранях {111} (отмечены стрелками) видны выступы.

екцию кристалла в электронном микроскопе, кристаллографическое направление которой обозначают как [uvw]. Исследование ряда кристаллов, по-разному ориентированных в поле электронного микроскопа, дает возможность определить трехмерную морфологию частиц; подробнее это обсуждается в разд. 4.1.

Полосы кристаллической решетки можно наблюдать, только если ориентация соответствующих им плоскостей удовлетворяет условию Брэгга – Вульфа для дифракции, поэтому отсутствие изображения решетки на полученных микрофотографиях не обязательно свидетельствует об аморфной структуре образца, а может быть связано с тем, что образец неправильно ориентирован. Об участках локальной неупорядоченности внутри образованной атомами периодической решетки можно судить по искажению полос решетки; впрочем, аналогичные эффекты могут быть связаны также с изменением толщины кристалла или с участками его локального изгиба.

4. Результаты

4.1. Микроструктура, морфология и кристаллографическая ориентация сформировавшихся кристаллов

Кристаллы магнетита, образующиеся в клетках как *A. magnetotacticum*, так и магниточувствительных кокковидных бактерий, представляют собой частицы, отличающиеся характерными размером и формой. Этот раздел посвящен изложению данных об уже сформировавшихся кристаллах. Надо отметить, что среди кристаллов, полученных из организмов обеих изучавшихся групп, многие не обладали характерной морфологией, свидетельствующей о том, что их формирование уже закончилось. Так что описанные ниже морфологические особенности носят несколько идеализированный характер и свойственны только кристаллам биогенного происхождения, достигшим определенного «возраста». Тем не менее они характеризуют механизм образования кристаллов в этих биологических системах.

4.1.1. Клетки *A. magnetotacticum*

При исследовании кристаллов, имеющих размеры $\sim$ 50 нм и определенную морфологию, было получено изображение кристаллической решетки, согласующееся с кубической (Fd3m) обращенной шпинельной структурой магнетита. Примером может служить рис. 15.2, на котором приведено типичное для многих изученных кристаллов магнетита изображение. На фотографии видны полосы решетки, соответствующие плоскости (022), которые хорошо выражены и тянутся вдоль всей частицы. Полосы не содержат разрывов или искажений, что свидетельствует о близости структуры кристалла к идеальной и о том, что он представляет собой один магнитный домен. При исследовании других кристаллов наблюдались плоскости решетки {111}, {222}, {220}, {200} и {400}, причем во всех случаях кристаллы представляли собой одиночные магнитные домены и были свободны от дислокаций и дефектов, связан-

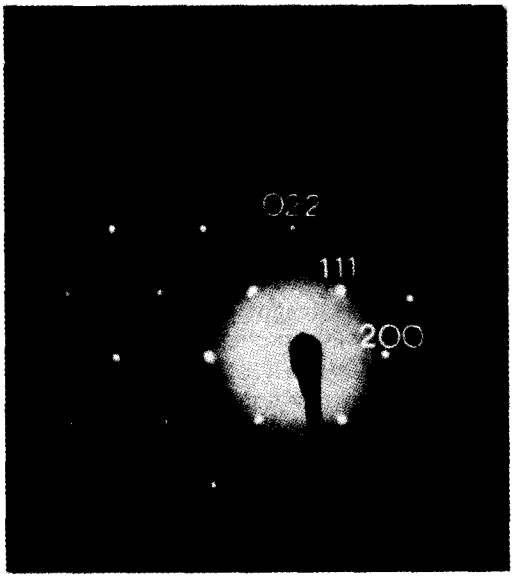


Рис. 15.3. Дифракционная картина, полученная при исследовании с помощью локальной электронографии сформировавшегося кристалла магнетита с характерной морфологией. Электронный пучок параллелен направлению [01$\bar{1}$]. Рефлексы (200) и ($\bar{2}$00) образуются вследствие двойной дифракции.

ных с неправильным наложением плоскостей друг на друга в процессе формирования кристалла. С учетом взаимной ориентации указанных полос зона проекции на рис. 15.2 может быть идентифицирована как [01$\bar{1}$]. Эта зона наблюдалась у многих зрелых кристаллов, что подтверждается данными локальной электронографии (рис. 15.3). Таким образом, края кристалла, которые видны на рис. 15.2, представляют собой его грани, перпендикулярные к зоне проекции, и могут быть идентифицированы так, как это обозначено на снимке. Обращает на себя внимание, что полосы (022) перпендикулярны, как и можно было ожидать, грани (100).

Морфология таких сформировавшихся кристаллов может быть определена из взаимной ориентации полос решетки и краев кристалла; в ее основе лежит октаэдр, грани {111} которого усечены гранями {100} (рис. 15.4). На изображениях кристаллов, полученных при направлении электронного пучка [01$\bar{1}$], края образуют характерные углы 125 и 110°, соответствующие пересечению граней (100) и (111), а также (111) и ($\bar{1}$11). У других зрелых кристаллов величина этих углов отклоняется от их теоретических значений, что может быть связано с небольшим отклонением кристаллографического направления от направления электронного пучка или с какими-то реальными процессами, протекающими при образовании кристалла.

На основе представленных выше данных была определена ориентация кристаллов в клетках *A. magnetotacticum*, содержащих сформировавшиеся цепочки магнетита. Оказалось, что кристаллы, как правило,

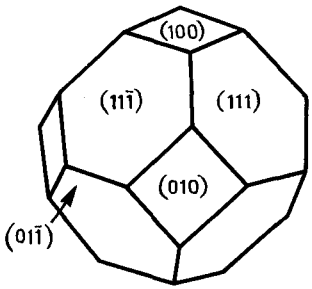


Рис. 15.4. Идеализированная морфология кристалла биогенного магнетита из клеток *A. magnetotacticum*. Грани {111} октаэдрической призмы усечены гранями {100}. Подобная форма кристалла свидетельствует о стабилизации плоскостей {111} по отношению к плоскостям с меньшими индексами, такими как {100}.

ориентированы в клетке так, что направление [111] параллельно оси цепочки (рис. 15.5). Этот результат важен для понимания механизмов магнитотаксиса, так как ось легкого намагничивания в Fe_3O_4 также лежит в направлении [111].

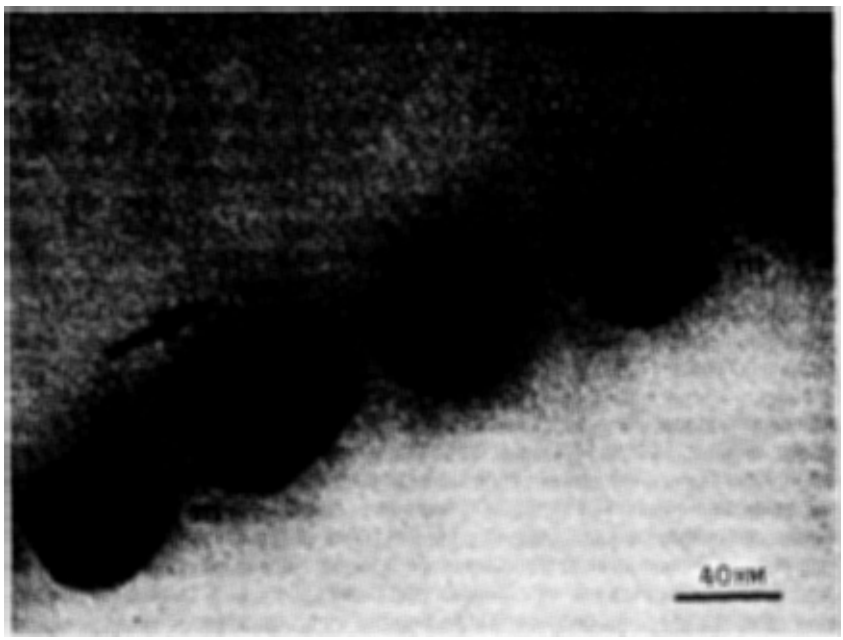


Рис. 15.5. Ориентация зрелых кристаллов магнетита в клетках *A. magnetotacticum*. Грани {111} ориентированы перпендикулярно оси цепочки (обозначена жирной стрелкой). Таким образом, ось цепочки соответствует направлению [111] кристаллической решетки магнетита, представляющему собой также направление легкого намагничивания.

4.1.2. Клетки магниточувствительных кокковидных бактерий

По данным электронной микроскопии низкого разрешения кристаллы магнетита, выделенные из клеток кокковидных бактерий, имеют форму параллелепипедов со средней длиной ~ 100 нм и средней шириной ~ 60 нм (Towe, Moench, 1981). На полученных с помощью ПЭМВР изображениях видны прямоугольные кристаллы с усеченными гранями и полосами решетки, соответствующими кубической структуре магнетита. При исследовании кристаллов, как обработанных, так и не обработанных гипохлоритом, наблюдали полосы решетки, соответствующие плоскостям {111} (расстояние между полосами 4,8 Å), {220} (2,9 Å), {200} (4,2 Å) и {311} (2,5 Å). При этом полосы, соответствующие плоскостям {111}, видны в большинстве кристаллов. Были получены изображения в направлении трех различных зон. В большинстве кристаллов наблюдались изображения решетки, соответствующие зоне [01$\bar{1}$] (рис. 15.6). Обраща-

Рис. 15.6–15.9. Полученные при высоком разрешении электронные микрофотографии частиц бактериального магнетита из кокковидных клеток при различных направлениях электронного пучка. Во всех случаях частицы представляют собой хорошо упорядоченные одиночные кристаллы, имеющие вид прямоугольника с усеченными углами.

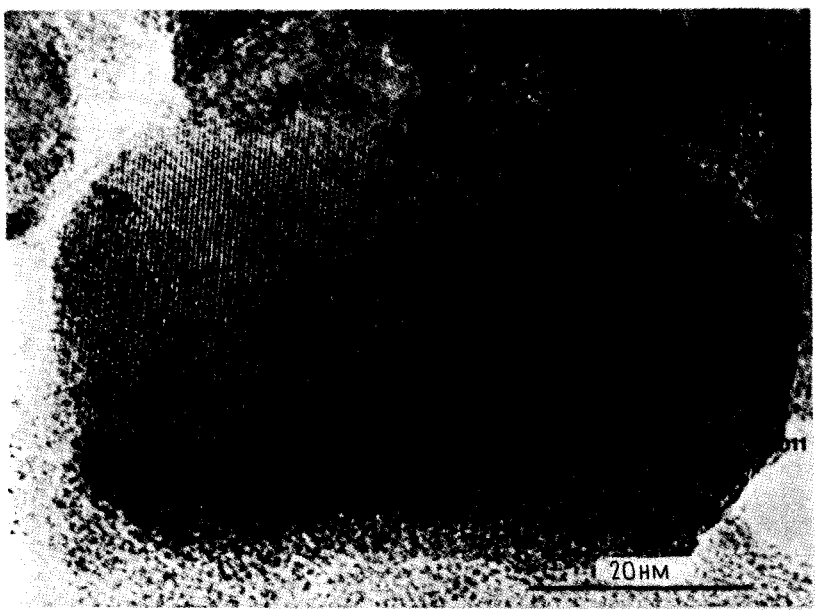


Рис. 15.6. Кристалл магнетита в направлении [01$\bar{1}$]. Видно, что грань (111) усечена гранями (011) и (100).

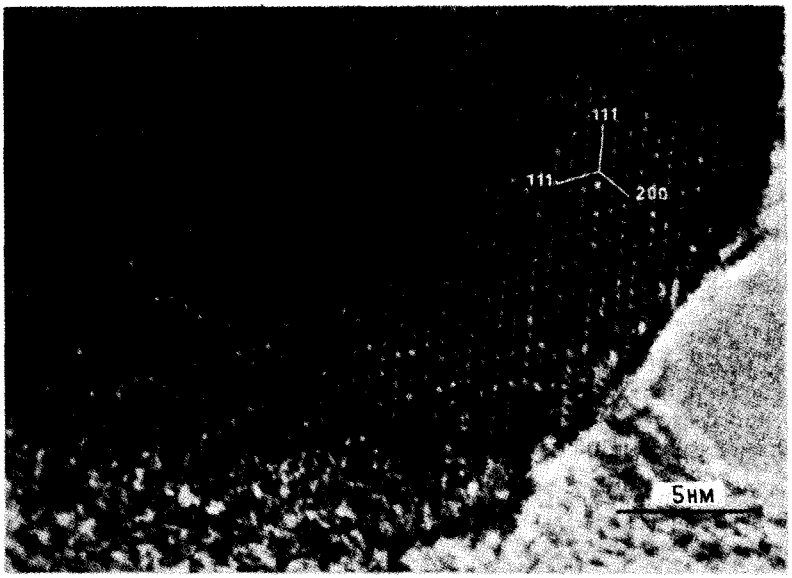


Рис. 15.7. Увеличенная микрофотография кристалла в направлении [01$\bar{1}$], на которой видны полосы кристаллической решетки, соответствующие плоскостям (111), ($\bar{1}$11) и (200).

ет на себя внимание отличие морфологии этих кристаллов от морфологии кристаллов магнетита в клетках *A. magnetotacticum*, снятых в направлении {01$\bar{1}$} (рис. 15.2). Направление распространения электронного пучка в этом и других случаях определяли из данных локальной электронографии и из величин углов между различными плоскостями решетки. На рис. 15.7 представлено увеличенное изображение краевого участка кристалла магнетита, полученное при направлении электронного пучка [01$\bar{1}$] и показывающее, что плоскости (111), ($\bar{1}$11) и (200) ориентированы ожидаемым образом. Белые точки на рисунке являются не атомами железа, а колонками отверстий, ориентированных параллельно электронному пучку. Изображения других кристаллов были получены при направлении электронных пучков [$\bar{2}$11] (рис. 15.8) и [100] (рис. 15.9). В случае всех трех зон полосы решетки, не прерываясь, пересекали кристалл, из чего следует, что как и в случае *A. magnetotacticum*, частицы представляют собой одиночные магнитные домены. Степень совершенства кристаллов, судя по полученным изображениям, была исключительно высока; дислокации и дефекты, связанные с неправильным наложением плоскостей кристалла, не наблюдались.

Идеализированная модель кристалла была определена после получения изображений по-разному ориентированных частиц и идентификации на их основе граней кристаллов. В работе по индицированию граней

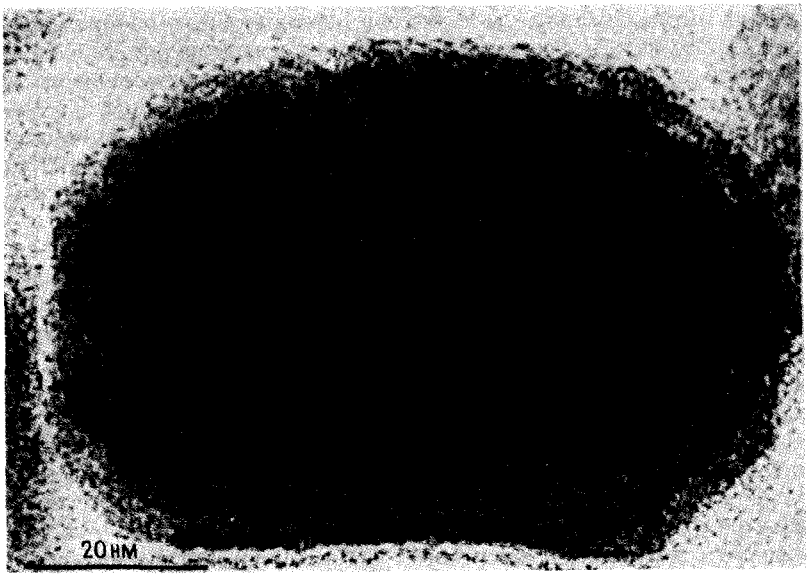


Рис. 15.8. Закругленные края кристалла магнетита при ориентации [211]. Полосы решетки соответствуют плоскостям (022).

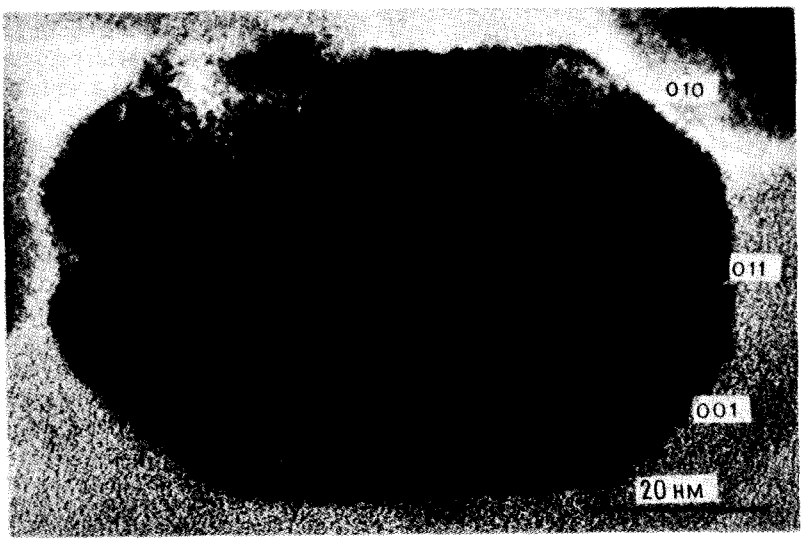


Рис. 15.9. Кристалл магнетита, ориентированный в направлении [100], симметрично усечен четырьмя гранями {001}. Полосы решетки соответствуют плоскостям (020).

кристаллов использовались модельные дифракционные изображения (Skarnulis, 1979). Идентифицированные грани отмечены на рис. 15.6, 15.8, 15.9. Можно выделить три различные формы (соответствующие трем зонным направлениям), характерные для кристалла, имеющего в направлении [111] вид шестигранника, трижды усеченного с торцов (как это показано на рис. 15.10) центросимметричными плоскостями {100} и {011}. Морфологически магнетит представляет собой призму с симметрией, судя по всему, $\bar{3}$ 2/m. В то же время изображения, полученные с помощью электронной микроскопии высокого разрешения, соответствуют кубической структуре магнетита, и индексы на рис. 15.10 расставлены в соответствии с кубической симметрией. Таким образом, на изображениях кристаллов с ориентацией [01$\bar{1}$] видны центросимметричные грани, усеченные плоскостями (011) и (100), образующими с плоскостью (111) характерные углы 145 и 125° соответственно (рис. 15.7). Изображения кристаллов с ориентацией [$\bar{2}$11] отличаются закругленными краями (рис. 15.8), поскольку при этом отсутствуют грани с малыми индексами, усекающие призму. На изображениях кристаллов с ориентацией [100] (рис. 15.9) видны четыре грани, усеченные плоскостями, соответствующими граням (010) и (001) под углом 45° к направлению [011].

В заключение отметим следующее: изображения, полученные с помощью ПЭМВР, показывают, что в обеих изучавшихся живых системах образуются кристаллы магнетита, форма и характеристики которых свидетельствуют об их зрелости, и что в клетках *A. magnetotacticum* кристаллы, образующие цепочки, определенным образом кристалло-

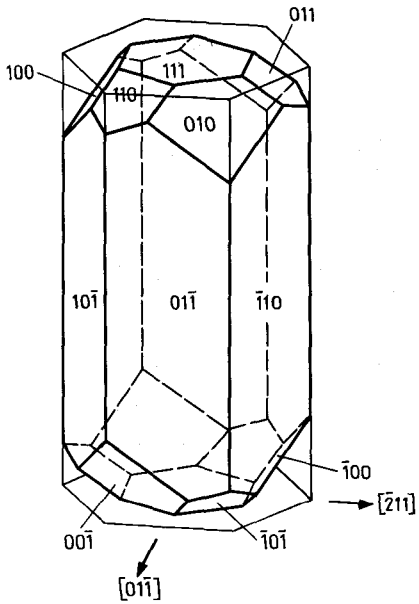


Рис. 15.10. Модель идеализированного кристалла магнетита из клеток магниточувствительных кокковидных бактерий. Кристалл имеет форму гексагональной призмы, трижды усеченной с каждого торца центросимметрично расположенными плоскостями {011} и {100}.

графически ориентированы. В обоих случаях изученные кристаллы отличаются высоким совершенством и представляют собой одиночные магнитные домены; в то же время их идеализированная морфология весьма различна, хотя и характерна в каждом случае. Полученные результаты представляют большой интерес для понимания механизмов биологической регуляции формирования кристаллов в клетках изучавшихся бактерий.

4.2. Формирующиеся кристаллы

С помощью ПЭМВР были изучены также кристаллы, не обладающие хорошо выраженными кристаллографическими характеристиками, рассмотренными в разд. 4.1. Исследование подобных кристаллов необходимо для понимания механизмов формирования кристаллов в бактериальных клетках, поскольку не исключено, что они представляют собой кристаллы, находящиеся на ранних стадиях роста или по тем или иным причинам окончательно не сформировавшиеся.

4.2.1. Клетки *A. magnetotacticum*

На рис. 15.11 приведена фотография цепочки кристаллов магнетита в интактной клетке. В отличие от многих цепочек, образованных определенным образом ориентированными сформировавшимися кристаллами, эта цепочка образована кристаллами, размеры и морфология которых явно различаются. В нее входят частицы с кубическо-октаэдрической морфологией (кристалл *1* на рис. 15.11), частицы, правильная форма которых искажена, и частицы совершенно неправильной формы размером ~ 30 нм (частица *2* на рис. 15.11). Было изучено много подобных цепочек. Следует отметить, что не удалось обнаружить корреляции между положением частицы в цепочке и степенью зрелости образующего ее кристалла; правда, кристаллы, расположенные на краях цепочек, как правило, отличались меньшими размерами.

Исследование частиц неправильной формы с помощью ПЭМВР показало, что магнитосомы этого типа состоят как из кристаллического вещества, так и из окружающего его материала, не обладающего кристаллической структурой (рис. 15.12). Кристаллическая зона представляет собой одиночный магнитный домен с хорошо упорядоченными плоскостями кристаллической решетки магнетита. Никаких иных кристаллических фаз, например образованных γ-FeOOH, не обнаружено. Как можно видеть на рис. 15.12, полосы решетки как бы проникают в неупорядоченную область в каком-то определенном направлении, что свидетельствует о существовании преимущественного направления, в котором идет зародышеобразование и рост кристалла. Эти образованные различными фазами частицы, по-видимому, представляют собой ранние стадии формирования кристаллов магнетита; участки, не обладающие кристаллической структурой, соответствуют фазе гидрата

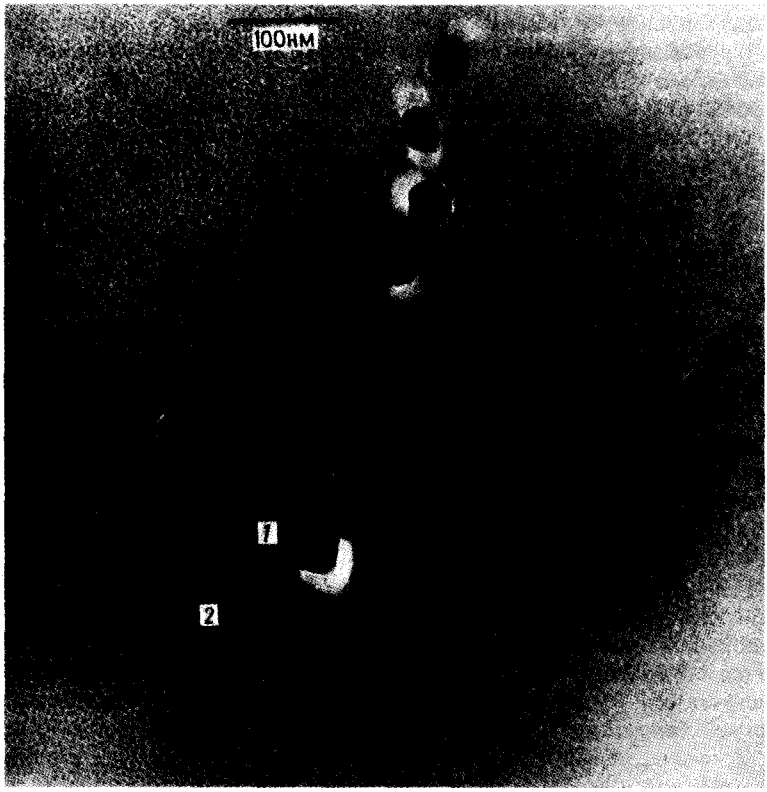


Рис. 15.11. Микрофотография цепочки частиц магнетита в интактной неокрашенной клетке *A. magnetotacticum*, на которой видны как большие, так и маленькие частицы. Частица *1* имеет морфологию, характерную для многих зрелых кристаллов (рис. 15.4). Частица *2* имеет неправильную форму и, по-видимому, находится на более ранней стадии развития. В кристаллической решетке этой частицы видны как кристаллические, так и некристаллические области (рис. 15.12). Кластер из четырех частиц, расположенный рядом с частицей *2*, состоит из отдельных кристаллов, содержащих аморфные участки. Кристаллы пространственно разделены, так что эта структура не является кристаллическим многодоменным агрегатом.

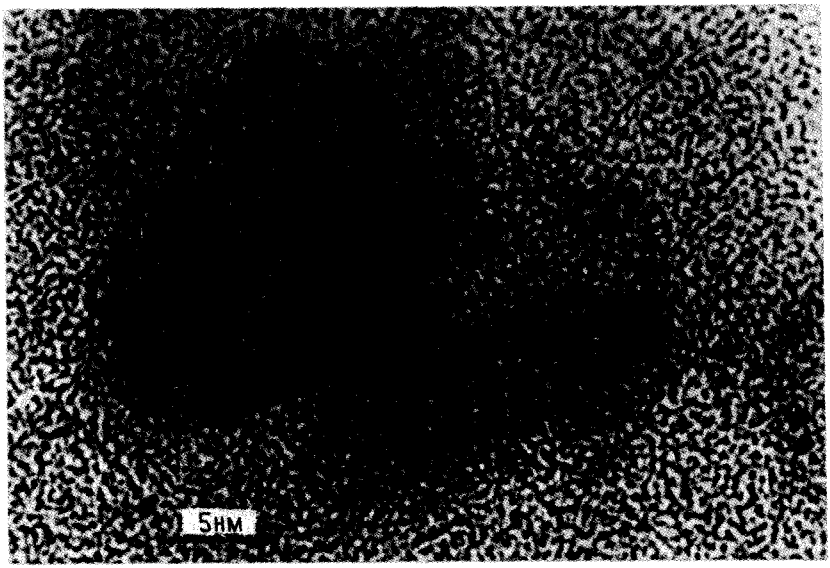


Рис. 15.12. Полученное с помощью ПЭМВР изображение частицы *2* на рис. 15.11, свидетельствующее об одновременном существовании кристаллической и некристаллической областей. В кристаллической области различимы хорошо упорядоченные плоскости решетки (222); она представляет собой одиночный домен. Полосы решетки внедряются в аморфную фазу в определенном предпочтительном направлении. Черная прерывистая линия обозначает края частицы, слабо отличающиеся по контрасту от углеродной подложки.

оксида трехвалентного железа, обнаруженной с помощью мёссбауэровской спектроскопии (Frankel et al., 1983).

4.2.2. Клетки магниточувствительных кокковидных бактерий

Многим выделенным из клеток магниточувствительных кокковидных бактерий кристаллам не свойственна хорошо выраженная кристаллографическая морфология, приведенная на рис. 15.10. На полученных с помощью ПЭМВР изображениях других кристаллов, как обработанных, так и не обработанных гипохлоритом, видны округлые края, а также разрывы в полосах решеток, пересекающие кристаллическую зону. Впрочем, структура этих кристаллов, видимо, совершенна, поскольку изучение серии полученных при различных дефокусировках изображений, включающей и точно сфокусированное изображение, показывает, что кажущиеся нерегулярности атомной структуры в действительности вызваны быстрыми изменениями условий дифракции из-за

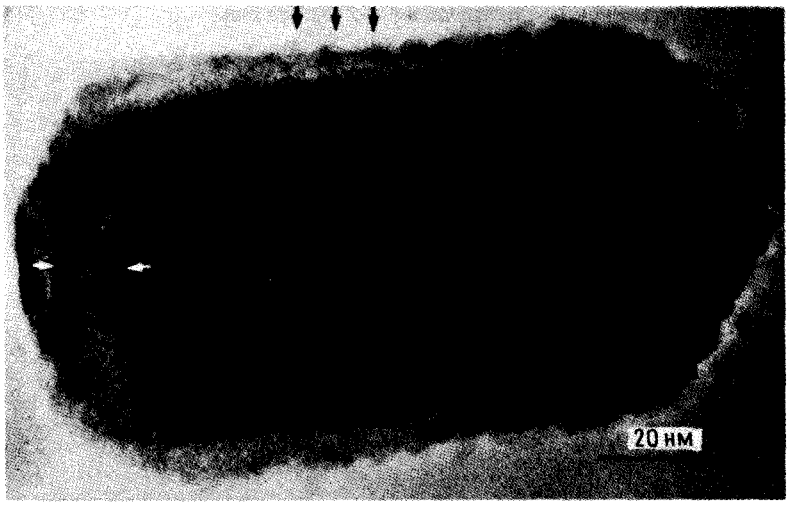


Рис. 15.13. Отличающийся хорошей упорядоченностью одиночный кристалл магнетита, ориентированный в направлении [01$\bar{1}$]. Полосы решетки соответствуют плоскостям (022). Поверхность кристалла неровная, о чем, в частности, можно судить по областям «зернистости», накладывающимся на непрерывные полосы решетки (область между белыми стрелками). На некоторых гранях видны регулярно расположенные кристаллические выросты (отмечены черными стрелками).

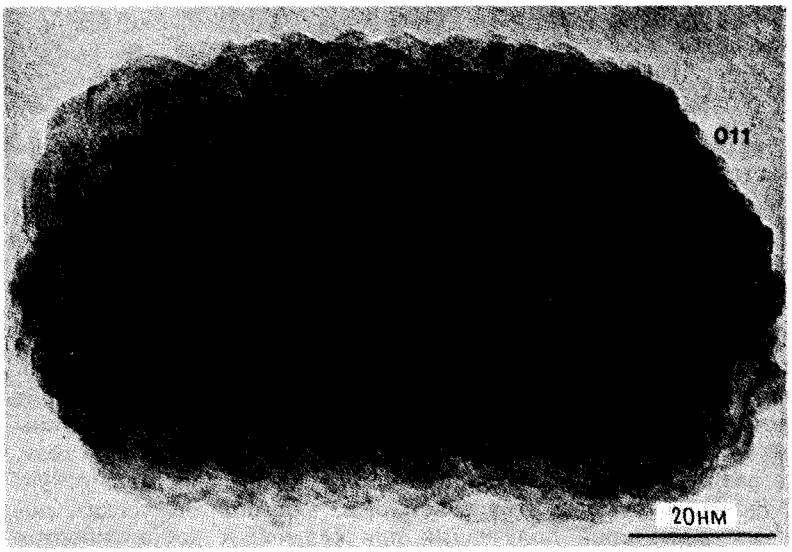


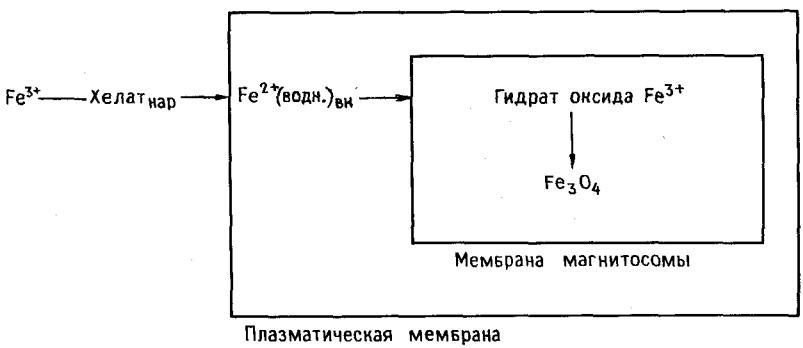
Рис. 15.14. Кристалл магнетита при ориентации [01$\bar{1}$]. Видны плоскости кристаллической решетки (011) и вещество некристаллической природы, обильно покрывающее поверхность кристалла.

колеблющейся толщины кристалла и не связаны с дефектами его структуры. В то же время в поверхностных слоях этих совершенных кристаллов кристаллический порядок отсутствует. На рис. 15.13 представлен кристалл магнетита, отличающийся высокой степенью упорядоченности, о чем свидетельствует непрерывность плоскостей решетки (022). У него хорошо сформированы грани (011), но не развиты грани (100), в норме усекающие гексагональную призму кристалла. В области этих граней видны «зернистые» слои, накладывающиеся друг на друга. Края кристалла плохо выражены, но местами их выступы расположены периодически.

На рис. 15.14 приведено изображение аналогичного кристалла, полученное в направлении [01$\bar{1}$]. Внимательное изучение электронных микрофотографий показывает, что плоскости (011) решетки упорядочены в сердцевинной части кристалла, но их изображение теряет контрастность и пропадает на его краях, за исключением направления [011]. Это может свидетельствовать о том, что поверхность кристалла покрыта толстым слоем вещества некристаллической природы. Маловероятно, что искажения кристаллической структуры на рассмотренных изображениях вызваны повреждением кристаллов электронным пучком, поскольку изображения кристаллов и образуемые ими дифракционные картины не претерпевают существенных изменений за время получения электронных микрофотографий. Можно заключить, что подобные микрофотографии отражают различные стадии формирования кристаллов, у которых в конце концов образуются гладкие грани и острые края.

5. Обсуждение. Образование магнетита в бактериях в процессе биоминерализации

На основе полученных с помощью ПЭМВР результатов (Mann et al., 1984 a, b) и данных по мёссбауэровской спектроскопии (Frankel et al., 1983) можно предложить рабочую модель образования магнетита в бактериальных клетках. Такая модель включает следующую последовательность событий, протекающих в организме:



В представленной последовательности событий стадия преобразования гидрата оксида трехвалентного железа в магнетит уникальна, в то время как начальные реакции этой последовательности, по-видимому, аналогичны тем, которые ведут к образованию сердцевины из ферригидрита у железозапасающего белка ферритина.

К этапам биоминерализации, на которых может происходить активация и регуляция, относят стадии образования зародыша, роста и фазового перехода. Точная репликация кристаллов бактериального магнетита предполагает координацию работы регуляторных систем, ответственных за пространственные, химические и структурные характеристики образующегося кристалла.

5.1. Образование зародышей кристаллизации

Образование зародышей кристаллизации бактериального магнетита может происходить прямо в водном растворе или идти через стадию образования промежуточного твердого вещества (предшественника), термодинамически менее стабильного, чем магнетит. Процессы зарождения кристаллов могут носить гомогенный или гетерогенный характер. Реакцию считают гомогенной, когда образование центров кристаллизации происходит спонтанно в перенасыщенном растворе, и гетерогенной, когда центры кристаллизации образуются на поверхности субстратов, присутствующих в водной среде. В биологических системах реакция кристаллизации по гомогенному механизму весьма маловероятна, поскольку эти системы содержат множество органических включений, на поверхности которых реакция кристаллизации может протекать по гетерогенному механизму с бóльшим энергетическим выигрышем.

Скорость зарождения кристаллов зависит от энергии активации, необходимой для создания новой границы фаз, поэтому образование кристалла может начинаться только тогда, когда энергия, выделяющаяся при образовании связей в формирующемся кристалле, превышает энергию, необходимую для образования новой поверхности раздела фаз. Решающими факторами, определяющими высоту активационного барьера при зарождении кристаллов, являются степень перенасыщенности раствора ионами (мера термодинамической нестабильности) и поверхностная энергия зародыша, который может иметь кристаллическую, псевдокристаллическую или аморфную структуру и быть сильно гидратированным. На оба этих фактора организм может влиять: 1) меняя структуру органического субстрата и 2) регулируя величину ионных градиентов.

Исследование имеющих неправильную форму, еще не сформировавшихся магнитосом *A. magnetotacticum* с помощью ПЭМВР дает основания полагать, что образование магнетитовой фазы начинается в толще или на поверхности оксида трехвалентного железа, выступающего в роли предшественника. Образование аморфного предшественника кинетически (но не термодинамически) предпочтительнее формирования

магнетитовой фазы, поскольку изменения энтропии существенно меньше при переносе ионов железа из водной фазы в неупорядоченную решетку. Судя по тому, что кристаллы магнетита у обеих изученных бактерий представляют собой одиночные домены, должен существовать один основной центр, кристаллизация вокруг которого идет за счет остальных потенциальных центров кристаллизации. Если образование зародышей кристаллов происходит и в других центрах, они должны быстро рассасываться, чтобы минерализация только вокруг основного центра. Заманчиво поэтому предположить, что окружающая магнитосому оболочка может играть решающую роль в регуляции образования зародыша и направлять этот процесс. Возможное влияние поверхностей органического происхождения на реакции биоминерализации обсуждается в разд. 5.5.

5.2. Рост кристаллов и их морфология

Как в клетках *A. magnetotacticum*, так и у магниточувствительных кокковидных бактерий кристаллы магнетита расположены рядом с образованиями, имеющими аморфную структуру. Это позволяет предположить, что в изучавшихся системах формирование кристаллов магнетита происходит в результате структурной модификации предшественников, а не вследствие непосредственной кристаллизации присутствующих в водном растворе ионов. Рост кристаллов из фазы с иной кристаллографической структурой включает процесс перегруппировки ионов в соответствии с новыми координатами в решетке. Фазовый переход этого типа может идти через стадию растворения поверхностных слоев предшественника и последующей кристаллизации минерала в новом фазовом состоянии на поверхности присутствующих в среде частиц. Возможно также образование новой фазы вследствие происходящего in situ твердофазного перехода, особенно вероятного при тесном структурном сходстве (топотаксии) двух фаз и малых величинах межфазного натяжения. Преобразование аморфного гидрата оксида трехвалентного железа в магнетит, вероятнее всего, идет по первому из рассмотренных механизмов, поскольку этот переход связан со значительной структурной перегруппировкой, реакцией дегидратации и частичным восстановлением трехвалентного железа.

Таким образом, на ранних стадиях роста кристаллов магнетита у *A. magnetotacticum* (рис. 15.12) твердофазная перегруппировка может происходить благодаря движению фронта реакций последовательного растворения и кристаллизации на границе кристаллической и аморфной фаз. В настоящее время данные о механизмах дальнейшего роста этих кристаллов отсутствуют. Известно лишь, что процесс этот высокоупорядочен. Нет пока и ответа на вопрос о том, продолжается ли осаждение гидрата оксида трехвалентного железа и после образования магнитосомы или оно завершается до формирования магнитосомного компартмента. На электронных микрофотографиях кристаллов, выде-

ленных из клеток магниточувствительных кокковидных бактерий, видно, что растущие кристаллы магнетита окружены аморфным веществом неизвестного пока состава. Это позволяет предположить, что в процессе роста кристалла частицы предшественника, служащие исходным сырьем, непрерывно поступают к месту локализации магнитосомы или осаждаются на ее поверхности из раствора. Весьма вероятно слипание этих частиц на поверхности кристалла магнетита, поскольку изоэлектрическая точка для магнетита составляет ~ 6,5 при комнатной температуре. Не исключено, что регулярно расположенные периодические выступы на краях кристалла, наблюдаемые на рис. 15.13, представляют собой точки активного роста на поверхности кристалла. Поскольку зрелые кристаллы отличаются высокой степенью совершенства, скорость реакций, протекающих на поверхности кристаллов, должна быть относительно медленной.

Для каждого рассмотренного в этой главе вида бактерий характерна своя форма кристаллов магнетита (рис. 15.4 и 15.10). Кристаллы, имеющие форму гексагональной призмы, похожи на ранее описанные кристаллы из неидентифицированной бактерии, обнаруженной в донных отложениях (Matsuda et al., 1983), но характер сечения их торцевых граней иной. Поскольку морфология кристалла определяется взаимодействием между структурой кристалла и его окружением, не исключено, что окончательное формирование этих кристаллов бактериального магнетита идет под контролем регуляторных систем, а не путем пассивной кристаллизации.

Кристаллы магнетита небиогенного происхождения часто имеют октаэдрическую, ромбододекаэдрическую и кубическую формы, которые могут быть выведены из шпинельной (кубической) структуры кристаллов и относительно небольшой поверхностной энергии кристаллических плоскостей с малыми индексами {111}, {110} и {100}. Однако форма кристаллов очень чувствительна к изменению таких характеристик среды роста, как степень перенасыщенности, направление поступления ионов, концентрации «посторонних» ионов и молекул, pH, окислительно-восстановительный потенциал и температура; все они могут влиять на форму кристалла. Таким образом, избирательный контроль за химическим составом среды кристаллизации может приводить к видоспецифичной морфологии кристаллов.

5.3. Пространственная регуляция образования бактериального магнетита

Образование магнетита у рассмотренных выше бактерий происходит во вполне определенных участках клеток. Клеточные компартменты могут осуществлять и пространственную регуляцию реакций биоминерализации благодаря ограничению объемов, в которых может идти минерализация, или влиянию их поверхностей на форму и ориентацию кристал-

лов. Так, предельные размеры кристаллов бактериального магнетита ($\sim$ 50 нм у *A. magnetotacticum* и $\sim$ 100 нм у кокковидных клеток) обусловлены пространственными ограничениями, налагаемыми на объем клеточного пространства, в котором идет образование кристаллов.

Сходным образом пространственные ограничения способны влиять и на морфологию кристаллов. Например, существенная особенность идеализированной морфологии кристалла, представленного на рис. 15.10, заключается в том, что формирование граней, образуемых плоскостями {011}, идет с различной скоростью. Не исключено, что это связано с небольшой анизотропией кристаллической решетки, изменяющей симметрию пространственной группы от кубической до какой-либо иной. В то же время, возможно, что рост шести граней {011} ограничен окружающей оболочкой, приводящей к анизотропному росту кристалла и его характерной морфологии.

5.4. Химическая регуляция образования бактериального магнетита

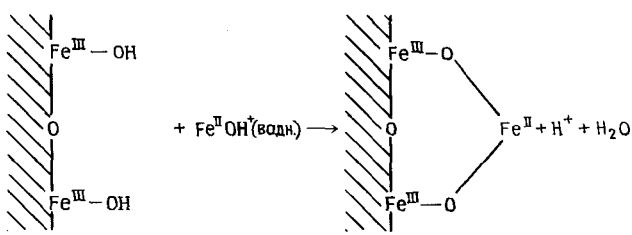
В принципе структура и морфология минералов биогенного происхождения могут определяться одними физико-химическими свойствами среды, в которой идет кристаллизация, и не зависеть от пространственных ограничений, связанных с имеющимися в клетке поверхностями. Химическая регуляция биоминерализации возможна, только если этот процесс идет в обособленном клеточном компартменте (Mann, 1983). Вероятно, поэтому окружающая кристаллы магнетита оболочка играет существенную роль в регуляции химического состава среды внутри магнитосомного компартмента.

Химические факторы могут влиять на зарождение и рост бактериального магнетита посредством регуляции степени перенасыщенности раствора внутри магнитосомного компартмента системами активного ионного транспорта. В настоящее время известны три механизма транспорта железа у микроорганизмов (Neilands, 1977; Raymond, Carrano, 1979), посредством которых может достигаться различная степень перенасыщенности раствора в магнитосомном компартменте, а следовательно, различная морфология и различные скорости роста образующихся кристаллов. Кроме того, изменяя химический состав раствора в зоне минерализации, можно тонко регулировать процессы роста кристаллов. Например, поддерживая постоянные условия в магнитосомном компартменте, можно добиться образования единичного совершенного кристалла даже из слабо перенасыщенного раствора. Известно, что небольшие изменения концентрации анионов Cl^-, SO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$ сильно влияют на реакцию образования магнетита in vitro (Sidhu et al., 1978; Tamaura et al., 1981), из чего следует, что должны существовать системы контроля за концентрациями «посторонних» ионов компартменте с кристаллами магнетита, окруженном оболочкой.

Фазовый переход аморфного гидрата оксида трехвалентного железа в магнетит может происходить при нейтральных значениях pH и при условии, что окислительно-восстановительный потенциал среды в зоне реакции поддерживается в области −100 мВ. Необходимо подчеркнуть, что величина окислительно-восстановительного потенциала зависит от pH, поэтому небольшие изменения pH сильно влияют на ход фазового перехода. Например, небольшое понижение pH будет сдвигать окислительно-восстановительный потенциал в область более положительных значений, благоприятствующих переходу оксида железа в менее гидратированную и более кристаллическую форму, например в гётит (α-FeOOH). Этот минерал был обнаружен в зубцах, покрывающих радулу у блюдечек (Lowenstam, 1962), в то время как в покрывающих радулу зубцах хитонов обнаружен магнетит (Towe, Lowenstam, 1967).

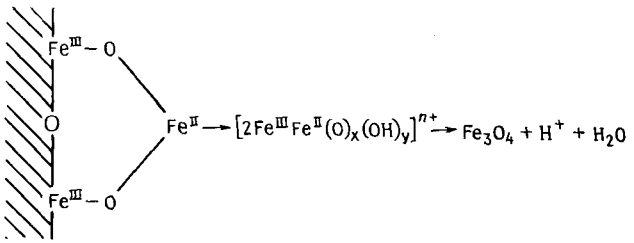
Скорость превращения гидрата оксида трехвалентного железа в магнетит, вероятно, невелика, поскольку этот процесс предполагает последовательность реакций дегидратации, растворения, повторной кристаллизации и частичного восстановления трехвалентного железа. Лабораторные исследования реакций превращения оксидов трехвалентного железа в магнетит в водных средах показали, что определяющей стадией является взаимодействие растворенных в воде ионов Fe^{2+} с поверхностью оксида трехвалентного железа (Tamaura et al., 1981, 1983). Способность оксидов железа адсорбировать растворенные в воде ионы металлов достаточно высока (Swallow et al., 1980); в процессе адсорбции, как правило, происходят гидролиз катиона и высвобождение протонов в среду (Benjamin, Leckie, 1981). Так, при комнатной температуре и pH выше 7,3 превращение γ-FeOOH в магнетит запускается адсорбцией растворенных в воде ионов Fe^{2+} на поверхности оксида трехвалентного железа, приводящей к образованию растворимого гидроксокомплекса двух- и трехвалентного железа. Сходным образом превращение ферригидрита в магнетит наблюдали в присутствии ионов Fe^{2+} (водорастворимых) при pH 7,8 и 25°C в атмосфере азота (Mann, *неопубликованные данные*).

Тамаура и др. (Tamaura et al., 1983) показали, что при адсорбции одной молекулы $FeOH^+$ (водорастворимого) на поверхности аморфного оксида трехвалентного железа высвобождается один протон:



Кинетика реакции адсорбции имеет первый порядок относительно

концентрации ионов Fe^{2+} при условии, что число активных центров на поверхности оксида остается постоянным во время реакции. Следующая стадия – это дестабилизация образовавшегося на поверхности интермедиата, приводящая к переходу в раствор гидроксокомплекса со смешанной валентностью ионов железа, кристаллизующегося затем в виде магнетита:



Существенно, что скорость формирования кристаллов магнетита должна иметь первый порядок относительно концентрации образующегося на поверхности оксида интермедиата (Tamaura et al., 1983). Хотя состав этого переходящего в раствор интермедиата не известен, образование Fe_3O_4 на последующей стадии связано с высвобождением еще одного протона.

Таким образом, вероятно, что рост кристалла магнетита, показанного на рис. 15.12, идет благодаря движению фронта раствора на границе между аморфной и кристаллической фазами, в котором происходят растворение аморфного предшественника и образование растворимого гидроксокомплекса двух- и трехвалентного железа, вызванные увеличением концентрации ионов Fe^{2+} в водной среде внутри магнитосомного компартмента. Аналогичный механизм можно постулировать и для роста кристаллов магнетита в магниточувствительных кокковидных клетках.

Присутствие ионов Fe^{2+} в клетках *A. magnetotacticum* было показано с помощью мёссбауэровской спектроскопии (Frankel et al., 1983). Хотя происхождение этих ионов и их роль в образовании кристаллов магнетита не ясны, данные мёссбауэровской спектроскопии свидетельствуют о том, что ионы Fe^{2+} тесно связаны с фазой, образуемой гидратом оксида трехвалентного железа. Не исключено поэтому, что ионы Fe^{2+} в магнитосомном компартменте появляются вследствие частичного восстановления гидратированного предшественника из-за локального изменения окислительно-восстановительного потенциала, а не в результате непосредственного переноса из цитоплазмы или периплазматического пространства.

Поскольку связывание ионов Fe^{2+} с поверхностью оксида трехвалентного железа сопровождается высвобождением протонов, в ходе реакции должен понижаться pH среды и соответственно сдвигаться в область более положительных значений ее окислительно-восстанови-

тельный потенциал. Следовательно, одним из условий образования сколько-нибудь значительных количеств магнетита в бактериальной клетке является существование в той части клетки, где идет минерализация, регуляторных систем, поддерживающих постоянными величины pH и окислительно-восстановительного потенциала.

5.5. Структурный контроль за образованием бактериального магнетита

Роль клеточных поверхностей в биоминерализации обсуждалась достаточно широко. Было высказано предположение (Lowenstam, 1981), что механизмы опосредованной органическим остовом минерализации обеспечивают высокую специфичность кристаллографических типов и ориентацию кристаллов. Рассматривалась, в частности, роль клеточных поверхностей как подложек при эпитаксии, а также некоторые другие возможные функции клеточных поверхностей при биоминерализации (Mann, 1983). Кристаллографическая морфология и ориентация граней {111} в частицах магнетита у *A. magnetotacticum* позволяют предположить стереотаксическое взаимодействие на границе кристалла и окружающей его мембраны, энергетически стабилизирующее рост кристалла в направлении [111]. В кристаллах из магниточувствительных кокковидных клеток хорошо развиты и стабилизированы грани {011}. Окончательная форма этих кристаллов образуется в результате предпочтительного роста граней (011) и последующего роста кристалла в направлениях [011] и [100] (рис. 15.15). Такой механизм вполне возможен, поскольку отмечалось, что эпитаксический рост неорганического магнетита на грани (001) кристалла хлорида натрия начинается на зародыше кристаллизации толщиной примерно 10Å через формирование грани (011) и продолжается в направлениях [011] и [100] (Shigematsu et al., 1980). Образующиеся зародыши были почти квадратными, из чего следует, что рост в направлениях [011] и [100] шел почти с одинаковой скоростью. Некоторая вытянутость кристаллов биогенного магнетита может, следовательно, быть связана с различной скоростью роста граней (111) и (011) соответственно. Важно подчерк-

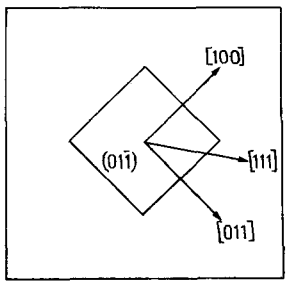


Рис. 15.15. Возможный механизм формирования грани (011) на органической подложке с последующим ростом в направлениях [011] и [100]. Зародыши квадратной формы с такой ориентацией наблюдались при исследовании эпитаксии на примере кристаллизации магнетита в неорганической системе. (Shigematsu et al., 1980.)

нуть, что поскольку предпочтительная ориентация магнетитового зародыша кристаллизации зависит от энергии взаимодействия граней кристалла с органической подложкой, изменения в химическом составе и структуре окружающей оболочки могут в принципе приводить к различным исходным ориентациям и, следовательно, к образованию кристаллов с различной морфологией.

Судя по данным ПЭМВР, некоторым сформировавшимся кристаллам магнетита из обоих видов бактерий не свойственны характерная идеализированная морфология и кристаллографическая ориентация. Это может быть связано с высокой чувствительностью биологических механизмов зарождения, роста и организации кристаллов к изменениям физических и химических свойств как внутри- так и внеклеточной среды. Кристаллографическая ориентация может быть существенно искажена при высушивании образцов на электронно-микроскопической сетке и при внесении их в камеру, где поддерживается глубокий вакуум.

6. Выводы

Получение непосредственных изображений кристаллической решетки бактериального магнетита с помощью ПЭМВР значительно расширило представления о структуре, морфологии и механизмах роста этого биогенного минерала. Частицы, представляющие собой высокоупорядоченные кристаллы, являются одиночными магнитными доменами с характерной морфологией; образуемые ими цепочки кристаллографически упорядочены. Механизм образования кристаллов магнетита пока не ясен, однако показано, что на нанометровом уровне существует тесная связь между растущим кристаллом и аморфным предшественником.

Изучение продуктов биоминерализации, в частности бактериального магнетита, предполагает использование представлений, выработанных химией твердого тела, в более широком биологическом контексте. Этим данная область привлекательна для физиков и биологов. На рис. 15.16 представлена гипотетическая схема регуляции процессов биоминерализации. Она предполагает иерархию регуляторных уровней, обеспечивающую последовательное воздействие на функцию, механизм процесса и продукт реакции. Влияние на функциональные свойства происходит путем пространственного, химического и структурного контроля биологических процессов, к которым относятся активация и регуляция отдельных клеточных компартментов, ионные потоки через границы этих компартментов и образование молекулярных структур органических поверхностей, избирательно влияющих на формирование кристаллов (стереотаксия). Характерные размер, морфология, состав, кристаллографическая структура и ориентация образующегося продукта (биоминерала) представляют собой результат динамического взаимодействия этих регуляторных процессов.

Многие вопросы все еще остаются без ответа. Например совершенно

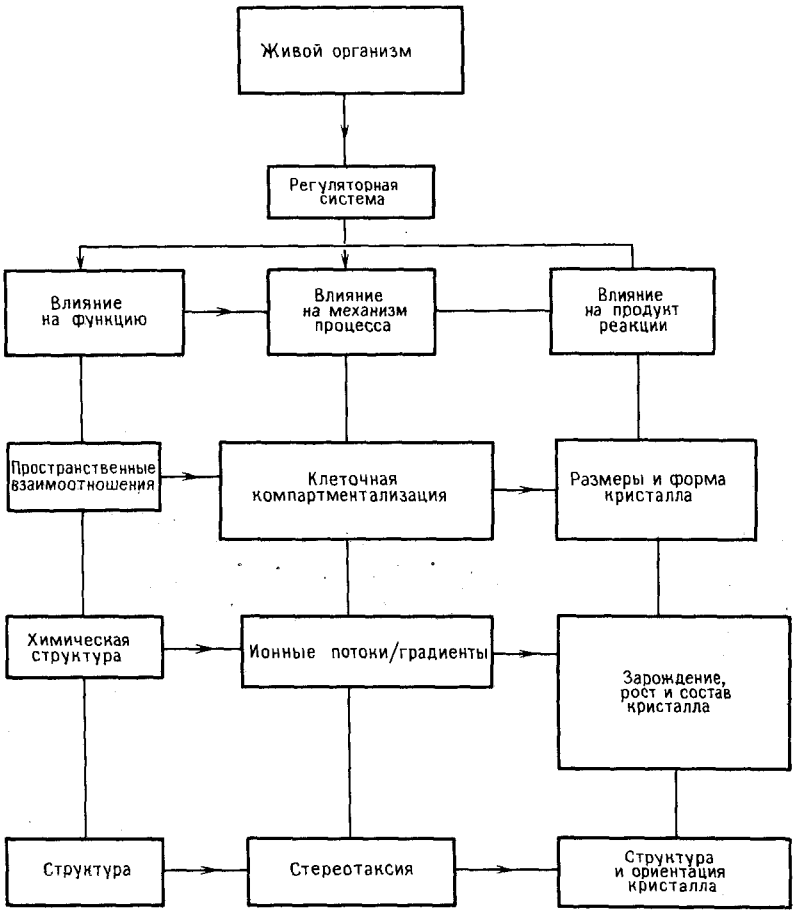


Рис. 15.16. Схема основных регуляторных механизмов, связанных с процессами биоминерализации.

неизвестны структура и химический состав магнитосомной оболочки. Результаты исследования кристаллов биогенного магнетита, обладающих замечательной кристаллографической специфичностью, могут найти применение не только при изучении механизмов регуляции других реакций биоминерализации, но и в прикладных областях, связанных с катализом и получением новых материалов.

Благодарности. Изложенная в данной главе работа не была бы выполнена без помощи д-ров Р. Б. Френкеля, Р. П. Блейкмора и Т. Т. Моэнча,

любезно предоставивших образцы бактерий. Мы также благодарны проф. Р. Д. Р. Вильямсу за оказанную им помощь и внимание к нашей работе.

Литература

Balkwill D. L., Maratea D., Blakemore R. P. (1980). Ultrastructure of a magnetotactic spirillum, J. Bacteriol., **141**, 1399–1408.

Benjamin M. M., Leckie J. O. (1981). Multiple-site adsorption of Cd, Cu, Zn and Pb on amorphous iron oxyhydroxide, J. Colloid Interface Sci., **79**, 209–221.

Blakemore R. P., Maratea D., Wolfe R. S. (1979). Isolation and pure culture of a freshwater magnetic spirillum in chemically defined medium, J. Bacteriol., **140**, 720–729.

Frankel R. B., Blakemore R. P. (1980). Navigational compass in magnetic bacteria, J. Magn. Magn. Mater., 15–18, 1562–1564.

Frankel R. B., Papaefthymiou G. C., Blakemore R. P., O'Brien W. (1983). Fe_3O_4 precipitation in magnetotactic bacteria, Biochim. Biophys. Acta, **763**, 147–159.

Hutchison J. L., Jefferson D. A., Thomas J. M., 1977. The ultrastructure of minerals as revealed by high resolution electron microscopy. In: Chemical Society Specialist Reports in Surface and Defect Properties of Solids, Vol. 6, pp. 320–358.

Lowenstam H. A. (1962). Goethite in radular teeth of recent marine gastropods, Science, **137**, 279–280.

Lowenstam H. A. (1981). Minerals formed by organisms, Science, **211**, 1126–1131.

Mann S. (1983). Mineralization in biological systems, Struct. Bonding (Berlin), **54**, 125–174.

Mann S., Williams R. J. P. (1982). High resolution electron microscopy studies of the silica lorica in the choanoflagellate *Stephanoeca diplocostata Ellis*, Proc. R. Soc. London Ser. B, **216**, 137–146.

Mann S., Parker S. B., Ross M. D., Skarnulis A. J., Williams R. J. P. (1983). The ultrastructure of the calcium carbonate balance organs of the inner ear: An ultra-high resolution electron microscopy study, Proc. R. Soc. London Ser. B, **218**, 415–424.

Mann S., Moench T. T., Williams R. J. P. (1984a). A high resolution electron microscopic investigation of bacterial magnetite: Implications for crystal growth, Proc. R. Soc. London Ser B, **221**, 385–393.

Mann S., Frankel R. B., Blakemore R. P. (1984b). Structure, morphology, and crystal growth of bacterial magnetite, Nature, **310**, 405–407.

Maratea D., Blakemore R. P. (1981). *A. magnetotacticum* sp. nov., a magnetic spirillum, Int. J. Syst. Bacteriol., **31**, 452–455.

Matsuda T., Endo J., Osakabe N., Tonomura A. (1983). Morphology and structure of biogenic magnetite particles, Nature, **302**, 411–412.

Moench T. T., Konetzka W. A. (1978). A novel method for the isolation and study of a magnetotactic bacterium, Arch. Microbiol., **119**, 203–212.

Neilands J. B. (1977). Siderophores; Biochemical ecology and mechanism of iron transport in enterobacteria, Adv. Chem. Ser., **162**, 3–32.

Raymond K. N., Carrano C. J. (1979). Coordination chemistry and microbial iron transport, Acc. Chem. Res., **12**, 183–190.

Shigematsu T., Ushigome N., Bando Y., Takada T. (1980). Epitaxial growth of magnetite on rock salt by reactive evaporation, J. Cryst. Growth, **50**, 801–806.

Sidhu P. S., Gilkes R. J., Posner A. M. (1978). The synthesis and some properties of Co, Ni, Zn, Cu, Mn, and Cd substituted magnetites, J. Inorg. Nucl. Chem., **40**, 429–435.

Skarnulis A.-J. (1979). A system for interactive electron image calculations, J. Appl. Crystallogr., **12**, 636–635.

Swallow K. C., Hume D. N., Morel F. M. (1980). Sorption of copper and lead by hydrous ferric oxide, Environ. Sci. Technol., **14**, 1326–1331.

Tamaura Y., Buduan P. V., Katsura T. (1981). Studies on the oxidation of iron(II) ion

during the formation of Fe_3O_4 and α-FeOOH by air oxidation of $Fe(OH)_2$ suspensions, J. Chem. Soc. Dalton Trans., 1981, 1807–1811.

Tamaura Y., Ito K., Katsura T. (1983). Transformation of γ-FeOOH to Fe_3O_4 by adsorption of iron(II) ion on γ-FeOOH, J. Chem. Soc. Dalton Trans., **1983**, 189–194.

Towe K. M., Lowenstam H. A. (1967). Ultrastructure and development of iron mineralization in the radular teeth of *Cryptochiton stelleri* (Mollusca), J. Ultrastruct. Res., **17**, 1–13.

Towe K. M., Moench T. T. (1981). Electron-optical characterization of bacterial magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **52**, 213–220.

Глава 16

ПРОЦЕСС БИОМИНЕРАЛИЗАЦИИ МАГНЕТИТА У ХИТОНОВ

Майкл Х. Нессон, Хайнц А. Ловенстам[1]

1. Введение

Впервые магнетит был идентифицирован как минерал биогенного происхождения в зубцах радулы хитонов (Mollusca, Polyplacophora) (Lowenstam, 1962). Кристаллы магнетита, внедренные в упорядоченный матрикс из органических фибрилл, находятся в верхушках зрелых больших латеральных зубцов (Towe, Lowenstam, 1967; Kirschvink, Lowenstam; 1979). Биоминерализация осуществляется в два этапа: сначала внутри органического матрикса верхушек зубцов откладывается ферригидрит ($5Fe_2O_3 \cdot 9H_2O$) (Towe, Bradley, 1967), а затем он превращается в магнетит ($FeO \cdot Fe_2O_3$) (Towe, Lowenstam, 1967).

Процесс минерализации протекает внутри радулярного влагалища; зубцы связаны с верхней эпителиальной тканью влагалища. В пределах зоны минерализации клетки верхнего эпителия, контактирующие с верхушками больших латеральных зубцов, содержат большое количество гранул, в состав которых входит трехвалентное железо (Prenant, 1928; Gabe, Prenant, 1948; Carefoot, 1965). Из этих клеток моллюска *Cryptochiton stelleri* нам удалось выделить и идентифицировать ферритин (Towe et al., 1963), а также с помощью электронной микроскопии обнаружить в ткани верхнего эпителия связанные с мембранами везикулы, часть которых была заполнена ферритином, а остальные содержали менее упорядоченное электроноплотное вещество, напоминающее гемосидерин позвоночных (Towe, Lowenstam, 1967).

В этой главе описаны результаты наших исследований, посвященных некоторым биологическим аспектам процесса биоминерализации зубцов. Полученные на хитонах данные об анатомических взаимосвязях и деталях ультраструктуры клеток, накапливающих железо, могут оказаться полезными для понимания процесса биоминерализации магнетита и у других организмов.

---

[1] *Michael H. Nesson*, Department of Agricultural Chemistry, Oregon State University, Corvallis, Oregon 97331. *Heinz A. Lowenstam*, Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, California 91125.

2. Материалы и методы

2.1. Животные

Экземпляры моллюсков *Lepidochitona (Cyanoplax) hartwegii* и *Mopalia muscosa* собирали в каменистой литоральной зоне в Корона-дель-Мар (Калифорния) и содержали в лаборатории в аквариуме с проточной морской водой при 15°С. Субстратом и источником пищи служили обросшие водорослями камни, собранные в той же литоральной зоне.

2.2. Приготовление препаратов для электронной микроскопии

У животных удаляли три передние пластинки раковины, чтобы обнажить ротовую область. Полость тела заливали охлажденным до 0°С 2,5%-ным раствором глутарового альдегида (Aldrich Chemical Co.) в профильтрованной незабуференной морской воде. Отпрепарированную заднюю часть радулярного влагалища извлекали и дважды помещали в свежий фиксирующий раствор: сначала на 30 мин и затем на 12 ч. После отмывания (дважды по 15 мин) холодной профильтрованной морской водой бóльшую часть материала фиксировали в течение 2 ч в 2%-ном растворе OsO_4 в профильтрованной морской воде и отмывали холодной морской водой (трижды по 5 мин). Затем препараты дегидратировали, проводя через серию водно-этанольных растворов, обрабатывали пропиленоксидом и заключали в эпон 812 (Shell Chemical Co.) согласно методике Лафта (Luft, 1961). Смола полимеризовалась при 60°С. Одномикронные срезы для световой микроскопии и ультратонкие срезы для электронной микроскопии делали с помощью стеклянных ножей на ультратоме LKB.

2.3. Контрастирование препаратов для электронной микроскопии

Срезы для электронной микроскопии контрастировали уранилацетатом (Brody, 1959) или цитратом свинца (Venable, Coggeshall, 1965), а чаще и тем, и другим веществом.

Качество фиксации относительно большого радулярного влагалища *M. muscosa* было чрезвычайно низким, поэтому мы работали в основном с тканями *L. hartwegii*, и все представленные микрофотографии относятся к последнему объекту. Вместе с тем в наших экспериментах не было обнаружено разницы между этими видами.

Ультратонкие срезы просматривали в электронном микроскопе Phillips EM-200. Дифракцию электронов на отдельных областях неконтрастированных срезов регистрировали, следуя методам, описанным в инструкции к пользованию микроскопом.

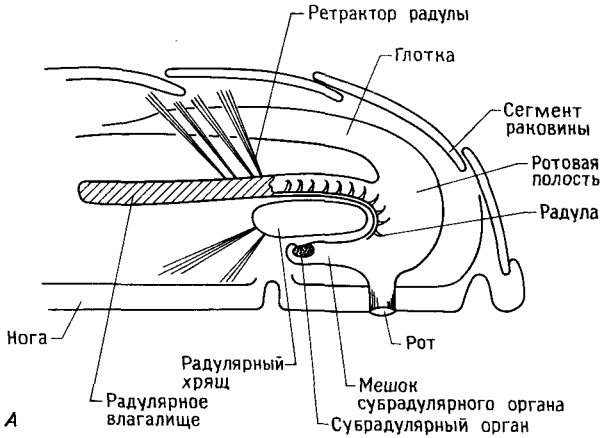
2.4. Окрашивание препаратов для световой микроскопии

Заключенные в эпон срезы толщиной 1 мкм окрашивали для наблюдений с помощью светового микроскопа по методике Ричардсона и соавторов (Richardson et al., 1960), но вместо метиленового синего использовали 1%-ный толуидиновый синий. Чтобы показать наличие трехвалентного железа в заключенном в эпон материале, применяли модифицированный метод окраски прусским синим. Срезы помещали в 1%-ный ферроцианид калия (в 1%-ной HCl) на 1–2 ч при 60°C. Раствор обновляли каждые 15 мин, чтобы предотвратить неспецифическое отложение прусского синего. Затем срезы дополнительно контрастировали 5%-ным водным нейтральным красным при 60°C в течение 15 мин.

3. Анатомическое строение и функционирование аппарата радулы

3.1. Радула

У всех представителей класса Polyplacophora радула устроена совершенно одинаково. Длинная лентоподобная радулярная мембрана несет многочисленные поперечные ряды зубцов; в каждом ряду есть центральный зубец и восемь боковых пар зубцов. Центральный зубец и первые латеральные маленькие и в разрезе имеют слегка ковшеобразную форму. Третьи латеральные зубцы узкие и имеют удлиненную форму; четвертые и пятые латеральные зубцы и три крайние пары все маленькие, полигональные и низкие. Во вторую пару латеральных зубцов, называемых большими латеральными зубцами, входят самые большие зубцы с характерной формой (рис. 16.1, *Б*). Эти зубцы состоят из двух частей (Runham, 1963a) – длинного основания, закрепленного в радулярной мембране, и четко отграниченной загнутой назад верхушки. Светонепроницаемые черные верхушки зубцов, в состав которых входит магнетит (Lowenstam, 1962), резко контрастируют с основаниями, а также со всеми другими зубцами, почти прозрачными и лишь слегка пигментированными. Форма верхушек зубцов варьирует от широкой долотообразной (в сем. Chitonidae) до одно-трехзубчатого острия (в большинстве других семейств). Форма верхушки является характерным таксономическим признаком (Thiele, 1909). С таксономической принадлежностью коррелирует и образование других, помимо магнетита, минеральных отложений в верхушках зубцов: моллюски семейства Chitonidae откладывают лепидокрокит (α-FeOOH) и франколит (углекислый фторапатит) в отдельных ячейках микроструктуры (Lowenstam, 1967); *Cryptochiton* (Lowenstam, 1972) и *Mopalia* (неопубликованные данные) накапливают аморфный гидратированный фосфат трехвалентного железа.



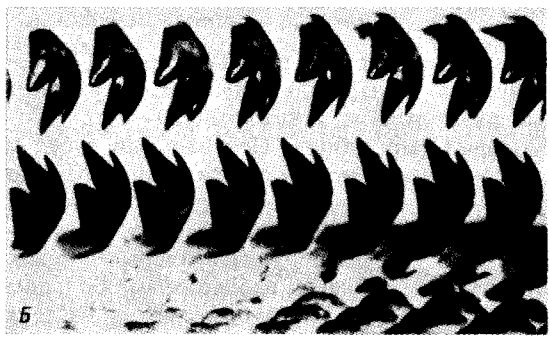


Рис. 16.1. *А*. Схематическое изображение поперечного разреза радулярного аппарата хитона (по Плэйту). *Б*. Часть радулы *C. stelleri*: восемь рядов верхушек парных зрелых больших латеральных зубцов. Внизу видно, что пигментация маргинальных зубцов усиливается по направлению от заднего к переднему концу радулы (*вправо*).

В каждой отдельной радуле верхушки больших латеральных зубцов заметно различаются по внешнему виду в направлении от одного конца радулы до другого. В первых 8–12 рядах от заднего конца радулы верхушки бесцветные, прозрачные и мягкие. Исследования Ранхэма (Runham, 1963a) по гистохимии тканей *Acanthochitona communis* позволили предположить, что органический матрикс верхушек зубцов состоит из хитина и белка, в которых до начала минерализации образуются перекрестные ковалентные сшивки. Затем через 2–4 ряда в верхушки включается все большее количество непрозрачного ферригидрита разных оттенков; от золотистого до красновато-коричневого. В верхушках последующих рядов плотность магнетитовых отложений увеличивается, и очередные 20–70 рядов имеют глянцевито-черные содержащие магнетит верхушки. В нескольких последних рядах у переднего конца радулы верхушки зубцов обычно несут следы механической работы.

3.2. Аппарат радулы

В великолепных работах Плэйта (Plate, 1897, 1899, 1902) по анатомии пищеварительной системы у хитонов показано, что пищеварительный аппарат состоит из: 1) радулы, которая тянется назад внутри радулярного влагалища (длинного впячивания диафрагмы ротовой полости); 2) пары латеральных хрящей удлиненно-яйцевидной формы – опорных элементов для радулы и 3) сложного мускульного аппарата из более чем 40 содержащих миоглобин буккальных мышц (Giese, 1952; Manwell, 1958). Опорные элементы вместе с несколькими прикрепленными к ним мышцами образуют характерный языкоподобный орган – одонтофор, который включает в себя большую часть задней стенки ротовой полости. Самые передние 10–15 рядов перегибаются вниз, выходя за пределы дорсальной и передней поверхности одонтофора.

3.3. Поглощение пищи

Процесс поглощения пищи моллюсками *Cryptochiton stelleri* мы изучали на 16-миллиметровых траекториях движения животных, кормящихся на водорослях в аквариуме с прозрачными стенками. Первый этап поглощения пищи состоит в появлении в расширяющемся ротовом отверстии субрадулярного органа, который, по-видимому, осуществляет хеморецепцию субстрата (Heath, 1903). Если моллюск обнаруживает подходящую пищу, субрадулярный орган оттягивается назад, а одонтофор движется вниз и вперед в направлении рта. Это движение приводит к тому, что передние 8–10 рядов радулярных зубцов приближаются непосредственно к субстрату, высовываясь через ротовое отверстие. Затем вся радула целиком сжимается, скользя по неподвижному одонтофору. Когда радулярная мембрана проходит через изогнутую часть, образованную передним краем одонтофора, каждая пара больших латеральных зубцов последовательно поворачивается, занимая наклонное положение относительно оси радулы при сворачивании радулярной мембраны. При повороте к средней линии верхушки больших латеральных зубцов усиленно скребут субстрат, оставляя характерный след в виде канавки. Верхушки первых латеральных и центральных зубцов загребают соскобленную пищу в рот. Затем одонтофор втягивается, и хитон вновь готов к приему пищи.

3.4. Процесс обновления радулы

У всех обладающих радулой моллюсков этот орган непрерывно обновляется в течение всей жизни животного (см. обзор Raven, 1966). Процесс обновления состоит из нескольких отдельных, но тесно взаимосвязанных этапов: 1) задний конец радулярного влагалища секретирует вещества, из которых образуются новые части радулы; 2) вся радула постепенно продвигается вперед внутри влагалища; 3) по мере продвижения вперед

во вновь образуемой радуле протекают различные процессы созревания; 4) самая передняя, обычно стертая от употребления часть радулы отламывается и отбрасывается. Таким образом, благодаря самой природе процесса обновления в каждой отдельной радуле представлены в линейной последовательности все стадии развития и созревания зубцов.

4. Анатомия радулярного влагалища

4.1. Образование и созревание радулы

Вещество радулы продуцируется полусферической подушкой, состоящей из узких эпителиальных клеток-одонтобластов, которая образует задний конец радулярного влагалища. Первоначально зубцы появляются в

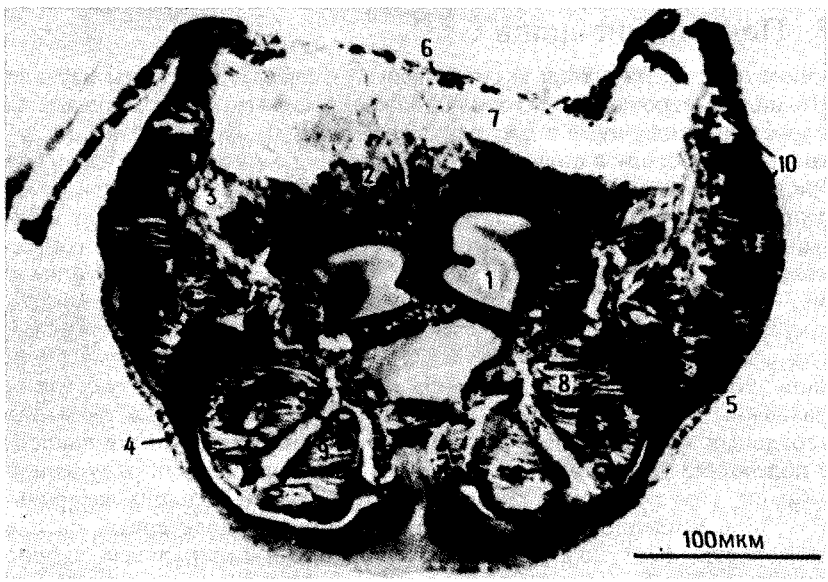


Рис. 16.2. Поперечный срез радулярного влагалища *L. hartwegii*. Верхушки пары больших латеральных зубцов (*1*) насыщены коричневым минералом – ферригидритом. Они окружены верхушечными клетками верхнего эпителия (*2*), которые отличаются от минорных клеток (*3*) более интенсивно прокрашенной цитоплазмой. Призматические клетки нижнего эпителиального слоя (*4*) покрывают изогнутую радулярную мембрану (*5*). Хрящевая пластинка (*6*) образует верх дорсального синуса (*7*). За исключением верхушек, зубцы испещрены параллельными горизонтальными трещинами. Часть основания большого латерального зубца примыкает к каждой верхушке и накладывается на основание зубца (*8*) очередного переднего ряда. Необходимо отметить поры, заполненные клетками в основаниях зубцов, а также присутствие минорных клеток в полостях между всеми минорными зубцами. *9* – латеральные зубцы; *10* – маргинальные зубцы. Толщина эпонового среза 1 мкм; окраска толуидиновым синим, азуром II.

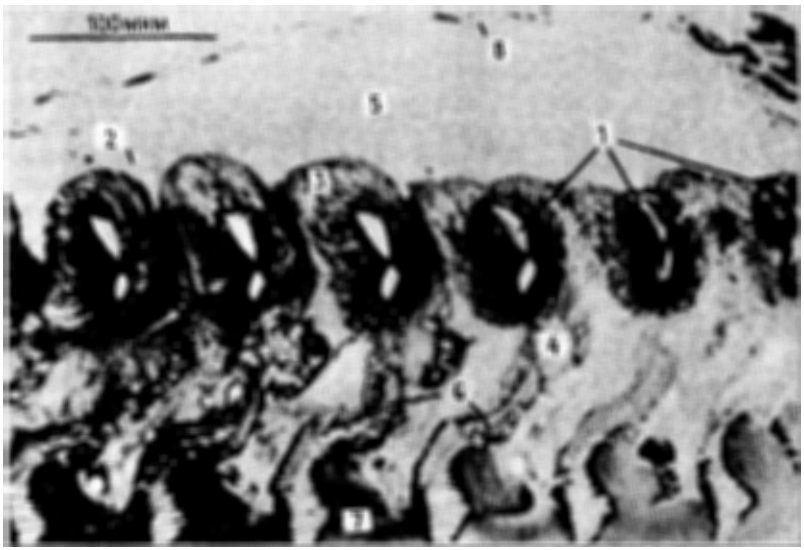


Рис. 16.3. Продольный срез через зону ранней минерализации радулярного влагалища *L. hartwegii*. От заднего конца к переднему (*слева направо*) можно видеть две бесцветные, две коричневые содержащие ферригидрит и первые две содержащие магнетит верхушки зубцов (*1*). Магнетит выглядит как темное вещество на задней поверхности верхушек самых передних зубцов. Плоскость среза проходит через два острия трехзубцовых верхушек. Базальная мембрана (*2*) различима в основном там, где она приподнялась над верхними эпителиальными клетками в процессе фиксации. Верхушечные клетки (*3*) образуют отдельные скопления, окружающие каждую верхушку зубца и отделенные одно от другого слоями минорных клеток (*4*). Эти скопления простираются от дорсального синуса (*5*) до поверхности верхушки зубца. *6* – основание зубца; *7* – радулярная мембрана; *8* – хрящевая пластинка. Толщина эпонового среза 1 мкм; окраска толуидиновым синим, азуром II.

виде тонкой мембраны на поверхности одонтобластов. По мере дальнейшей секреции мембрана утолщается и принимает форму зрелых зубцов (Rottmann, 1901; Schnabel, 1903). С помощью радиоавтографии были получены доказательства постоянного присутствия одонтобластов у легочных брюхоногих (Runham, 1963b).

Секреция веществ радулярной мембраны осуществляется латеральной и вентральной областями подушки одонтобластов; клетки, окаймляющие эти области, делятся и образуют нижний эпителий (рис. 16.2), который обусловливает созревание мембраны (Runham, 1963b).

Клетки, примыкающие к дорсальному краю подушки одонтобластов, непрерывно делятся, формируя верхний эпителий (ВЭ) (рис. 16.2–16.4). Эти столбчатые клетки распространяются на поверхность всех зубцов и почти полностью заполняют пространство между зубцами (Gabe, Prenant, 1959). С помощью радиоавтографии было установлено, что у

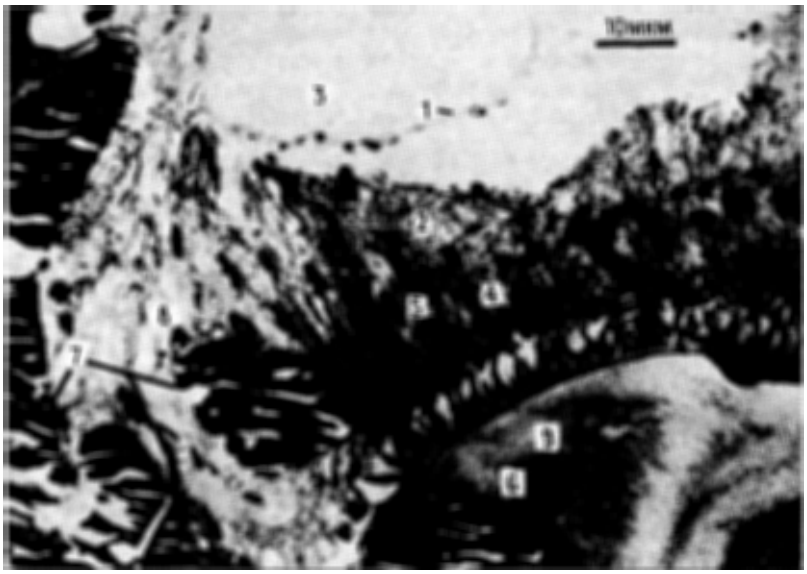


Рис. 16.4. Детальное изображение фрагмента среза, аналогичного показанному на рис. 16.2, в световом микроскопе при большом увеличении. Базальная мембрана, эндотелий (*1*) и частично базальные области некоторых верхушечных клеток (*2*) отделились при подготовке препарата. Каждая верхушечная клетка тянется от дорсального синуса (*3*) до поверхности верхушки зубца. В центральной части и у базального полюса верхушечных клеток видны рассеянные темноокрашенные гранулы, содержащие Fe^{3+}. Плотное скопление гранул определяет гранулярную зону (*4*), отделенную от верхушки зубца участком апикальных клеток, характеризующихся чередованием темно- и светлоокрашенных областей. *5* – ядра верхушечных клеток; *6* – основание зубца; *7* – латеральные зубцы; *8* – минорные клетки. Толщина эпонового среза 1 мкм; окраска толуидиновым синим, азуром II.

легочных брюхоногих моллюсков *Lymnaea stagnalis* (Runham, 1963b) клетки ВЭ движутся вперед точно с той же скоростью, что и сама радула. Благодаря этому по мере роста не нарушается сложное взаимное расположение клеток и зубцов. Такое отношение между клетками ВЭ и зубцами радулы, по-видимому, свойственно всем имеющим радулу моллюскам.

Клетки ВЭ секретируют вещества, необходимые для созревания зубцов. У брюхоногих моллюсков *Bulla* и *Haminea* клетки ВЭ обогащены полисахаридами именно в той области радулярного влагалища, где эти вещества появляются в зубцах (Gabe, Prenant, 1952). Точно так же у моллюсков, чьи зрелые зубцы насыщены содержащими кальций или железо минералами, клетки ВЭ в зоне минерализации тоже содержат много кальция или железа соответственно (Gabe, Prenant, 1948, 1952; Märkel, 1958; Carefoot, 1965).

4.2. Зона минерализации

Гранулы, содержащие железо (Fe^{3+}), впервые появляются в цитоплазме клеток ВЭ, расположенных на один–три ряда кзади от того ряда зубцов, в верхушках которых можно обнаружить ферригидрит. Это показано на *Acanthochites fascicularis* (Gabe, Prenant, 1948), *L. hartwegii* и *M. muscosa*. В следующих нескольких рядах концентрация гранул резко возрастает, а затем постепенно падает. Мы обнаружили содержащие железо гранулы на участке ВЭ, который соответствует по крайней мере 10 рядам зубцов. У нас нет уверенности относительно расположения передней границы зоны, содержащей гранулы, потому что не удалось приготовить срезы ткани из области зрелых верхушек зубцов. Однако прямые измерения общего содержания железа в отдельных верхушках зубцов у нескольких экземпляров *M. muscosa* показали, что отложение железа завершается к 10–12 ряду, расположенному кпереди от первых верхушек, содержащих железо (неопубликованные данные).

4.3. Световая микроскопия

При наблюдении в световой микроскоп на поперечных срезах (рис. 16.2) видно, что радулярная мембрана внутри радулярного влагалища имеет U-образную форму. Нижний эпителий состоит из тонкого монослоя призматических клеток, которые непосредственно контактируют с внешней поверхностью радулярной мембраны. В свою очередь нижний эпителий снаружи обернут слоем соединительной ткани, которая выходит за пределы радулярной мембраны, покрывая дорсальный сектор влагалища, и образует непрерывную оболочку вокруг него. Эта внешняя оболочка является местом прикрепления множества мышц, включая большие ретракторы радулы.

Все зубцы радулы погружены в радулярную мембрану (рис. 16.2 и 16.3). Основания больших латеральных зубцов выступают к центру влагалища (рис. 16.2) и вытянуты вперед (рис. 16.3), так что их верхушки лежат над основаниями зубцов следующего ряда. Серийные срезы показали, что сквозь основание каждого большого латерального зубца проходит длинный канал, заполненный клетками, который заканчивается в месте стыка между основанием и верхушкой. Этот канал открывается наружу через пору, локализованную на передней поверхности кристаллического стебелька возле его базального конца. Функция канала неизвестна.

В процессе приготовления среза основания зубцов и малые зубцы в зоне минерализации обычно трескаются и раскалываются, вероятно потому, что они плохо пропитываются пластмассовой средой, в которую заключен образец. Верхушки больших латеральных зубцов заметно отличаются по составу от верхушек других зубцов. Это следует из того, что они срезаются гораздо легче, чем остальные.

Клетки ВЭ (рис. 16.2 и 16.3) образуют плотную ткань, в которую

полностью погружены зубцы радулы в пределах зоны минерализации. В этой зоне можно различить две категории клеток ВЭ. Клетки первой категории, называемые нами верхушечными, окаймляют верхушки больших латеральных зубцов (рис. 16.2–16.4). Клетки второй категории, которые мы назвали минорными, окаймляют и минорные зубцы, и поверхность оснований больших латеральных зубцов. Верхушечные клетки каждого поперечного ряда зубцов образуют единую компактную массу, в которую погружены обе верхушки зубцов (рис. 16.2). Каждая такая масса отчетливо отделяется от соседней благодаря слоям минорных клеток (рис. 16.3). Верхушечная клетка, начинающаяся у дорсального синуса и вытянутая в направлении верхушки зубца (иногда с поворотом под углом 180°), заканчивается обычно непосредственно на поверхности верхушки (рис. 16.3 и 16.4).

Большинство минорных клеток, по-видимому, вытянуты от латеральных областей дна дорсального синуса до поверхности оснований больших латеральных и минорных зубцов. Скопления минорных клеток проникают также через пору в основании каждого зубца и заполняют канал (рис. 16.2).

Верхушечные клетки *L. hartwegii* и *M. muscosa* цитологически идентичны клеткам некоторых видов европейских хитонов, описанным Пренаном и Габе (Prenant, 1928; Gabe, Prenant, 1948). В клетках находятся содержащие железо гранулы; они расположены у базального полюса, рассеяны в цитоплазме центральной части и образуют плотные скопления в пятнадцатимикронной полосе у апикального полюса (рис. 16.2–16.4). Зона гранул отделена от поверхности зубцов областью шириной 5–10 мкм, содержащей сложный комплекс светло- и темноокрашенного материала (при обработке толуидиновым синим). Эта область не содержит гранул, и в ней нет Fe^{3+}, обнаруживаемого с помощью прусского синего. Попытки выявить Fe^{2+} в одномикронных или залитых в парафин ультратонких срезах и гранулярной, и апикальной зон оказались безрезультатными.

4.4. Дорсальный синус

Дорсальную часть радулярного влагалища занимает пока не описанная в литературе полость, которую мы называем дорсальным синусом (рис. 16.2–16.4). Его нелегко различить на препарате, подготовленном для световой микроскопии путем заливки в парафин. Тем не менее на одномикронных эпоновых срезах радулярного влагалища можно различить дорсальный синус, занимающий все пространство между наружной соединительнотканной оболочкой и массой клеток ВЭ. С дорсальной стороны полость синуса ограничена очень тонким темноокрашенным слоем, который непосредственно примыкает к дорсальной части соединительнотканной оболочки, а с вентральной отделяется от клеток верхнего эпителия светлоокрашенным слоем внеклеточного вещества – базальной мембраной (рис. 16.3). Синус тянется почти до заднего конца

радулярного влагалища. Мы подтвердили существование толстой хрящевой пластинки (рис. 16.2 и 16.3), образованной утолщением дорсальной части оболочки над задней частью влагалища, которую впервые описал Кэрфут (Carefoot, 1965). В то время как он предполагает, что функция этой пластинки состоит в поддержании мягкой вновь образуемой радулы в период, когда она еще полностью не затвердела, мы считаем более вероятным, что пластинка служит для предотвращения сплющивания дорсального синуса там, где радулярная мембрана сама по себе не обладает достаточной жесткостью для этого.

Передняя часть и начало дорсального синуса не исследованы: сильно минерализованные зрелые верхушки зубцов не позволяют сделать нужные срезы в этой области. Однако некоторые данные, полученные в ходе анатомических исследований Плэйтом (Plate, 1897, 1899, 1902), относятся, по-видимому, именно к началу дорсального синуса. У хитонов большинства семейств задняя часть радулярного влагалища лежит внутри крупного кровеносного сосуда – висцеральной артерии, которая начинается в месте проникновения влагалища сквозь диафрагму, отделяющую головной синус от абдомена. По висцеральной артерии транспортируется часть крови из головной области к сосудам, разветвляющимся в некоторых органах пищеварительного тракта. По дорсальной аорте кровь доставляется непосредственно от сердца к головному синусу кровеносной системы, где она омывает сложную мускулатуру радулярного аппарата. Таким образом, радулярное влагалище обладает обильным запасом крови и имеет потенциальный источник крови, чтобы заполнять дорсальный синус.

5. Химия крови

В крови (или гемолимфе) Polyplacophora роль основного дыхательного пигмента играет медьсодержащий белок гемоцианин (Manwell, 1958). В ней содержится также небольшое количество клеток (10^3–10^4 клеток/мм^3), имеющих ядро (Arvy, Gabe, 1949) (рис. 16.9). Впервые о присутствии железа в крови сообщил Кэрфут (Carefoot, 1965), который нашел, что содержание этого элемента в цельной крови особи *Cryptochiton stelleri* составляет 85 мкг/мл.

Мы определили общее содержание железа в крови 10 особей моллюсков *M. muscosa*: каждую особь исследовали дважды с помощью колориметрического метода Фишера и Прайса (Fischer, Price, 1964). Оказалось, что концентрация железа варьирует в пределах от 42 до 113 мкг/мл. Сначала, пытаясь охарактеризовать состояние железа в крови, мы обнаружили, что фракционирование с помощью хроматографии в агарозном геле дает единственный содержащий железо пик, соответствующий молекуле белка определенной величины. Затем путем центрифугирования в градиенте плотности сахарозы мы установили, что компоненты этого пика обладают коэффициентами седиментации, колеблющимися в широком диапазоне (от 66 до 20S). Такие свойства

характерны для ферритина, имеющего постоянный размер, но разную молекулярную массу в зависимости от количества атомов Fe, приходящихся на одну молекулу белка. Электронно-микроскопические исследования как неокрашенных, так и негативно контрастированных фосфорновольфрамовой кислотой образцов крови *Mopalia* убедительно показали наличие там ферритина. Недавно Уэбб и Мэйси (Webb, Macey, 1983) подтвердили эти данные для некоторых видов австралийских хитонов.

Гранулы, содержащие трехвалентное железо, были обнаружены в пищеварительной железе и кишечном эпителии *M. muscosa* (неопубликованные наблюдения) и некоторых других видов хитонов (Fretter, 1937; Gabe, Prenant, 1948). Поскольку и тот, и другой орган участвуют во всасывании и мобилизации захваченных компонентов пищи, в обоих происходит поглощение железа, поступающего с пищей, включение его в ферритин, а также переход загруженного железом ферритина в кровяное русло.

6. Ультраструктура зоны минерализации

6.1. Дорсальный синус

Полость дорсального синуса с внутренней стороны покрыта монослоем уплощенных эндотелиальных клеток (рис. 16.5–16.7). С дорсальной стороны к эндотелию непосредственно примыкает соединительнотканная оболочка; с вентральной стороны эндотелиальные клетки отделены от базальных концов клеток ВЭ слоем внеклеточного вещества – базальной мембраной (рис. 16.5–16.8).

Нам не удалось однозначно показать непрерывность эндотелиальной выстилки. Зачастую между эндотелиальными клетками встречаются просветы, нередко клетки не примыкают к базальной мембране, а во многих областях клетки не видны вообще (рис. 16.5). Однако следует иметь в виду, что эндотелиальный слой, по-видимому, весьма подвержен искажениям и разрывам в процессе приготовления препарата.

Эндотелиальные клетки обладают ядром (рис. 16.5), а их цитоплазма содержит рассеянные цистерны эндоплазматического ретикулума и немногочисленные митохондрии (рис. 16.6 и 16.7). Кроме того, обнаружены ограниченные мембраной везикулы; они содержат аморфное на вид вещество с низкой электронной плотностью, в котором обычно заключены электроноплотные мицеллы размером 6 нм, предположительно ферритин.

Аналогичные скопления аморфного вещества, содержащие ферритин, есть и в полости дорсального синуса. Особенно их много в задней части синуса возле его слепого конца, где они ассоциированы с клетками (рис. 16.9), которые напоминают описанные Арви и Габе клетки крови (Arvy, Gabe, 1949). Эти клетки содержат большие ядра и не-

Рис. 16.5. Базальный полюс верхушечных клеток (*1*). Толстый слой базальной мембраны (*4*) плотно примыкает к верхушечным клеткам. Эндотелиальные клетки (*2*), имеющие ядро, выстилают полость дорсального синуса (*3*). Верхушечные клетки пронизаны многочисленными светлыми каналами межклеточного пространства; их цитоплазма содержит электроноплотные везикулы разной величины. Обратите внимание на гетерогенность базальной мембраны, где чередуются темные и светлые полосы; особенно это заметно в верхней части микрофотографии.

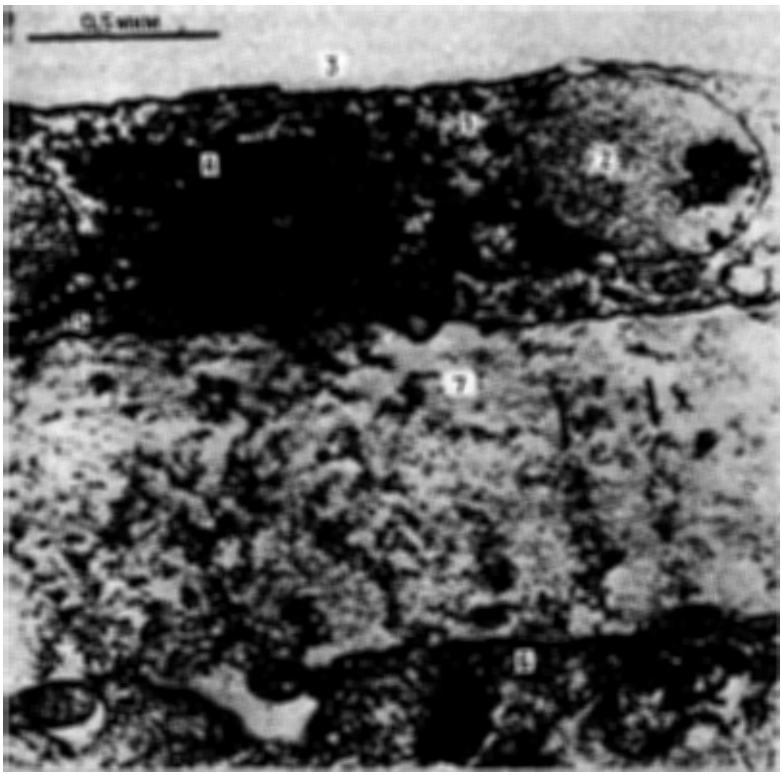


Рис. 16.6. Эндотелиальные клетки (*1*) содержат большие везикулы (*2*) с ферритиноподобным веществом (*маленькая стрелка вверху справа*). Большие стрелки указывают на темные области базальной мембраны (*7*), состоящие из скоплений 6-нанометровых мицелл в матриксе умеренной электронной плотности. *3* – дорсальный синус; *4* – митохондрия; *5* – эндоплазматический ретикулум; *6* – верхушечная клетка.

большое количество базофильной (богатой рибосомами) цитоплазмы. Исследования капилляров в тканях млекопитающих показали, что транспорт ферритина через эндотелиальные клетки осуществляется с помощью ограниченных мембраной везикул, которые нагружаются ферритином со стороны просвета капилляра, а выгружают его в сторону базальной мембраны (Bruns, Palade, 1968). Мы полагаем, что аналогичный процесс протекает и в эндотелиальных клетках дорсального синуса. Все эти косвенные указания приводят нас к предположению о том, что дорсальный синус – это специализированное ответвление кровеносной системы, где происходит транспорт железа в виде комплекса с ферритином из плазмы к верхушечным клеткам в зоне минерализации

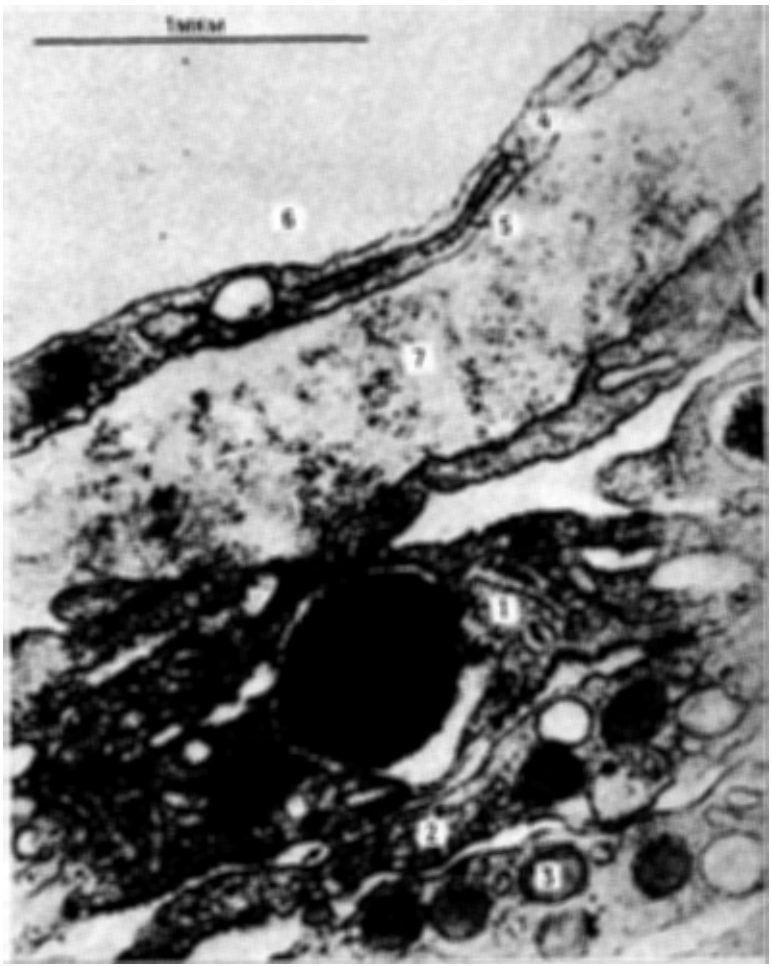


Рис. 16.7. Базальный полюс клеток верхнего эпителия. В верхушечных клетках (*1*) представлены разные стадии эндоцитоза с поглощением молекул ферритина. В большом числе обнаруживаются участки мембраны, покрытые ферритином, и впячивания. В нижнем правом углу можно различить две минорные клетки (*2*) по присутствию в цитоплазме митохондрий (*3*) и отсутствию ферритиновых везикул. Стрелки указывают на межклеточное пространство, содержащее многочисленные ферритиновые мицеллы. Следует отметить, что эндоцитоз активно протекает только в верхушечных клетках, тогда как на мембране минорных клеток связанного ферритина нет вообще. *4* – эндотелиальная клетка; *5* – эндоплазматический ретикулум; *6* – дорсальный синус; *7* – базальная мембрана.

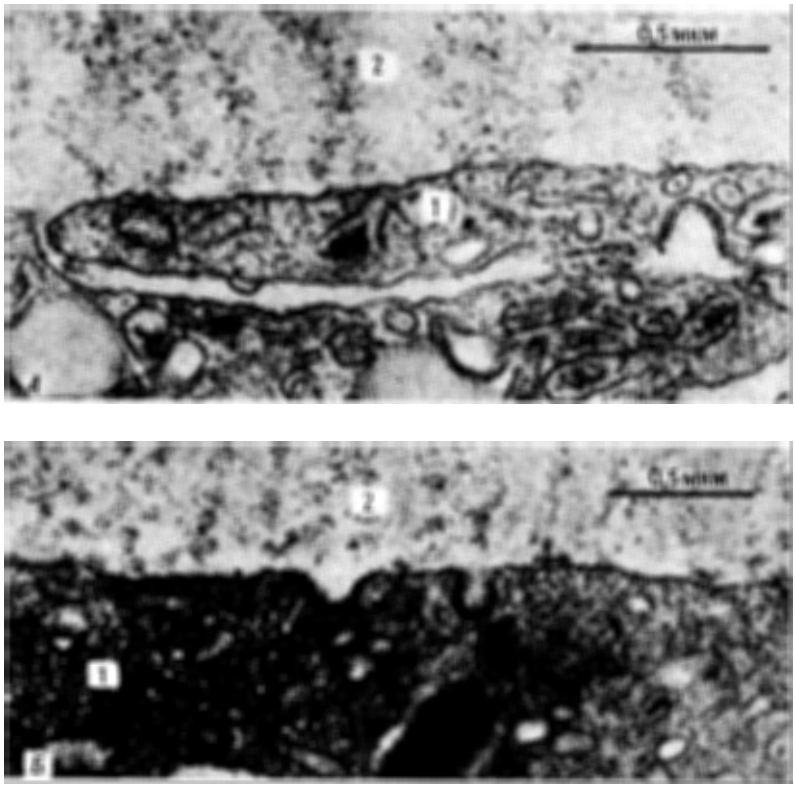


Рис. 16.8. Детальная картина эндоцитоза с поглощением ферритина на базальном конце верхушечной клетки (*1*). Обратите внимание на разветвленное межклеточное пространство. Гетерогенность базальной мембраны (*2*) особенно отчетливо различима на фотографии *А*.

зубцов. Окончательное доказательство этой гипотезы требует исследования анатомии передней части синуса.

6.2. Базальная мембрана

Базальная мембрана образована непрерывным слоем между эндотелием синуса и клетками верхнего эпителия (рис. 16.5). Ее толщина варьирует от менее 100 нм там, где она соприкасается с базальными концами минорных клеток, до 1–1,5 мкм в месте контакта с верхушечными клетками (рис. 16.5–16.7). Базальная мембрана, по-видимому, прикрепляется к клеткам ВЭ, потому что она остается неповрежденной даже в тех областях, где отсутствуют эндотелиальные клетки (рис. 16.5).

Рис. 16.9. В полости дорсального синуса небольшая базофильная клетка окружена ассоциатами плазматических белков, в которые заключены 6-нанометровые ферритиновые мицеллы. *1* - ядро; *2* – рибосомы; *3* – ферритиновые мицеллы.

В районе верхушечных клеток базальная мембрана, как правило, обладает постоянной толщиной (~ 1 мкм), но внешне она неоднородна (рис. 16.5). На поперечных срезах электроноплотные полосы толщиной 40–50 нм чередуются с более широкими и светлыми зонами с периодом около 200 нм (рис. 16.6). На тангенциальных срезах электроноплотные области образуют регулярную структуру из полигональных ячеек с длиной стороны примерно 200 нм. Исходя из внешнего вида при разной ориентации срезов, мы заключили, что электроноплотное вещество организовано в структуру наподобие пчелиных сот, ячейки которых перпендикулярны базальным поверхностям верхушечных клеток. При просмотре под большим увеличением (рис. 16.6–16.8) видно, что электроноплотные области состоят из сконцентрированных ферритиновых мицелл, заключенных в вещество средней электронной плотности (по всей вероятности, белка апоферритина). Области базальной мембраны с малой электронной плотностью состоят из очень тонкого, возможно, фибриллярного материала с диаметром менее 3 нм. Никакой заметной связи между этими областями и какими-либо видимыми структурами в эндотелиальных или верхушечных клетках нет. Наши электронные микрофотографии не позволяют сделать выбор между возможностью существования предобразованных каналов или наличием мест предпочтительного связывания ферритина внутри базальной мембраны. В литературе мы не встречали никаких публикаций, описывающих подобным образом организованные субструктуры в базальных слоях других организмов. Полученные нами данные позволяют только строить предположения о том, для чего существует специализированный механизм: для концентрирования ферритина или для транспорта ферритина через базальную мембрану.

6.3. Клетки верхнего эпителия

6.3.1. Базальный полюс

Как свидетельствуют полученные нами результаты, ферритин поступает в верхушечные клетки путем эндоцитоза. Сначала молекулы ферритина связываются с плазматической мембраной, по-видимому, в областях, обогащенных центрами специфического связывания ферритина. Затем покрытая ферритином мембрана образует инвагинации и отшнуровывается, образуя маленькие внутриклеточные ограниченные мембраной везикулы, содержащие ферритин (рис. 16.7 и 16.8). Базальная часть верхушечных клеток выглядит губчатой (рис. 16.5) из-за пролиферации разветвляющихся внеклеточных областей, обеспечивающих колоссальное увеличение площади клеточной мембраны, где протекает эндоцитоз (рис. 16.7 и 16.8). Зона эндоцитозного поглощения ферритина простирается далеко в глубь массы верхушечных клеток. Нам удалось обнаружить молекулы ферритина в цитоплазме даже на уровне ядер

верхушечных клеток, а иногда в этой области можно увидеть и наполненные ферритином эндоцитозные впячивания.

Бóльшие по размерам, окруженные мембраной, наполненные ферритином гранулы (рис. 16.5, 16.7 и 16.8) образуются, вероятно, при слиянии эндоцитозных везикул. Такое же слияние происходит при поглощении ферритина клетками почечного эпителия животных (Farquhar, Palade, 1960) и асцитной опухоли Эрлиха (Ryser et al., 1962). В последнем случае было установлено, что поглощение и агрегация ферритина идут даже в анаэробных условиях. Из того факта, что в базальной части верхушечных клеток нет митохондрий, вытекает предположение о независимости эндоцитозного поглощения ферритина у хитонов от энергии, поставляемой обычно митохондриальным окислительным фосфорилированием.

В области базального полюса минорные клетки легко можно отличить от верхушечных по ряду критериев. Они в основном меньшего диаметра и всегда содержат многочисленные хорошо прокрашиваемые митохондрии, диаметр которых, как правило, около 0,2 мкм а длина 1,0 мкм (рис. 16.7). Хотя молекулы ферритина обычно содержатся внутри хорошо развитого межклеточного пространства, в минорных клетках мы не обнаружили никаких признаков эндоцитоза, обусловливающего поглощение ферритина. На рис. 16.7 стрелками отмечено межклеточное пространство между содержащей митохондрии минорной клеткой и верхушечной клеткой. Ферритин почти полностью покрывает плазматическую мембрану верхушечных клеток, тогда как его совсем не видно на клеточной мембране соседних минорных клеток. Внутри базальной области минорных клеток мы также не обнаружили гранул, содержащих ферритин.

6.3.2. Центральная область верхушечных клеток

Главная особенность области от базального полюса до уровня ядра у верхушечных клеток состоит в присутствии там гранул, содержащих ферритин. По мере увеличения расстояния от базального полюса свободное пространство в ферритиновых гранулах уменьшается. Вблизи ядра эти гранулы представляют собой круглые или овальные ограниченные мембраной везикулы, целиком заполненные молекулами ферритина.

Большие яйцевидные ядра расположены в апикальной половине верхушечных клеток (рис. 16.4). В перинуклеарной зоне хорошо развит эндоплазматический ретикулум. В полости цистерн в основном содержится вещество умеренной электронной плотности.

За апикальным концом ядра цитоплазма содержит хорошо развитый аппарат Гольджи, расположенный обычно параллельно длинной оси клетки (рис. 16.10). Аппарат Гольджи состоит из уплощенных цистерн в

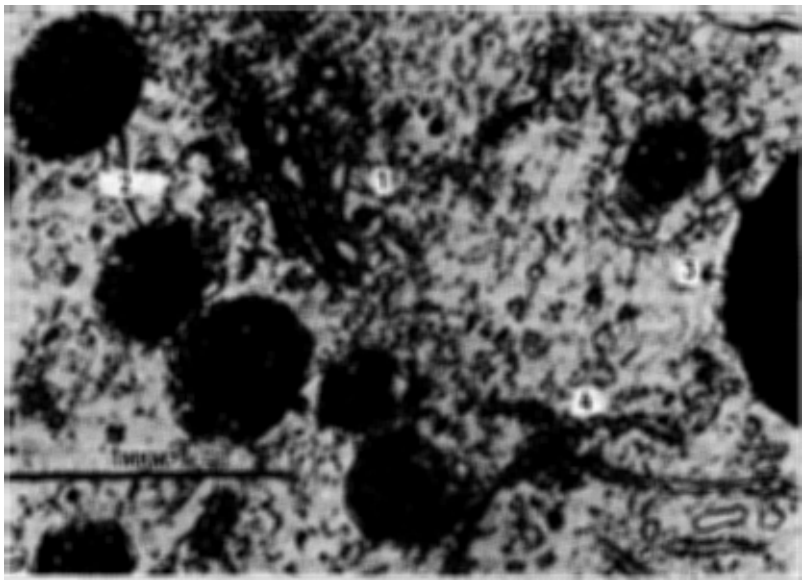


Рис. 16.10. Верхушечные клетки содержат хорошо развитый аппарат Гольджи (*1*) между ядром и гранулярной зоной. Апикальная цитоплазма верхушечных клеток изобилует везикулами Гольджи. *2* – аморфные гранулы; *3* – паракристаллические ферритиновые гранулы; *4* – эндоплазматический ретикулум.

количестве от 2 до 6, за которыми следуют несколько рядов разбухших цистерн и вакуолей Гольджи. В апикальной цитоплазме находится много везикул с гладкой поверхностью до 150 нм в диаметре, возможно везикул Гольджи. Они часто располагаются возле ограниченных мембраной гранул, содержащих железо (рис. 16.10).

Малочисленность ферритиновых гранул в центральной области верхушечных клеток говорит о высокой скорости их транспорта от базального полюса к зоне гранул.

6.3.3. Апикальный полюс верхушечных клеток

Апикальная часть верхушечных клеток примыкает непосредственно к поверхности острия больших латеральных зубцов (рис. 16.4 и 16.11). Следовательно, апикальный полюс верхушечных клеток самым тесным образом связан с процессом, в конечном итоге приводящим к насыщению острия магнетитом. Апикальный полюс каждой верхушечной клетки можно отчетливо разделить на две области: зону содержащих железо гранул и зону микроворсинок.

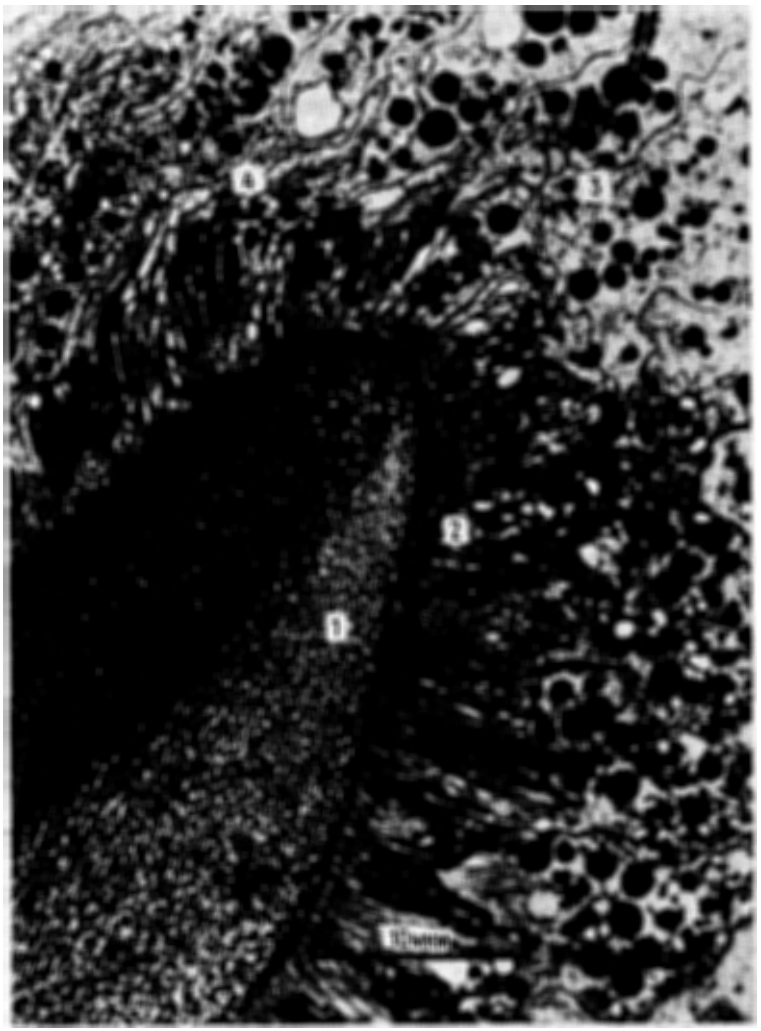


Рис. 16.11. Насыщенная ферригидритом верхушка зубца (*1*) и апикальный полюс верхушечных клеток. Клетки оканчиваются почти перпендикулярно поверхности зубца. Содержащие железо электроноплотные гранулы соседствуют с обогащенной митохондриями апикальной цитоплазмой, формирующей пучок микроворсинок (*2*), которые простираются непосредственно до поверхности зубца. Пятна отложений ферригидрита располагаются в соответствии с подлежащими волокнами матрикса (которые видны у кончика зубца). Обратите внимание на гораздо большую плотность отложений ферригидрита в задней половине зубца. Видно, что аморфный слой размещается над кончиком зубца и тянется непрерывной полосой вдоль задней поверхности верхушки. *3* – гранулярная зона, *4* – митохондрия.

6.3.3а. Гранулярная зона

Цитоплазма верхушечных клеток содержит ассоциаты содержащих железо электроноплотных гранул (рис. 16.4 и 16.11). Гранулярная зона начинается приблизительно на уровне аппарата Гольджи, простирается по длине клетки на 5–15 мкм и заканчивается на расстоянии 5–10 мкм от поверхности зубца. На срезах через эту зону видны гранулы, сильно различающиеся по диаметру. Поскольку толщина ультратонкого среза (~ 80 нм) мала по сравнению с диаметром отдельной гранулы (~ 1000 нм или 1 мкм), видимый размер гранул является функцией ее истинного размера и расстояния плоскости среза от центра гранулы.

Можно определить примерный диапазон размеров гранул, если измерять диаметр только тех гранул, наружная мембрана которых, по-видимому, срезана почти точно поперек (т. е. мембрана имеет отчетливую трехслойную структуру). Применив этот прием, мы оценили диапазон размеров гранул, содержащих железо,– он составляет 0,3–3,0 мкм в диаметре.

В цитоплазме верхушечных клеток от базального полюса до ядра можно обнаружить только гранулы, содержащие ферритин. На уровне аппарата Гольджи возле базального края гранулярной зоны впервые появляются гранулы с каким-то иным электроноплотным содержащим железо веществом. Возможно, что свое происхождение гранулы других типов ведут от ферритиновых гранул.

Ферритиновые гранулы заполнены электроноплотными мицеллами размером 6 нм, характерными для ферритина. Существует мнение, что гранулы, содержащие ферритин, могут быть двух типов: кристаллические (рис. 16.12, *А*) и паракристаллические (рис. 16.12, *Б*) (Towe et al., 1963; Towe, Lowenstam, 1967). В кристаллических гранулах молекулы ферритина упакованы в гексагональную структуру с периодом решетки $9{,}5 \pm 0{,}5$ нм. Обычно в одной грануле содержится несколько кристаллических доменов, но есть гранулы, состоящие и из одного домена (рис. 16.12, *А*). Кристаллические гранулы встречаются редко; они представляют собой менее 2% всей популяции ферритиновых гранул. Диаметр паракристаллических гранул в среднем 1 мкм, однако небольшая их часть существенно крупнее; она состоит из гранул, имеющих диаметр 3 мкм. Расстояние от центра одной мицеллы до центра другой равно $11{,}4 \pm 0{,}1$ нм. Паракристаллические гранулы составляют одну треть всей популяции в гранулярной зоне.

Промежуточные гранулы, тоже примерно 1 мкм в диаметре, содержат внутреннюю сердцевину паракристаллического ферритина и внешний аморфный слой из частиц с малой электронной плотностью, которые образуют агрегаты неупорядоченной формы и варьирующего размера (рис. 16.13). Внешний вид промежуточных гранул может сильно различаться. Возможны все варианты: есть гранулы с тонким аморфным слоем и большой ферритиновой сердцевиной (рис. 16.13, *А*), есть гранулы, у которых аморфный и ферритиновый слои приблизительно

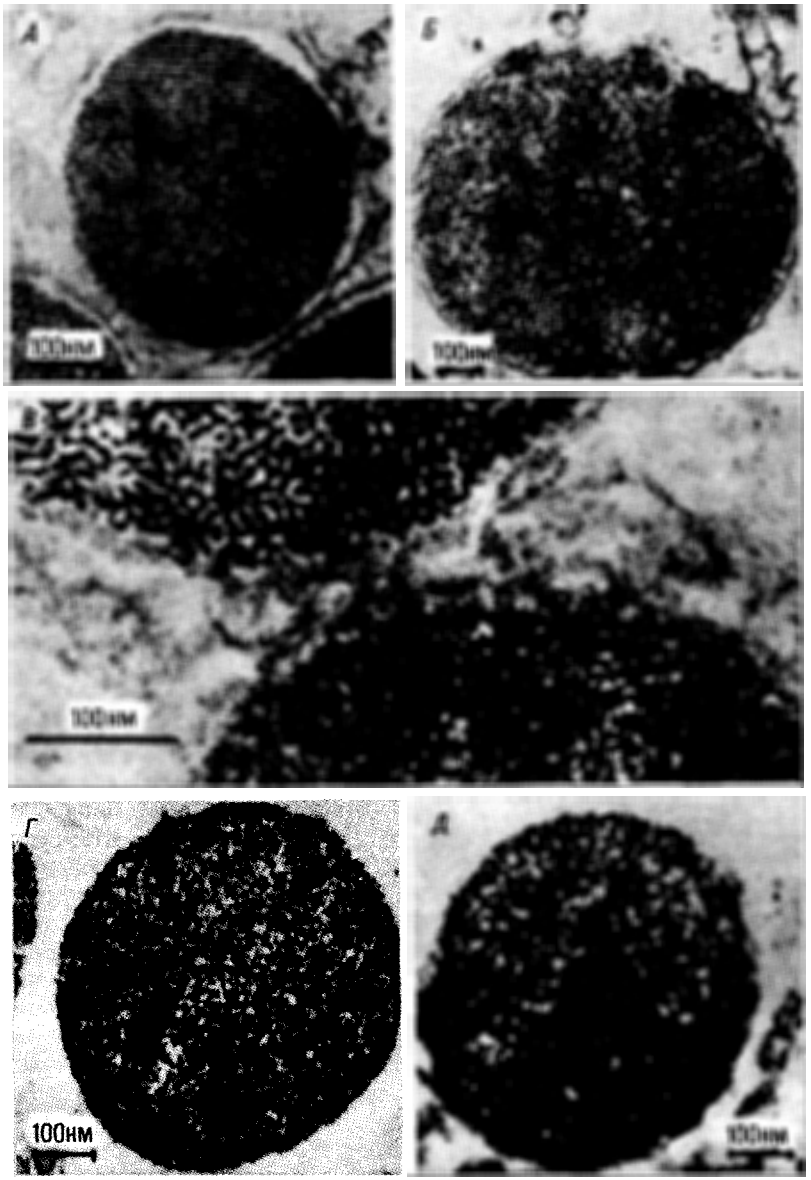


Рис. 16.12. *А*. Кристаллическая ферритиновая гранула. *Б*. Паракристаллическая ферритиновая гранула. *В*. Сравнение изображений ферритиновой и аморфной гранул. *Г*, *Д*. Аморфные гранулы.

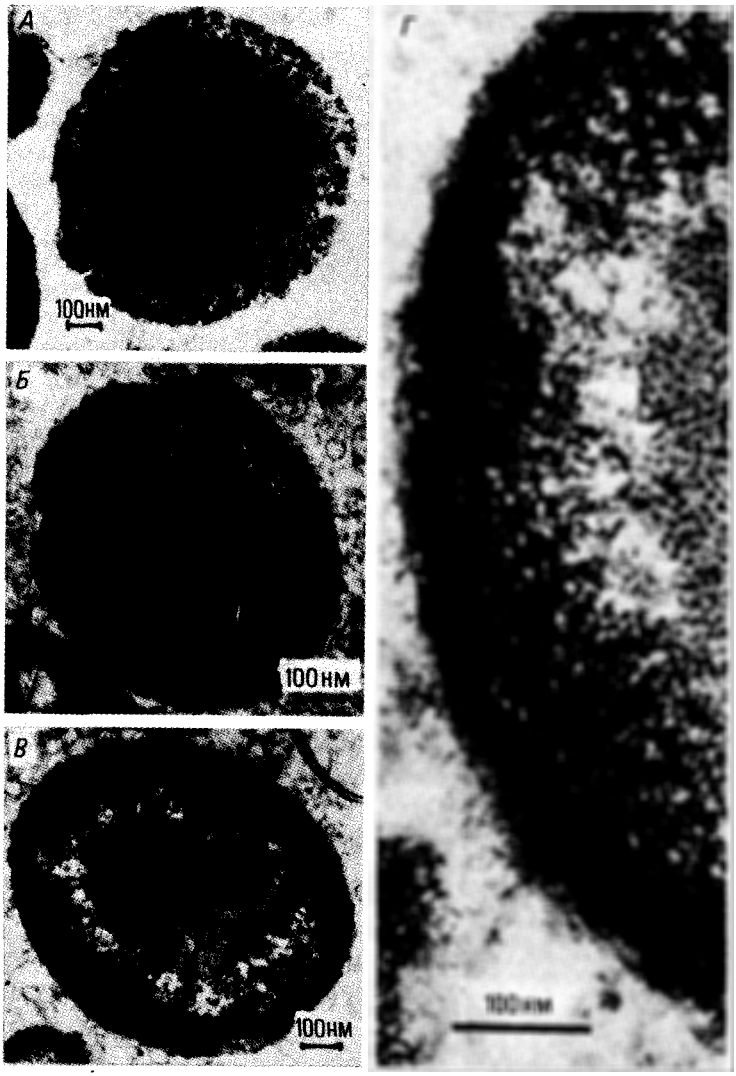


Рис. 16.13. *А–В.* Промежуточные гранулы. *Г.* Фрагмент фотографии *В.*

одинаковы (рис. 16.13, *В*), и есть гранулы с крошечной центральной сердцевиной из ферритина (не показано). По нашим наблюдениям такие гранулы составляют 3–5% всей популяции. Это нижняя оценка их численности, поскольку идентифицировать эти гранулы можно только при прохождении плоскости среза через ферритиновую сердцевину.

Внутри сердцевины ферритиновые мицеллы размером 6 нм погружены в матрикс с умеренной электронной плотностью (рис. 16.13, *Г*), представленный, по нашим предположениям, белком апоферритином. Зона на стыке с аморфным слоем, как правило, обладает более низкой электронной плотностью (рис. 16.13, *А*, *В*, *Г*) и содержит типичные 6-нанометровые отдельные мицеллы. Просветление этой зоны мы объясняем исчезновением апоферритина в результате протеолиза или солюбилизации. При своем высвобождении из апоферритиновой оболочки мицеллы ферригидрита либо активно превращаются, либо спонтанно диссоциируют в аморфное электроноплотное вещество. Характерные выемки по краям промежуточных гранул (рис. 16.13, *А*, *Б*) могут возникать в результате слияния с гранулами маленьких первичных лизосом (везикул Гольджи), содержащих протеолитические ферменты.

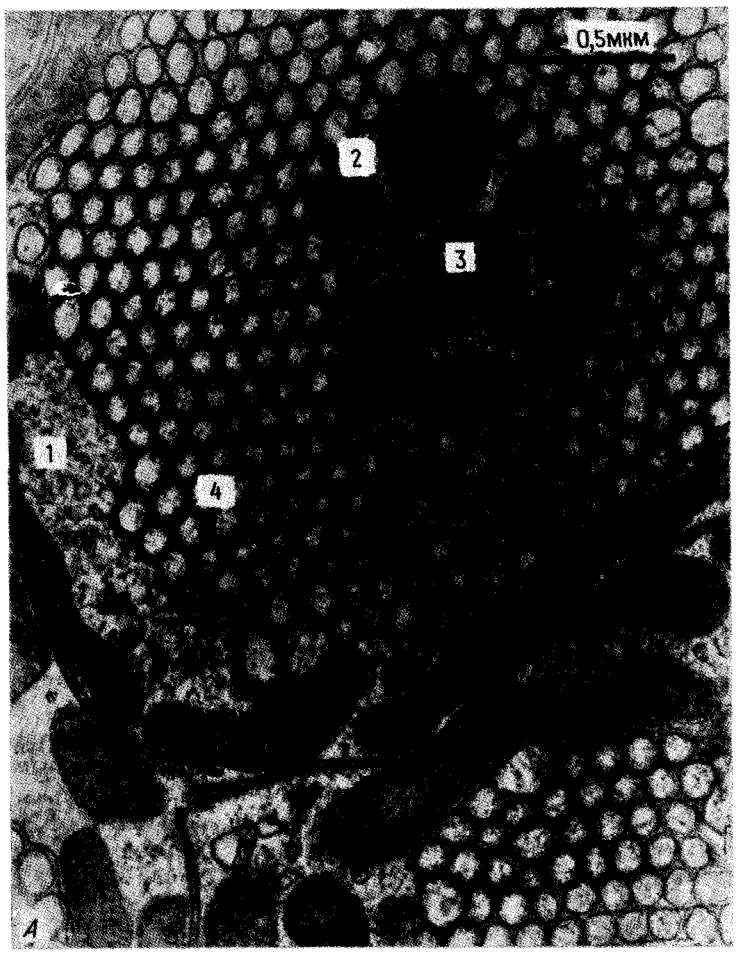
Более половины всех гранул составляют уже описанные ранее (Towe, Lowenstam, 1967) гранулы самого распространенного типа – аморфного (рис. 16.12, *Г*, *Д*). Они целиком заполнены аморфными электроноплотными частицами, идентичными частицам внешнего слоя промежуточных гранул. Даже при большом увеличении трудно определить размер и форму отдельных частиц в аморфном агрегате; некоторые частицы могут достигать величины 2 нм в диаметре, однако, большинство существенно мельче (рис. 16.12, *В*). Диаметр аморфных гранул варьирует в диапазоне 0,2–0,8 мкм, т. е. примерно на 20–30% меньше, чем диаметр ферритиновых гранул. В пределах одного ультратонкого среза электронная плотность аморфных гранул может заметно меняться; вероятно, это связано с колебаниями в них концентрации электроноплотных частиц.

Внутри гранулярной зоны не отмечено какой-либо гетерогенности в распределении отдельных типов гранул; по-видимому, все гранулы размещаются случайным образом.

Данные, полученные на гранулах, содержащих железо, позволяют провести параллель с процессом образования гемосидерина у позвоночных (Sturgeon, Shoden, 1964). Гемосидерин – нерастворимый комплекс с железом – присутствует в виде желтых, связанных с мембраной гранул, которые дают интенсивную положительную реакцию при окрашивании на Fe^{3+}. Считают, что гемосидерин в основном является продуктом внутриклеточной деградации и агрегации ферритина. Исследования гемосидерина с помощью дифракции рентгеновских лучей показали, что в его состав, как и в состав ферритина, входят мицеллы, состоящие из плотно упакованных молекул ферригидрита (Fischbach et al., 1971). На электронных микрофотографиях гемосидериновых везикул видны структуры, почти идентичные аморфным гранулам хитонов, описанным выше (Jacobs et al., 1978). Хотя нам не удалось получить информативные данные методом дифракции электронов на локальных областях неконтрастированных срезов через отдельные гранулы, мы считаем, что последние аналогичны гемосидериновым и содержат ферригидрит.

6.3.3б. Зона микроворсинок

На апикальном конце каждой верхушечной клетки образуется пучок из 500–1000 микроворсинок, которые берут начало в апикальной цитоплазме и заканчиваются на поверхности верхушки зубца (рис. 16.11, 16.14, 16.16–16.18). Апикальная цитоплазма также распространяется почти до поверхности зубца в виде тонкого заполненного митохондриями чехла, окружающего комплекс микроворсинок каждой клетки (рис. 16.14). Кроме того, из центра клетки по направлению к зубцу обычно выдается один или несколько тяжей цитоплазмы, обогащенной митохондриями (рис. 16.14). Микроворсинки одной клетки существенно различаются по длине – от 2 до более чем 10 мкм в зависимости от



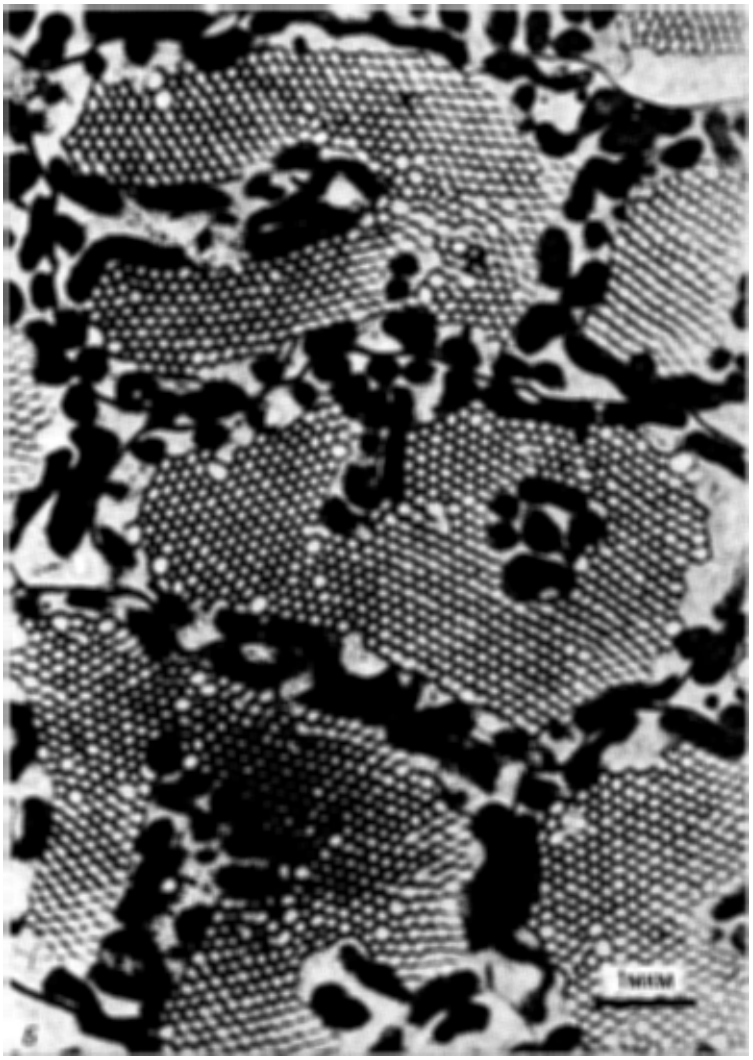


Рис. 16.14. *Б.* Поперечный срез через пучок микроворсинок у апикального полюса верхушечных клеток. Обратите внимание на заполненную митохондриями цитоплазматическую оболочку вокруг пучка микроворсинок. Надо также отметить в центре пучка заполненный митохондриями цитоплазматический тяж. *А.* Фрагмент среза, аналогичного изображенному на фотографии *Б.* *1* – цитоплазматическая оболочка; *2* – цитоплазматический тяж; *3* – митохондрия; *4* – микроворсинки.

того, отходит ли микроворсинка от выпячивания цитоплазмы, наружной цитоплазматической оболочки или основной массы апикальной цитоплазмы (рис. 16.11). Приблизительные подсчеты показывают, что микроворсинки обеспечивают более чем 100-кратное увеличение площади поверхности конца клетки.

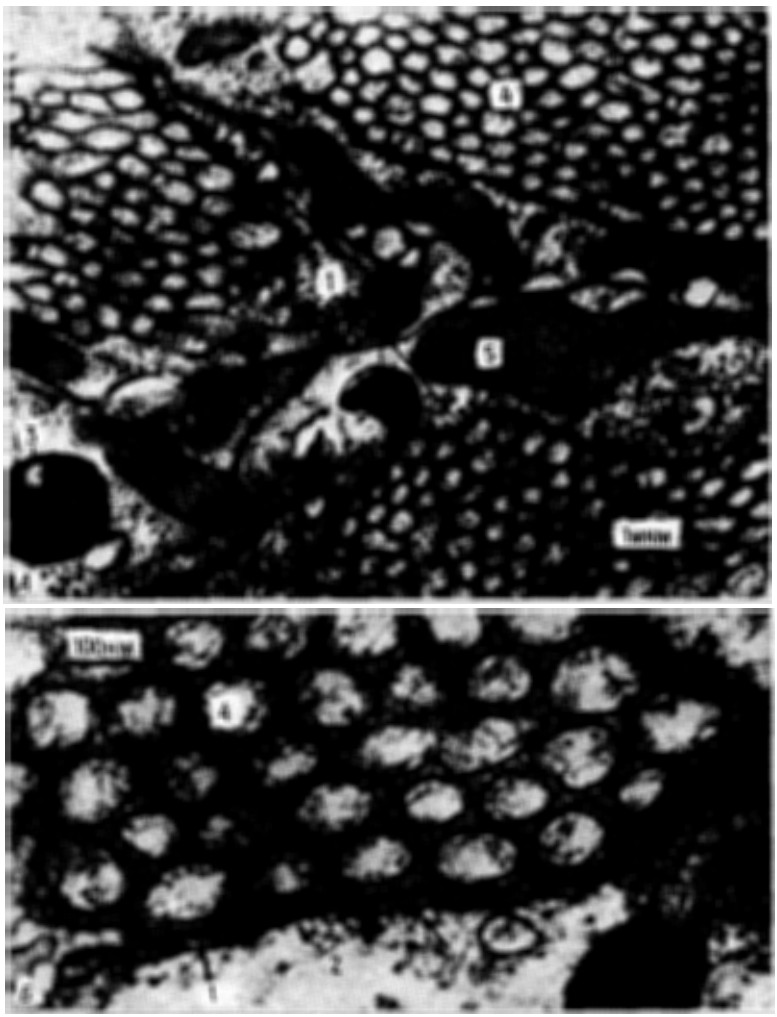


Рис. 16.15. Поперечный срез через верхнюю часть пучка микроворсинок возле гранулярной зоны. Специализированные цистерны (*1*) непосредственно примыкают к клеточной мембране цитоплазматической оболочки (*2*), окружающей пучок микроворсинок. Стрелками указаны рибосомы на внутренней поверхности цистерны. *3* – ферритиновая гранула; *4* – микроворсинки; *5* – митохондрия.

Микроворсинки, имеющие в диаметре 80–120 нм, обычно упакованы в плотную гексагональную структуру (рис. 16.14, 16.15). Каждая микроворсинка ограничена отдельной (трехслойной) мембраной толщиной приблизительно 6 нм (рис. 16.14, *Б* и 16.15, *Б*). Наружная поверхность покрыта нечетко видимой оболочкой из тонкого фибриллярного материала, который может распространяться на 20–30 нм. Внутри каждая микроворсинка содержит рыхлую сеть из тонких фибрилл диаметром 3–4 нм, которые расположены почти параллельно ее длинной оси и смещены к периферии (рис. 16.14 и 16.15).

Необычным представляется тот факт, что микроворсинки верхушечных клеток заканчиваются непосредственно на поверхности зубцов. Как правило, микроворсинками снабжены дистальные концы клеток, выстилающих стенки полостей (например эпителиальная выстилка пищеварительного тракта), где микроворсинки обеспечивают увеличение площади поверхности для поглощения растворимых веществ. По-видимому, в верхушечных клетках их функция тоже состоит в увеличении поверхности, но уже для секреции.

Для апикальной цитоплазмы, от которой отходят микроворсинки, характерно присутствие многочисленных митохондрий (рис. 16.4, 16.11 и 16.14); на одномикронных срезах это заметно по интенсивному окрашиванию апикальной области толуидиновым синим (рис. 16.4). Обогащенная митохондриями область цитоплазмы простирается от основания гранулярной зоны до микроворсинок; самая высокая концентрация митохондрий наблюдается в цитоплазматическом чехле, окружающем пучок микроворсинок, и внутри цитоплазматических тяжей, достигающих поверхности верхушки зубца (рис. 16.14, *А*). Митохондрии хорошо контрастируются, варьируют по размеру и форме; многие из них, особенно те, которые заключены в цитоплазматический чехол, удлиненные и извилистые. Значительное содержание митохондрий у апикального полюса верхушечных клеток указывает на высокие энергетические потребности какого-то определенного или всех этапов отложения магнетита. Этими этапами могут быть: окончательное превращение внутриклеточного железа, транспорт железа через мембраны микроворсинок, осаждение ферригидрита между фибриллами матрикса и преобразование его в магнетит внутри матрикса.

У апикального края гранулярной зоны гранулы, содержащие железо, оказываются в тесном соседстве с микроворсинками (рис. 16.11 и 16.15). Только в пределах этой особой области нам удалось наблюдать структуру из двойной мембраны, тесно примыкающую к внутренней поверхности плазматической мембраны цитоплазматического чехла, окружающего пучок микроворсинок (рис. 16.15). Такая же структура имеется и в цитоплазматических тяжах, описанных ранее. Детальные исследования показали, что эта структура идентична цистернам эндоплазматического ретикулума (рис. 16.15, *Б*). Рибосомы ассоциированы только с цитоплазматической поверхностью внутренней мембраны (рис. 16.15, *Б*); на наружной мембране они отсутствуют. Расстояние между наружной

мембраной и клеточной 6–7 нм. В литературе мы не встречали сообщений о подобных специализированных цистернах. Сначала, исходя из их внешнего вида, мы предположили, что структура, состоящая из двойных мембран, несет барьерную функцию, препятствуя диффузии чего-либо через плазматическую мембрану; однако оставалось неясным, какой диффузии – из клетки или внутрь ее. Но с помощью подобного представления нельзя объяснить исключительно малую область, занимаемую структурой. Двойные мембраны образуют оболочку вокруг проксимального конца пучка микроворсинок высотой лишь 1–2 мкм. Теперь мы считаем более вероятным, что специализированные цистерны нужны для предотвращения экзоцитоза гранул, содержащих железо. Экзоцитоз равнозначен обращению эндоцитоза (разд. 6.3.1). В ходе этого процесса происходит слияние мембран внутриклеточных везикул с клеточной мембраной, завершающееся секрецией содержимого везикул во внеклеточное пространство. Специализированные цистерны не позволяют гранулам, содержащим железо, сближаться и сливаться с плазматической мембраной у апикального полюса верхушечной клетки. Благодаря этому железо не может попадать непосредственно из гранул во внеклеточное пространство; прежде чем произойдет секреция микроворсинками, оно должно подвергнуться заключительным превращениям.

Мы не получили никаких положительных результатов, проливающих свет на природу процессов, завершающих модификацию состояния железа в верхушечных клетках. Однако здесь стоит упомянуть о некоторых отрицательных результатах: 1) мы не наблюдали никакого лизиса гранул, содержащих железо, с освобождением их электроноплотного содержимого в апикальную цитоплазму; 2) мы не видели никаких ограниченных мембраной везикул внутри микроворсинок; 3) мы не видели электроноплотных частиц (больше, чем ~ 2 нм) ни в апикальной цитоплазме, ни внутри микроворсинок.

6.4. Ультраструктура матрикса зубца

В состав матрикса верхушки зубца входят хитин-белковые фибриллы, имеющие примерно 2 нм в поперечнике у *L. hartwegii* и 5 нм у *C. stelleri* (Towe, Lowenstam, 1967). Фибриллы с диаметром 2 нм собираются в слои толщиной около 20 нм, которые и образуют стенки полигональных полостей (рис. 16.11 и 16.16). Ферригидрит откладывается в верхушке зубца преимущественно в виде агрегатов неправильной сферической формы с диаметром 100–150 нм (рис. 16.16), состоящих из крошечных кристаллов неопределенного размера (Towe, Lowenstam, 1967). Тоу и Ловенстам предположили, хотя не доказали прямо, что отложение ферригидрита протекает непосредственно в органическом матриксе (Towe, Lowenstam, 1967). Это предположение подтверждают микрофотографии содержащих ферригидрит верхушек зубцов *L. hartwegii* при небольшом увеличении (рис. 16.11). Пятна отложений ферригидрита

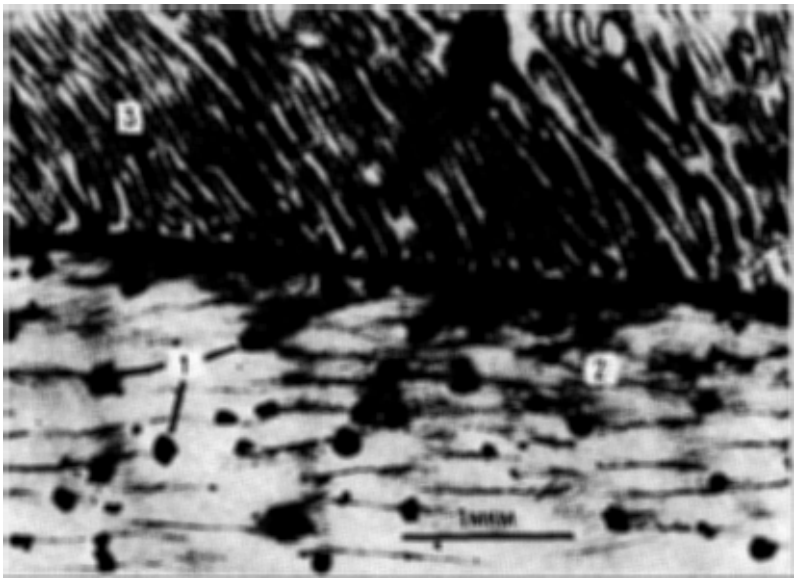


Рис. 16.16. Сферические отложения ферригидрита в матриксе верхушки зубца. Видно, что тонкие фибриллы собраны в слои, образующие стенки полостей. *1* – ферригидрит; *2* – фибриллы матрикса; *3* – микроворсинки верхушечных клеток.

расположены точно в соответствии с подлежащим органическим матриксом. Матрикс зубца в высшей степени упорядочен. Длинные оси полигональных полостей направлены почти параллельно передней поверхности зубного острия. Ближе к центру весь комплекс полостей начинает изгибаться, поворачивая почти на 180°, так что оси полостей составляют острый угол с задней поверхностью зубца. Последующее сохранение этой структуры матрикса было показано при исследовании кристаллов магнетита в верхушках зрелых зубцов с помощью сканирующей электронной микроскопии (Kirschvink, Lowenstam, 1979). Упорядоченное расположение кристаллов, по-видимому, способствует максимальной устойчивости к механическим нагрузкам и улучшает абразивные свойства зрелых зубцов.

Во время первоначальной стадии минерализации отложения ферригидрита особенно мощны в 5–7-микронном слое вдоль задней поверхности каждой верхушки зубца (рис. 16.11). Нам не известно, связана ли эта неравномерность с различной активностью клеток или с локальной неоднородностью состава матрикса.

Вся задняя поверхность насыщенной ферригидритом верхушки зубца покрыта слоем аморфного вещества толщиной 1,5–2,0 мкм (рис. 16.11 и 16.17). Между базальными частями трехзубого острия верхушек зубцов у *L. hartwegii* и *M. muscosa* этот слой значительно утолщается (не по-

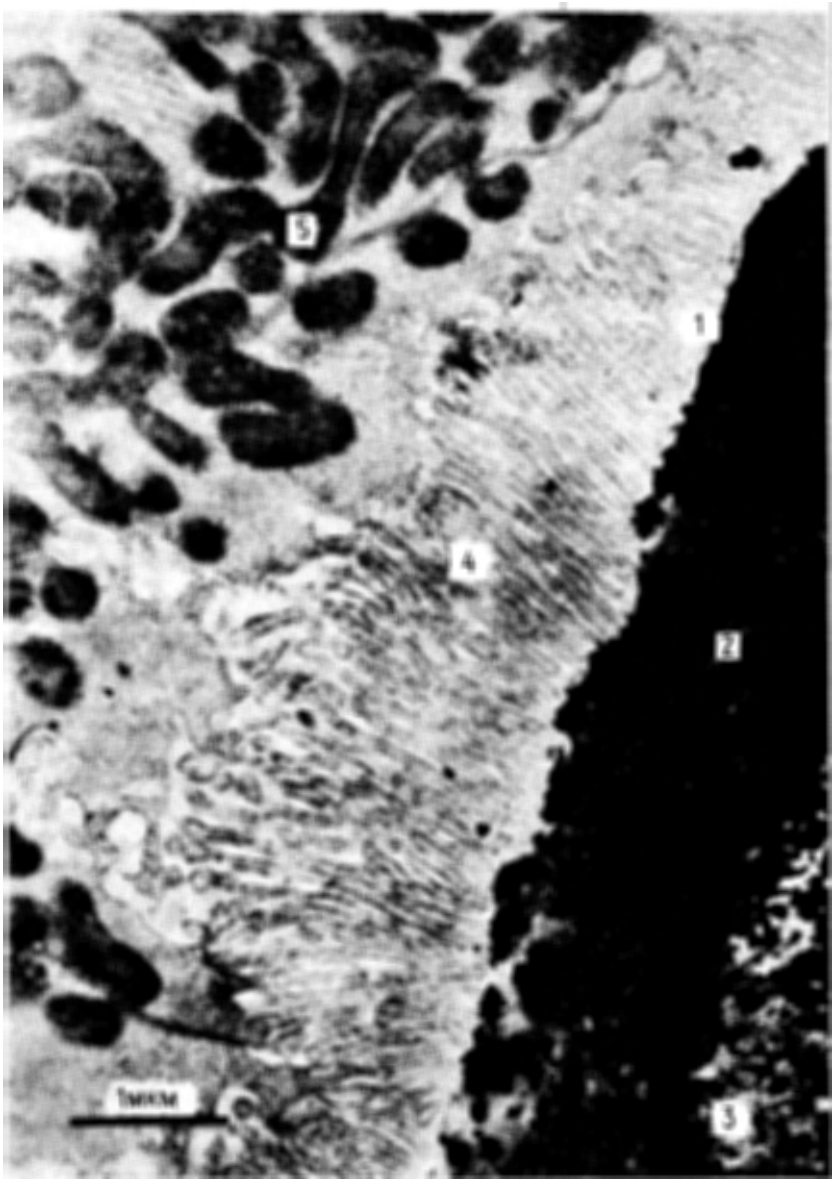


Рис. 16.17. Мелкие сферические отложения ферригидрита (*1*) вдоль внешнего периметра аморфного слоя (*2*). Эти отложения крупнее, чем агрегаты ферригидрита в матриксе зубца (*3*) (*справа внизу*). *4* – микроворсинки; *5* – митохондрия.

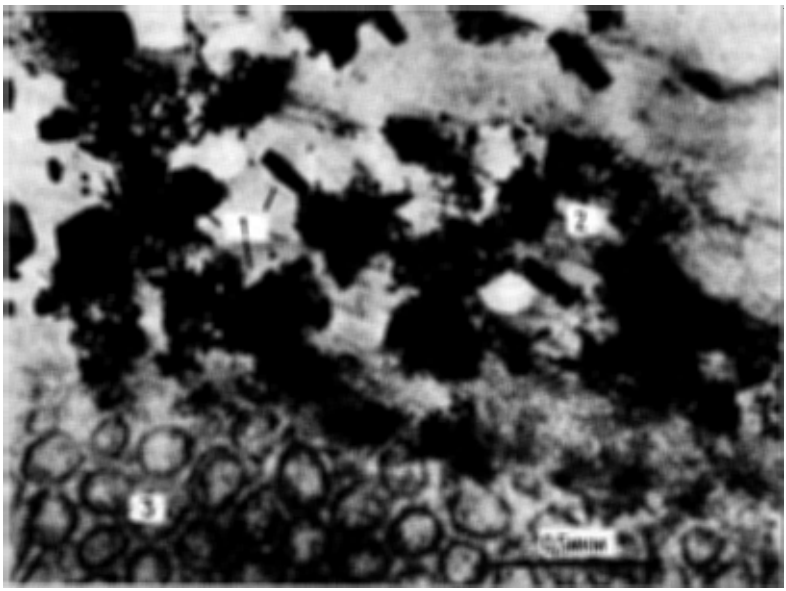


Рис. 16.18. Первичные отложения магнетита. Кристаллы магнетита (*1*) выглядят прямыми параллелепипедами. Обратите внимание, что зачастую они расположены под определенным углом к органическому каркасу верхушки зубца. *2* – отложения ферригидрита; *3* – микроворсинки.

казано). В нем содержатся сферические агрегаты ферригидрита диаметром 200 нм (идентифицированные по дифракции электронов), причем число их увеличивается у наружной поверхности слоя. Хотя ни время образования, ни функция этого покровного слоя не установлены, мы призываем обратить внимание на его существование, поскольку его наличие может усложнить интерпретацию данных сканирующей электронной микроскопии при исследовании поверхности верхушки зубца.

Ранние отложения магнетита были определены по появлению характерной картины дифракции, накладывающейся на дифракцию, обусловленную ферригидритом, при изучении неконтрастированных срезов верхушки зубца. Электронно-микроскопические исследования аналогичных, но контрастированных срезов показали существование четкой корреляции между картиной дифракции, обусловленной магнетитом, и наличием прямоугольных электроноплотных кристаллов в зубцах (рис. 16.18). Кристаллы магнетита образуются среди или в непосредственной близости от отложений ферригидрита. Похоже, однако, что большинство магнетитовых кристаллов лежит под определенным углом к длинной оси полости матрикса (рис. 16.18). Это позволяет предположить, что в образовании зародыша магнетитового кристалла участвует органический матрикс. Пока мы не установили, какую роль играет

органический матрикс, а также другие вещества, возможно секретируемые клетками, в биохимических процессах, которые ведут к трансформации ферригидрита в магнетит.

7. Заключительные замечания

Мы установили, что у хитонов способ доставки железа, потребляемого в большом количестве при биоминерализации зубцов радулы, основан на использовании ферритина, который функционирует в качестве транспортирующего железо белка как в кровеносной системе, так и (собранный в агрегаты внутри везикул) в цитоплазме эпителия. Участие окруженных мембраной агрегатов ферритина в образовании содержащих железо минералов в верхушках зубцов свойственно не только хитонам: брюхоногие моллюски сем. Patellidae (неопубликованные наблюдения), хвостатые амфибии (Randall, 1966) и крысы (Reith, 1961) обладают зубным эпителием, содержащим многочисленные заполненные ферритином и ограниченные мембранами гранулы там, где обнаружены отложения минерализованного железа. Весьма вероятно, что использование ферритина для интенсивного переноса железа имеет универсальный характер.

Считают, что у позвоночных преобразование железа, связанного ферритином, в корпускулярный ферригидрит (т. е. гемосидерин) в основном служит для перевода избытка железа в нетоксичную немобильную форму. У хитонов, по-видимому, существование окруженного мембраной свободного ферригидрита представляет собой переходный этап транспорта железа. Пока мы не знаем, каким способом перемещается железо из аморфных гранул к матриксу зубца. Сколько различных транспортирующих агентов необходимо для перемещения железа через мембрану и цитозоль? В какой химической форме (формах) переносится железо? Для получения ответов на эти вопросы требуются дополнительные биохимические исследования. Вполне возможно, что их результаты помогут выяснить механизмы минерализации у других организмов.

Благодарности. Мы выражаем свою признательность д-ру Э. Р. Берджеру за посвящение нас в искусство получения ультратонких срезов. Мы благодарны Пэту Коэну за содействие при работе с электронным микроскопом и Джойс Нессон за помощь при подготовке этой рукописи. Исследования М. Х. Нессона были субсидированы USPHS Training Grants to the Division of Biology, California Institute of Technology. Кроме того, настоящая работа была обеспечена полученным Х. А. Ловенстамом NSF Grant EAR-76-03725, Contribution No 4038 from California Institute of Technology.

Литература

Arvy L., Gabe M. (1949). Contribution a l'etude morphologique du sang des Polyplacophores, Bull. Soc. Zool., Fr., **74**, 172–179.

Brody I. (1959). The keratinization of epidermal cells of normal guinea pig skin as revealed by electron microscopy, J. Ultrastruct. Res., **2**, 482–511.

Bruns R. R., Palade G. E. (1968). Studies on blood capillaries, J. Cell Biol., **37**, 277.

Carefoot T. H. (1965). Magnetite in the radula of the *Polyplacophora*, Proc. Malacol. Soc. London, **36**, 203–212.

Farquhar M. G., Palade G. E. (1960). Segregation of ferritin in glomerular protein absorption droplets, J. Biochem. Biophys. Cytol., **7**, 297–304.

Fischbach F. A., Gregory D. W., Harrison P. M., Hoy T. G., Williams J. M. (1971). On the structure of hemosiderin and its relationship to ferritin, J. Ultrastruct. Res., **37**, 495–503.

Fischer D. S., Price D. C. (1964). A simple serum iron method using the new sensitive chromogen tripyridyl-s-triazine, Clin. Chem., **10**, 21–31.

Fretter V. (1937). The structure and function of the alimentary canal of some species of Polyplacophora, Trans. R. Soc. Edinburgh, **59**, 119–164.

Gabe M., Prenant M. (1948). Quelques aspects cytologiques du métabolisme du fer chez *Acanthochites fascicularis* L., Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp., **37**, 136–154.

Gabe M., Prenant M. (1952). Sur le rôle des odontoblastes dans l'élaboration des dents radulaires, C. R. Acad. Sci., **235**, 1050–1052.

Gabe M., Prenant M. (1959). Particularites histochimiques de l'appareil radulaire chez quelques mollusques, Ann. Histochim., **3**, 95–112.

Giese A. C. (1952). Myoglobin in radular muscles of chitons, Anat. Res., **113**, 609a.

Heath H. (1903). The function of the chiton subradular organ, Anat. Anz., **23**, 92.

Jacobs A., Hoy T. G., Humphrys J., Perera P. (1978). Iron overload in Chang cell cultures, Br. J. Exp. Pathol., **59**, 589–598.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **44**, 193–204.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Lowenstam H. A. (1967). Lepidocrocite, an apatite mineral, and magnetite in teeth of chitons (Polyplacophora), Science, **156**, 1373–1375.

Lowenstam H. A. (1972). Phosphatic hard tissues of marine invertebrates: Their nature and mechanical function and some fossil implications, Chem. Geol., **9**, 153–166.

Luft H. (1961). Improvements in epoxy resin embedding methods, J. Biophys. Biochem. Cytol., **9**, 409–414.

Manwell C. (1958). The oxygen-respiratory pigment equilibrium of the hemocyanin and myoglobin of the amphineuran mollusc, *Cryptochiton stelleri*, J. Cell. Comp. Physiol., **52**, 341–352.

Märkel K. (1958). Bau and Function der Pulmonaten-radula, Z. Wiss. Zool., **160**, 213–289.

Plate L. H. (1897, 1899, 1902). Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen: 1897, Zool. Jarb, Suppl. IV (Fauna Chilensis I), 1–243; 1899, ibid., Part B. 2, 15–216; 1902, ibid., Part C., 2, 281–600.

Prenant M. (1928). Quelques aspects histologiques du métabolisme du fer chez les chitons, Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp., **24**, 1–7.

Randall M. (1966). Electron microscopical demonstration of ferritin in the dental epithelial cells of urodeles, Nature, **210**, 1325–1326.

Raven C. P., 1966. Morphogenesis: The Analysis of Molluscan Development, 2nd ed., Pergamon Press, Elmsford, N. Y.

Reith E. J. (1961). The ultrastructure of ameloblasts during matrix formation and the maturation of enamel, J. Biophys. Biochem. Cytol., **9**, 825–839.

Richardson K. C., Jarett L., Finke E. H. (1960). Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy, Stain Technol., **35**, 313–323.

Rottman G. (1901). Uber die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. I. Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden, Z. Wiss. Zool., **70**, 236.

Runham N. W. (1963a). The histochemistry of the radulas of *Acanthochitona communis, Limnaea stagnalis, Helix pomata, Scaphander lignarius* and *Archidoris pseudoargus*, Ann. Histochim., **8**, 433–442.

Runham N. W. (1963b). A study of the replacement mechanism of the pulmonate radula, Q. J. Microsc. Sci., **104**, 271–277.

Ryser H., Caulfield J. B., Aub J. C. (1962). Studies on protein uptake by isolated tumor cells. I. Electron microscopic evidence of ferritin uptake by Ehrlich ascites tumor cells, J. Cell Biol., **14**, 255–268.

Schnabel H. (1903). Uber die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken . II. Die Entwicklung der Radula bei den Gastropoden, Z. Wiss. Zool., **74**, 616–655.

Sturgeon P., Shoden A., 1964. Mechanism of iron storage. In: Iron Metabolism: An International Symposium (F. Gross, ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 121–146.

Thiele J., 1909. Revision des Systems der Chitonen, Part I, Schwiezerbartsche, Stuttgart.

Towe K. M., Bradley W. F. (1967). Mineralogical constitution of colloidal "hydrous ferric oxides", J. Colloid Interface Sci., **24**, 382–392.

Towe K. M., Lowenstam H. A. (1967). Ultrastructure and development of iron mineralisation in the radular teeth of *Cryptochiton stelleri* (Mollusca), J. Ultrastruct. Res., **17**, 1–13.

Towe K. M., Lowenstam H. A., Nesson M. H. (1963). Invertebrate ferritin: Occurence in Mollusca, Science, **142**, 63–64.

Venable J. H., Coggeshall R. (1965). A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy, J. Cell Biol., **25**, 407–408.

Webb J., Macey D. J., 1983. Plasma ferritin in Polyplacophora and its possible role in biomineralization of iron. In: Biomineralization and Biological Metal Accumulation (P. Westbroek and E. W. de Jong eds.), Reidel, Dordrecht, pp. 423–427.

Глава 17

ОСТАТОЧНАЯ НАМАГНИЧЕННОСТЬ И РЕАКЦИЯ НА МАГНИТНОЕ ПОЛЕ У РАКООБРАЗНЫХ

Р. Е. Баскирк, У. П. О'Брайен мл.[1]

1. Введение

Хотя ракообразные составляют основную часть видового разнообразия и биомассы морской фауны, об их биологии известно пока немного, особенно по сравнению с их наземными сородичами – насекомыми. В естественных условиях морские представители типа членистоногих способны как к ориентационным движениям, так и к синхронизации поведенческих ритмов с внешними стимулами. Однако работ, посвященных влиянию магнитных полей на Crustacea и природному магнетизму самих ракообразных, очень мало. В данной главе мы приводим результаты первых измерений уровня остаточной намагниченности ракообразных, сравниваем их биомагнетизм с биомагнетизмом других животных, а также обсуждаем возможное значение этого явления для жизнедеятельности креветок и усоногих раков.

1.1. Основные проблемы и подходы к их решению

Недавно открытая способность живых организмов синтезировать ферромагнитные материалы (см. обзоры Kirschvink, Lowenstam, 1979; Lowenstam, 1981; Kirschvink, 1983) вновь привлекла внимание исследователей к проблеме биомагнетизма. Можно выделить три основных направления работ: во-первых, это описание распределения и состава магнитных материалов у различных видов; во-вторых, первые попытки выяснить пути биосинтеза магнетита (Lowenstam, 1981); и в-третьих, сравнение уровня остаточной намагниченности живых организмов с аналогичным уровнем осадочных пород (Kirschvink, 1982a; гл. 35).

Большой интерес вызывает обсуждение эволюционных преимуществ наличия у живых организмов магнетита или других ферромагнитных

[1] *Ruth E. Buskirk* and *William P. O'Brien, Jr.*, Institute for Geophysics, University of Texas, Austin, Texas 78712.

материалов. В некоторых случаях благодаря особым физическим свойствам магнетита, таким как удельный вес, прочность или электрическое сопротивление (Kirschvink, 1982b), организмы могут приобретать преимущества, существенные для отбора. Весьма заманчивым представляется предположение о возможности включения биогенного магнетита в поведенческие механизмы поиска и ориентации в магнитном поле Земли. При этом подобные механизмы могут сводиться либо к простому движению диполя в геомагнитном поле, как у магниточувствительных бактерий (Blakemore, Frankel, 1981), либо, как в случае более крупных организмов, к функционированию в качестве довольно сложного нервного преобразователя (Kirschvink, Gould, 1981; Kirschvink, 1982b). Магнитный преобразователь мог бы реагировать как на временные, так и на пространственные изменения геомагнитного поля. При соответствующей чувствительности сенсорного аппарата животные могут, фильтруя шумы, синхронизировать свои циркадианные ритмы с суточными вариациями магнитного поля Земли (Brown et al., 1970) либо использовать магнитное склонение и/или наклонение для «составления» магнитной карты местности (Gould, 1980; Quinn et al., 1981). Неудивительно, что большое число исследований последних лет по остаточной биологической намагниченности проводилось на животных, способных к дальним навигациям и хомингу (Gould et al., 1978; Walcott et al., 1979; Zoeger et al., 1981; Perry et al., 1981; Quinn et al., 1981; Walker, Dizon, 1981; Jones, MacFadden, 1982). В этой работе мы рассмотрим и мигрирующих, и оседлых представителей класса ракообразных. В предварительных лабораторных и полевых исследованиях были получены многочисленные указания в пользу влияния изменений магнитных полей на некоторых представителей этого класса.

1.2. Влияние магнитных полей на ракообразных

К настоящему времени усилия ученых, разрабатывающих проблему влияния магнитных полей на членистоногих, сосредоточились на исследовании трех классов явлений: 1) необычайно высокие или низкие магнитные поля влияют на физиологические процессы, включая развитие и размножение; 2) периодические изменения величины геомагнитного поля могут быть связаны с ритмами активности; 3) изменения величины и направления магнитного поля могут вызывать изменения ориентационного поведения. В отличие от насекомых Crustacea относительно мало изучены в отношении влияния на них магнитных полей.

Влияние увеличения магнитного поля на интенсивность метаболизма показано для целого ряда представителей ракообразных. Однако в этих экспериментах не было, как правило, хорошо поставленного контроля, поэтому механизм подобного воздействия остался неясным; не исключена возможность стрессовых реакций животных на большие поля.

Васильев с соавторами (1974) обнаружили, что рост дафний *Daphnia magna* в магнитном поле 136 мТл ускоряется, а плодовитость падает. Скорость дыхания жаброногих рачков *Artemia salina* увеличивается, если они развиваются из личинок в магнитном поле 20 или 180 мТл (200 или 1800 Э) (Taneyeva, 1978). Увеличение было максимальным для личинок в возрасте около 24 ч и наиболее выражено для тех из них, которые находились вблизи южного полюса магнита. Если рачков выращивали в постоянном магнитном поле 105 мТл (1050 Э), продолжительность их жизни увеличивалась на 21%, и они обладали большей устойчивостью к бактериальным инфекциям (Taneyeva, Dolgopol'skaya, 1974). Возможно, столь большое по сравнению с геомагнитным поле просто угнетающе действовало на бактериальный рост, однако прямо это не проверялось.

Танеева (1978) выдвинула гипотезу, согласно которой ускорение роста в таких сильных магнитных полях обусловлено облегчением всасывания воды. Для проверки гипотезы она изучала влияние магнитных полей на усоногих раков (*Balanus eburneus*), помещенных в воду различной солености. Поле 105 мТл значительно увеличивало поглощение воды при высокой солености среды (55%) и повышало потерю воды в слабосоленой среде (5%) по сравнению с контролем в морской воде.

Ли и Вейс (Lee, Weis, 1980), исследуя влияние магнитных полей на регенерацию конечностей у манящих крабов (*Uca pugilator* и *U. pugnax*), особо подчеркивали важность градиента магнитного поля. У крабов, находившихся у южного полюса магнита (10 мТл), регенерация утраченных конечностей и линька происходили быстрее, чем в контроле, в то время как особи, помещенные у противоположного полюса магнита, отставали в развитии от контрольных. По мнению авторов исследования подобные различия в темпах ростовых процессов могут быть результатом изменения скорости поглощения ионов натрия клетками.

У многих видов Crustacea наблюдаются сезонные особенности поведения, которые, как показано в экспериментах, могут быть связаны с разнообразными внешними факторами (Palmer, 1974; Enright, 1978). Весьма вероятно, что и колебания магнитного поля Земли служат этим животным своеобразными временны́ми ориентирами. Дискуссия о природе биологических часов (Brown et al., 1970) вызвала поток экспериментальных исследований, касающихся реакции ракообразных на внешние стимулы, хотя к этому времени уже были получены определенные данные о влиянии магнитных полей на некоторые виды. Известно, например, что манящие крабы демонстрируют суточную периодичность интенсивности метаболизма и изменений окраски, связанную с приливно-отливными циклами (Barnwell, 1966). Хотя фаза циркадианного ритма может быть изменена при искусственном световом и температурном режиме, показано, что у крабов при отсутствии каких-либо световых, температурных и приливно-отливных ориентиров естественный ритм сохраняется в течение 4–5 дней (Webb, Brown, 1965). Изменения в интенсивности метаболизма, очевидно, связаны с изме-

нениями геомагнитного поля (Brown et al., 1970); однако прямое изучение влияния магнитного поля на манящих крабов до сих пор не проводилось.

Поведенческие реакции на воздействие магнитных полей исследованы лишь у некоторых ракообразных. В настоящее время в этом направлении ведутся работы на лангустах (*Palinurus argus*) (Kenneth Lohmann, личное сообщение). У карибских лангустов известны массовые осенние миграции из мелководья в открытое море (Herrnkind, 1969). Собираясь в стаи, особенно после штормов, группы животных придерживаются строго определенного направления движения (Herrnkind, Kanciruk, 1978). Для ориентации лангусты, по всей видимости, используют несколько факторов, в том числе движение волн и морские течения. В экспериментах Уолтона и Херрнкинда (Walton, Herrnkind, 1977) магнитное поле вокруг головы ослепленных лангустов искусственно изменяли путем прикрепления магнитов к ходильным ногам. По предварительным результатам ориентация таких животных не отличалась от контрольной. В данном случае экспериментальные особи определяли свое местоположение по преобладающему направлению движения волн.

Насколько нам известно, в литературе нет данных об ориентации креветок, речных раков и крабов в магнитном поле. В известных экспериментах с речными раками (Ozeki, Osada, 1977) песчинки в сенсорных капсулах наружного скелета, служащие ракам статолитами, искусственно заменяли на частички железа. В норме нервные окончания рецепторов реагируют на давление песчинок, опускающихся под действием силы тяжести. В эксперименте кусочки железа, притянутые магнитом кверху, вынуждают животных переворачиваться вверх ногами. Очевидно, приведенный опыт вряд ли может служить примером магнитной ориентации.

Единственный описанный случай определения ракообразными своего местонахождения с помощью магнитного поля – это ориентированные по отношению к береговой линии движения бокоплавов (Amphipoda). Организмы, населяющие прибрежные воды, способны отыскивать дорогу к местам обитания; при этом они полагаются на такие факторы, как визуальные особенности ландшафта, наклон дна, направление на Солнце и Луну, гидростатическое давление (Enright, 1978). Кроме того, оказалось, что тип используемого ориентира зависит от ряда условий: количества воды в организме, относительной влажности, интенсивности и анизотропии света (для информации о направлении), а также от способа передвижения животного (ползком или прыжками) (M. C. Arendse, личное сообщение). Бокоплав *Talitrus saltator* в полной темноте ориентируется по магнитному полю Земли, прыгая в направлении, параллельном береговой линии в месте его обитания (Arendse, 1978). Если локальное геомагнитное поле экранировали с помощью катушек Гельмгольца, бокоплавы ориентировались случайным образом. В искусственно созданном магнитном поле животные ориентировались на него (Arendse, Kruyswijk, 1981). Бокоплавы вида *Orchestia cavimana*, ведущие ночной

образ жизни и обитающие в пресных водоемах или эстуариях, при подходящем уровне влажности в отсутствие световых и гравитационных ориентиров демонстрируют один и тот же тип ориентации прыжками по направлению естественного или искусственного магнитного поля (Arendse, Barendregt, 1981).

2. Экспериментальные исследования

2.1. Логика эксперимента: сопоставление мигрирующих и оседлых ракообразных

Для этой работы были выбраны креветки *Penaeus aztecus* и морские желуди рода *Balanus*. Планктонные личиночные и послеличиночные формы обоих видов – обитатели бухт и эстуариев. Личинки морских желудей со временем закрепляются на субстрате и по мере роста характеризуются специфической четко фиксированной ориентацией в пространстве; креветки, напротив, способны проплывать огромные расстояния, на ночь зарываясь в грунт, каждый раз на новом месте. Как у обитающих в литоральной зоне усоногих раков, так и у креветок наблюдаются циркадианные и приливно-отливные ритмы активности (Palmer, 1974). Мигрирующие креветки рода *Penaeus* и сидячие усоногие раки сравниваются ниже друг с другом, а также с креветками рода *Palaemonetes* из тех же мест обитания.

2.1.1. Передвижения и циклы креветок

Ряд видов креветок рода *Penaeus* (Crustacea, Penaidea) на определенных стадиях своего жизненного цикла мигрируют на огромные расстояния в Мексиканском заливе и Атлантическом океане. Взрослые креветки откладывают большое количество яиц в открытом море, на некотором удалении от берега, где и развиваются личинки. Формы в послеличиночной стадии перемещаются в прибрежные эстуарии, где молодые рачки пребывают несколько месяцев, питаются и растут. Ювенильные и неполовозрелые особи в течение лета и осени покидают эстуарии и уплывают в открытый океан. Креветки *Penaeus aztecus* в послеличиночной стадии (длина тела от 8 до 14 мм) зимой или весной плывут на мелководье, предпочитая мели глубоким бухтам (Fry, 1981), а достигнув длины около 80 мм, покидают эстуарии (Trent, 1966).

В экспериментах с повторным отловом меченых особей было показано, что отдельные креветки *P. aztecus, P. setiferus* и *P. duorarum* техасских популяций могут перемещаться на расстояния до 115 км (Klima, 1963), а атлантических популяций – до 575 км (North Carolina Department of Conservation and Development, 1967). Животные передвигаются в основном параллельно береговой линии на глубине, типичной для этих видов. Почти все креветки, выловленные близ побережья

штатов Южная и Северная Каролина, плыли на юг, тогда как животные из Мексиканского залива направлялись и на восток, и на запад.

Лабораторные эксперименты с *P. duorarum* показали, что движение креветок в эстуарии и обратно облегчается селективным использованием приливно-отливных течений (Hughes, 1972). Особи послеличиночной стадии плывут вверх по течению во время приливов и вниз по течению во время отливов, причем такая периодичность сохраняется несколько дней в лабораторных условиях в отсутствие каких-либо изменяющихся внешних ориентиров. Молодь, которую обычно вылавливают во время отливов, демонстрирует сходное поведение. Однако в условиях изоляции в лаборатории молодые раки в период, соответствующий времени дневной малой воды, не плывут вниз по течению.

Ночью креветки активно передвигаются, а днем зарываются в песок (Aldrich et al., 1968), причем из песка они выходят довольно синхронно. Эксперименты с розовыми креветками (Hughes, 1968) показали, что их одновременное появление из песка и начало кормления обусловлено световыми стимулами, причем более крупные особи (длина тела больше 40 мм) чувствительнее к внешним раздражителям. В лаборатории можно воспроизвести суточный цикл активности креветок, а в режиме постоянной темноты он сохраняется в течение по крайней мере 3 дней. Кроме того, наблюдается еще один ритм активности, напоминающий приливно-отливный (Hughes, 1968). Внешние ориентиры и внутренние механизмы, контролирующие эти ритмы у креветок, пока не выяснены.

Если выход из эстуариев, по-видимому, связан с приливно-отливными циклами и соленостью воды, то факторы, определяющие перемещение креветок вдоль берега, неизвестны. Подробно описаны передвижения меченых креветок рода *Penaeus* на большие расстояния, но механизмы, обеспечивающие их ориентацию и навигацию, не установлены. Ни наблюдения при взятии проб в море, ни результаты лабораторных экспериментов не позволяют пока выяснить механизмы хоминга особей во время весенних миграций. Однако, поскольку многие районы вдоль побережья Атлантики и Мексиканского залива богаты креветками, кажется сомнительным, что зарегистрированные перемещения представляют собой только однонаправленные рассеянные заплывы. Если же некоторые особи действительно возвращаются в места, где они родились, то такие перемещения нельзя объяснить в рамках известных данных о реакциях креветок на направления и скорость течения воды, соленость, температуру и количество донных осадков (Grady, 1971). Здесь необходим более дальнодействующий ориентир, например магнитное поле Земли.

2.1.2. Эксперименты с морскими обрастаниями

Одним из практических применений наших знаний о биомагнетизме ракообразных может быть создание технологии контроля прикрепления и роста некоторых сидячих форм.

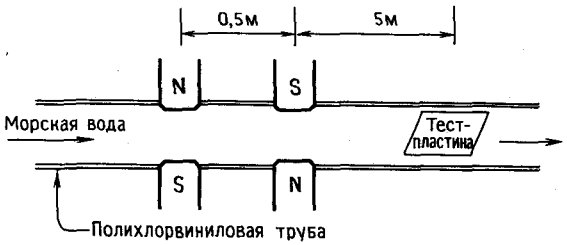


Рис. 17.1. Схема расположения двух магнитов (каждый 100 мТл), через которые протекает морская вода. Плотность обрастания определяют путем измерения общей массы морских желудей на панелях из полихлорвинила, расположенных ниже по течению относительно магнита.

Морские желуди *Balanus eburneus* и *B. amphitrite niveus* – типичные представители нижней и средней литоральных зон Мексиканского залива. Планктонные личинки этих видов прикрепляются и быстро заселяют открытые поверхности на литорали.

О'Брайен (O'Brien, 1985) в недавних экспериментальных исследованиях в Галвестонской бухте Мексиканского залива показал, что балянусы и другие морские организмы, ведущие прикрепленный образ жизни, образуют более плотные скопления, если вода была пропущена через магнитное поле 100 мТл. Рост организмов в полихлорвиниловой трубе с проточной морской водой, пропущенной через два противоположным образом ориентированных магнита (рис. 17.1), был таким же, как и в контрольном канале без магнитного поля. Масса обрастаний на полихлорвиниловых пластинах (табл. 17.1) была значительно больше в двух трубах с наложенным магнитным полем, чем в контрольных, даже если начальная посадочная плотность морских желудей (основной вид, образующий обрастания) была одинакова на всех четырех пластинах. Скорость тока морской воды в этих экспериментах составляла 80–120 л/мин (линейная скорость $\sim 0{,}3$–$0{,}4$ м/с). Для объяснения обнаруженной реакции животных на магнитное поле необходима дополни-

Таблица 17.1. Наблюдаемые плотности (D) морских обрастаний[1)]

Номер опыта	42-й день D, кг/м^2	117-й день D, кг/м^2
№ 1 (в присутствии магнитного поля)	1,06	5,87
№ 2 (в присутствии магнитного поля)	1,18	4,54
№ 3 (контроль)	0,63	3,93
№ 4 (контроль)	0,83	3,85

[1)] Через 42 и 117 дней роста в двух полихлорвиниловых трубах с проточной морской водой, пропущенной через два магнита (100 мТл), и двух идентичных контрольных трубах без приложенного магнитного поля.

тельная информация о магнитных свойствах самих организмов. В будущих экспериментах имеет смысл определить условия и параметры, при которых рост обрастаний будет максимальным (например, для нужд искусственного разведения), либо выяснить, существует ли такая комбинация величины магнитного поля и скорости тока жидкости, при которой рост организмов замедляется (например, для контроля морских биообрастаний, Becka et al., 1981).

2.2. Общие экспериментальные подходы и методы

Все описанные ниже работы были сделаны в Техасской лаборатории палеомагнетизма в Галвестоне осенью 1980 и летом 1981 гг. Животных содержали в природной или искусственной морской воде в стеклянных или пластиковых контейнерах. Вскрытия или операции на животных проводили только с помощью пластиковых скальпелей или кусочков стекла. Избыток воды промокали кусочками ткани. Перед помещением в магнитометр особей взвешивали и обмеряли.

Как показали контрольные измерения, использование пластиковых или бумажных держателей увеличивает уровень магнитных шумов выше допустимого. Поэтому в качестве держателя использовали майларовую трубку, внутри которой на короткой рифленой пробке из пенопласта помещали измеряемый образец. Перед началом работы с креветками для одной-двух проб измеряли магнитное поле пробирки и пробки без образца, а затем эту величину вычитали из показаний для проб с животными. Пробирки, пробки и другие материалы хранили отдельно от оборудования, используемого обычно для исследования палеомагнетизма горных пород. Перед измерениями лабораторную посуду и подручные материалы тщательно промывали и подвергали размагничиванию, если уровень остаточной намагниченности превышал фон.

Для магнитных измерений использовали сверхпроводящий магнитометр (Goree, Fuller, 1976), чувствительный к очень слабым магнитным полям (порядка 10^{-11} А·м^2 или 10^{-8} ед. СГСМ). Образцы содержали при комнатной температуре в вертикальном открытом сосуде диаметром 3,8 см. Каждый раз животных ориентировали так, чтобы ось билатеральной симметрии тела была параллельна оси x измерителя. Показания магнитометра (среднее из 10–20 измерений) снимали для каждой из трех осей. Если два каких-либо средних показания различались более чем на 20%, их отбрасывали и измерения повторяли. Запись данных, вычисление амплитуды и направления вектора магнитного момента вели на компьютере Textronix 4051. Окончательное препарирование образцов и магнитные измерения проводили в экранированной комнате (гл. 8), где среднее магнитное поле составляло ~ 100 нТл (100γ).

Для каждого выловленного экземпляра в первую очередь определяли

естественную остаточную намагниченность (NRM) (McElhinny, 1973). Для определения величины остаточной намагниченности при изотермическом насыщении (SIRM) образец намагничивали, используя калиброванный электромагнит с полем, изменяющимся до 800 мТл. Образец на 20–30 с помещали на деревянный держатель в центре зазора между полюсами электромагнита. При исследовании размагничивания мы использовали одноосевой генератор переменного магнитного поля Шёнстедта, повторяя размагничивание для каждой из трех ортогональных осей образца. Как правило, размагничивание переменным полем представляет собой процесс, включающий серию импульсов с увеличивающейся амплитудой и возрастающей скоростью затухания, вплоть до максимальной величины поля 600 Э и скорости затухания 25 мЭ/полупериод.

Основная проблема, возникающая при изучении остаточной намагниченности биологических объектов,–это загрязнение. Помимо потенциальной возможности загрязнения во время сбора, хранения и препарирования образцов необходимо исключить вероятность загрязнения корма. Например, корм для креветок, изготовленный в Национальной лаборатории морского рыболовства (NOAA, Galveston), имел высокую остаточную намагниченность ($NRM = 10^{-7}$ А·м^2/см^3, $SIRM = 10^{-6}$ А·м^2/см^3). Вероятно, это связано с тем, что на последних стадиях приготовления корм пропускают через металлическую мельницу. На уровень намагниченности пойманных экземпляров могут влиять также природные источники корма. Об этом свидетельствует следующее наблюдение: две креветки рода *Palaemonetes* из отловленных для измерений образцов были помещены в отдельный пластиковый контейнер; в течение ночи в качестве корма они получали мертвых рачков вида *P. aztecus*; в результате из 22 обследованных креветок лишь у этих двух уровень SIRM был выше фонового. Возможность загрязнения уменьшается, если использовать только что полинявших животных, так как перед линькой ракообразные полностью избавляются от содержимого кишечника.

2.3. Результаты измерений

2.3.1. Креветки

Неполовозрелых и молодых креветок *Penaeus aztecus* вылавливали тралом в Галвестонской бухте и до измерения содержали в контейнерах в течение 1–28 ч. Если сначала мы использовали животных из общих контейнеров, то потом большинство креветок рода *Penaeus* и всех креветок рода *Palaemonetes* отлавливали специально для данного исследования и содержали в аэрируемом пластиковом контейнере. Некоторые особи вывелись из личинок в аквариуме Национальной лаборатории морского рыболовства в Галвестоне. Значения намагниченности (как

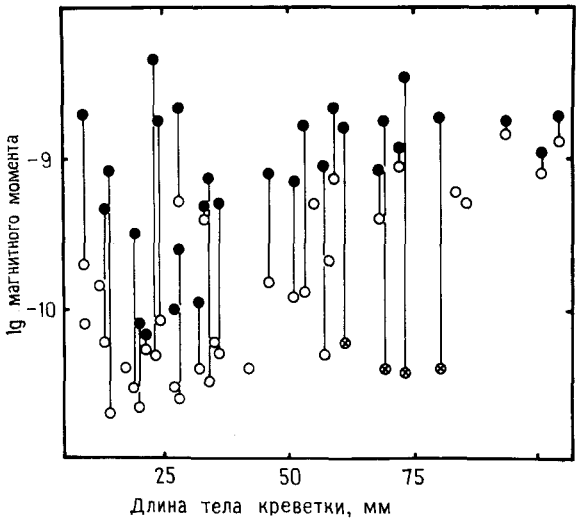


Рис. 17.2. Уровень намагниченности 45 образцов головогрудного отдела креветки *P. aztecus*. Светлые кружки соответствуют NRM только что убитых экземпляров (за исключением кружков, помеченных крестом (×) для NRM креветок, убитых более чем за 1 ч до измерения). Темные кружки соответствуют величине IRM препаратов, перед измерением намагниченных в поле 200 мТл. Вертикальные линии соединяют точки, соответствующие значениям NRM и IRM для одного и того же препарата.

NRM, так и SIRM) были близкими у организмов из разных источников, поэтому ниже мы приводим комбинированные данные.

Для 50 креветок рода *Penaeus* (45 из них были убиты непосредственно перед измерениями) средний уровень NRM головогруди (т.е. хвост отрывали) был равен $2 \cdot 10^{-10}$ А·м^2/см^3 (диапазон $0{,}08 \cdot 10^{-10}$ – $9{,}5 \times \times 10^{-10}$ А·м^2/см^3). Уровень SIRM находился в диапазоне от $0{,}018 \cdot 10^{-9}$ до $3{,}6 \cdot 10^{-9}$ А·м^2/см^3. Как видно из рис. 17.2, прямой зависимости между уровнем IRM или SIRM и длиной тела креветок нет. Однако для убитых непосредственно перед измерением животных с длиной тела более 80 мм значения NRM ближе к SIRM, чем для более мелких особей. Для 14 из 50 образцов значения NRM были равны или ниже уровня шума ($3 \cdot 10^{-11}$ А·м^2/см^3), но после намагничивания все они, кроме двух, имели величину SIRM больше, чем $1 \cdot 10^{-10}$ А·м^2. Только что убитые креветки *Penaeus* отличались по уровню NRM от животных, убитых за несколько часов до измерения. NRM для 67% образцов головогруди убитых непосредственно перед измерением креветок *Penaeus* была выше уровня шумов; через час их доля упала до 21–56%, а через четыре часа после смерти лишь 39% препаратов имели статистически значимую величину NRM.

Магнитный материал концентрируется в основном в головогруди, но

	Голова	Грудь	Брюшко
Намагниченность, $\times 10^{-11}$ А·м^2/см^3	180	90	6
Общая остаточная намагниченность, %	40	21	39

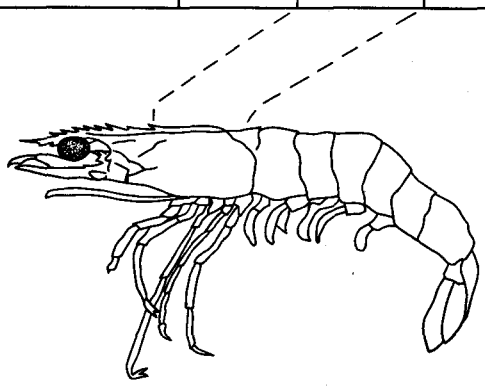


Рис. 17.3. Среднее распределение остаточной намагниченности для каждого из трех отделов тела креветки *P. aztecus*.

не локализуется в какой-то одной специфической структуре. Для 17 из 22 особей значение SIRM головогруди составляло более половины намагниченности всего тела. Несмотря на больший объем брюшного отдела, его намагниченность составляет в среднем только 39%. Небольшой головной сегмент (кпереди от шейной борозды) имеет намагниченность, в среднем в 30 раз превышающую намагниченность всего брюшка (рис. 17.3). Диффузный характер распределения магнитного материала, к сожалению, не позволяет провести спектральный анализ экстракта тканей для выяснения химической природы источника остаточной намагниченности.

Ориентация вектора NRM варьирует от одного препарата головогруди к другому, однако в полученных данных все же проявляется некоторая тенденция к закономерности. На рис. 17.4, *А* (для NRM) и рис. 17.4, *Б* (для намагниченных образцов) изображены равные площади проекций магнитного склонения (от 0 до 360° по часовой стрелке; голова ориентирована в направлении 0°) и магнитного наклонения (90° в центре, 0° на периферии). Приведены результаты измерения только образцов, правильно ориентированных в держателе магнитометра. Как видно из рисунка, наблюдается слабая тенденция ориентации проекции вектора

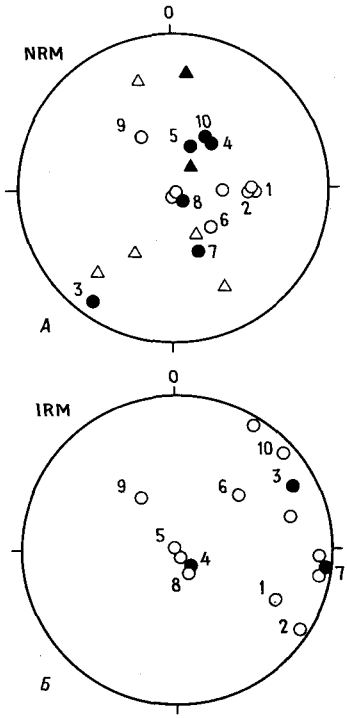


Рис. 17.4. Ориентация вектора намагниченности у креветок (кружки) и морских желудей (треугольники). Проекции равной площади магнитного склонения (от 0 до 360° по часовой стрелке, направление головы соответствует 0°) и наклонения (90°–центр, 0°–периферия, отрицательным углам соответствуют темные значки) приведены для NRM (*А*; креветки и усоногие раки) и IRM (*Б*; креветки). Точки, соответствующие особям, для которых измеряли как NRM, так и IRM, для сравнения на обеих диаграммах пронумерованы.

NMR на плоскость *x*–*y* преимущественно вправо (в 11 из 14 случаев). Вектор намагниченности направлен в основном вертикально (для всех образцов, кроме одного, наклонение больше 50°), а его *z*-составляющая чаще всего положительна (рис. 17.4, *А*, светлые значки, в 9 из 14 случаев). Часть образцов намагничивали в поле от 200 до 600 мТл, причем тело креветки ориентировали так, чтобы северный полюс соответствовал правой стороне животного (90° на рис. 17.4, *Б*). Почти все значения склонения вектора SIRM (12 из 13) сгруппировались между 35 и 135°; однако углы магнитного наклонения сильно варьировали. Десять образцов, для которых удалось достоверно определить ориентацию обоих векторов (и NMR, и SIRM), пронумерованы на рис. 17.4, *А*, *Б* индивидуально. Отметим, что направление вектора намагниченности животных, убитых непосредственно перед измерением, не всегда следовало за направлением приложенного поля; например, точка 9 не изменила своего положения на диаграмме после намагничивания. Для экземпляров, убитых за час или более до опыта (например, точки 3, 4 и 7 на рис. 17.4, *А* и *Б*), направление вектора SIRM было ближе к направлению внешнего поля, чем для только что убитых животных.

На рис. 17.5 показаны кривые намагничивания, полученные в резуль-

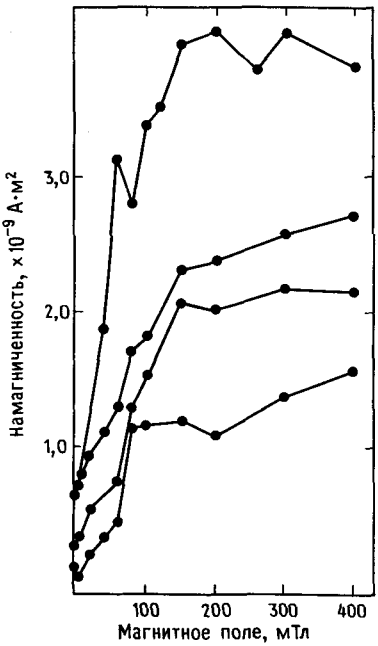


Рис. 17.5. Кривые намагничивания креветок *P. aztecus*.

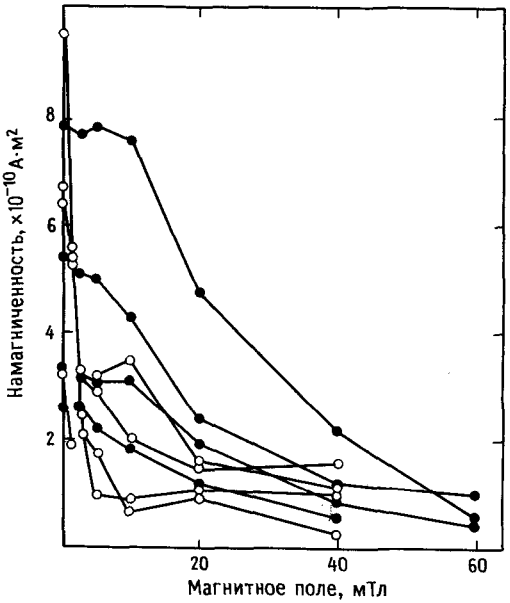


Рис. 17.6. Постепенное размагничивание креветок по трем осям. Светлые кружки соответствуют данным для исходно ненамагниченных экземпляров (NRM), темные кружки – для образцов, намагниченных с помощью электромагнита (200 мТл). По оси абсцисс – максимальная величина переменного поля для каждого шага размагничивания.

тате обработки креветок скачкообразно возрастающим полем в калиброванном электромагните. Большинство образцов достигали значения SIRM в полях 150–200 мТл, при дальнейшем увеличении поля намагниченность возрастала лишь незначительно. В поле 100 мТл все образцы намагничивались по крайней мере до половины уровня насыщения.

Для размагничивания креветок необходимы сравнительно небольшие поля. У четырех образцов, имевших уровень NRM значительно выше фонового, постепенное размагничивание переменным полем 20 мТл заметно уменьшало значения NRM, а в поле 40 мТл естественная намагниченность почти полностью исчезала (рис. 17.6, светлые кружки, и рис. 17.9, *А*, темные кружки). Вместе с тем креветкам, намагниченным в лабораторных условиях, для полного размагничивания требовалась значительно большая величина поля. Намагниченность не пропадала до тех пор, пока значение переменного поля не превышало 60 мТл (рис. 17.6, темные кружки, и рис. 17.9, *А*, темные кружки).

2.3.2. Усоногие раки

Экспериментальные образцы усоногих раков (*B. eburneus* и *B. amphitrite niveus*) выращивали на стеклянных предметных стеклах или полосках пластмассы, закрепленных в открытой пластиковой раме и погруженных на глубину 1 м на внешней стороне мола в Галвестонской бухте. Прикрепленных раков доставляли в лабораторию в морской воде и отрывали от стеклянной или пластиковой подложки с помощью немагнитных инструментов. Никакой существенной разницы в магнитных свойствах между данными двумя видами усоногих раков обнаружено не было, поэтому ниже приведены комбинированные результаты измерений.

Естественную остаточную намагниченность NMR измеряли у 12 интактных живых экземпляров усоногих раков. Для 7 из них значения NRM были выше фонового. Измеренная величина NRM варьировала от $5{,}15 \cdot 10^{-11}$ до $18 \cdot 10^{-11}$ А·м^2/особь (рис. 17.7, светлые кружки), а среднее значение составило $11{,}7 \cdot 10^{-11}$ А·м^2/особь. Одного из раков не удалось отделить от подложки, поэтому измерения проводили вместе с кусочком стекла, размер которого соответствовал основанию раковины (диаметром ~ 1 см). Величина NRM другого осколка того же покровного стекла была пренебрежимо мала. Наклонение и склонение вектора магнитного момента NRM для пяти экземпляров раков показаны на рис. 17.4, *А* (светлыми треугольниками отмечены значения положительного магнитного склонения, темными треугольниками – отрицательного). В целом направление вектора магнитного момента приблизительно совпадает с направлением оси билатеральной симметрии.

На рис. 17.8 изображены графики зависимости IRM от величины приложенного магнитного поля. Отметим, что IRM достигает насыщения при значении внешнего магнитного поля > 200 мТ. Помимо этих трех экземпляров величина SIRM была определена еще для четырех

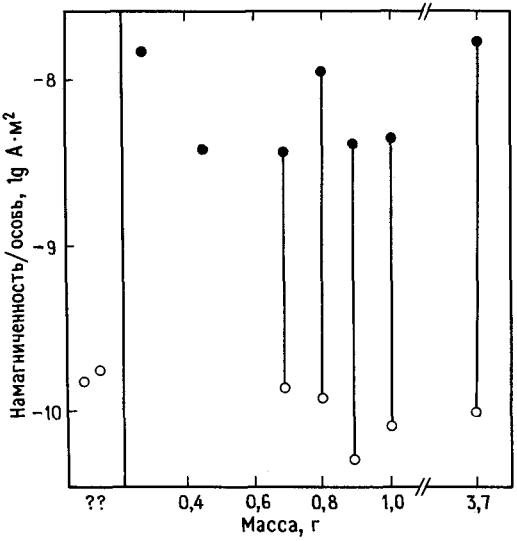


Рис. 17.7. NRM (светлые кружки) и IRM (темные кружки; после намагничивания в поле 500 мТл) для морских желудей. Вертикальные линии соединяют данные измерений NRM и IRM для одних и тех же экземпляров.

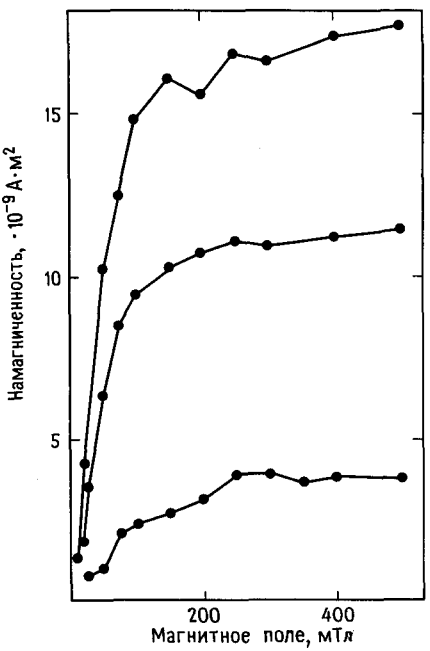


Рис. 17.8. Кривые намагничивания усоногих раков.

живых раков. При этом использовали поле 500 мТл. Уровень SIRM для семи животных (рис. 17.7, темные кружки) варьировал от $3{,}75 \cdot 10^{-9}$ до $17{,}7 \cdot 10^{-9}$ А·м^2/особь; среднее значение составило $8{,}58 \cdot 10^{-9}$ А·м^2/особь, а в пересчете на массу тела $7{,}7 \cdot 10^{-9}$ А·м^2/г. Даже для тех раков (два животных из семи), у которых NRM была сравнима с фоновой, величина SIRM достигала значительных величин – $3{,}81 \cdot 10^{-9}$ и $14{,}8 \cdot 10^{-9}$ А·м^2/особь.

Результаты исследования постепенного размагничивания переменным полем одной особи показаны на рис. 17.9, *Б* (темные кружки). Перед размагничиванием интактный рак был намагничен до насыщения при максимальном внешнем поле 500 мТл (верхняя кривая на рис. 17.8). Как видно из кривой размагничивания (рис. 17.9, *Б*), величина *IRM* уменьшается до 57% исходного уровня SIRM при использовании поля 20 мТл и составляет около 25% в поле 50 мТл.

Была измерена также естественная остаточная намагниченность мягких внутренних тканей двух усоногих раков, убитых непосредственно перед экспериментом, которая оказалась равной $2{,}5 \cdot 10^{-11}$ и $5{,}1 \cdot 10^{-11}$ А·м^2/особь. Мягкие ткани и раковину второго животного намагничивали в поле 300 мТл. Измеренные значения IRM ткани и раковины составили $2{,}79 \cdot 10^{-9}$ и $17{,}3 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 соответственно. Так как масса ткани была 0,035 г, а масса раковины 0,46 г, приведенные значения намагниченности этого образца составили $7{,}9 \cdot 10^{-8}$ и $3{,}76 \cdot 10^{-8}$ А·м^2/г соответственно. Хотя из этих единичных данных нельзя сделать никаких выводов, проведенные измерения, по-видимому, все же указывают на то,

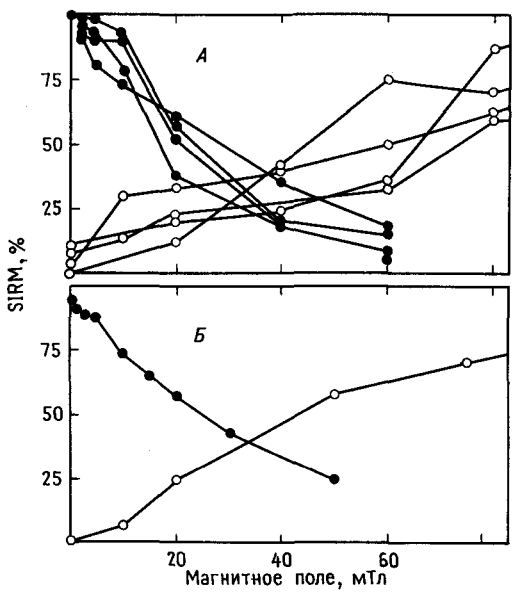


Рис. 17.9. Сравнение нормированных кривых ступенчатого индуцированного намагничивания (светлые кружки) и размагничивания в переменном поле (темные кружки) для креветок *P. aztecus* (*А*) и морских желудей (*Б*).

что о четкой локализации магнитного материала в тканях говорить не приходится. В то время как общее содержание магнетита в раковине в 6 раз больше, чем во внутренних тканях, намагниченность ткани вдвое выше, чем раковины.

2.3.3. Другие измерения

Небольшие креветки *Palaemonetes pugio* (Crustacea, Caridea) обитают в эстуариях или соленых маршах и не мигрируют на большие расстояния. Они питаются главным образом эпифитами морских растений и разлагающимися остатками животных и растений. Эти рачки могут жить в воде с очень широким диапазоном солености (Morgan, 1980). Образцы для измерений отлавливали в тех же местах и одновременно с ювенильными особями *Penaeus aztecus*. Свойства 15 хорошо промытых интактных экземпляров креветок (с длиной тела от 21 до 31 мм), убитых непосредственно перед лабораторным исследованием, определяли с помощью магнитометра. Значения и естественной, и приобретенной намагниченности креветок ненамного превышали фоновые (NRM – от $0{,}4 \cdot 10^{-11}$ до $2{,}0 \cdot 10^{-11}$ А·м^2; SIRM от $1{,}1 \cdot 10^{-11}$ до $6{,}0 \cdot 10^{-11}$ А·м^2).

Уровень индуцированной намагниченности был проверен также в двух пробах морской воды. Первая проба – около 1 см^3 искусственной морской воды – была заморожена в магнитном поле 100 мТл. Измеренная намагниченность составила $1{,}5 \cdot 10^{-10}$ А·м^2. NRM второй пробы, взятой из Галвестонской бухты, была равна $3{,}1 \cdot 10^{-11}$ А·м^2. После намагничивания при 400 мТл IRM составила $\sim 4{,}0 \cdot 10^{-11}$ А·м^2. Таким образом, для обеих проб намагниченной замороженной морской воды индуцированные остаточные намагниченности лишь слегка превышали уровень фона, но были меньше, чем NRM большинства измеренных усоногих раков и креветок.

3. Обсуждение

3.1. Остаточный магнетизм креветок и усоногих раков

Креветки *Penaeus aztecus* и морские желуди *Balanus eburneus* и *B. amphitrite niveus* обладают значительным уровнем индуцированной намагниченности. У многих экземпляров только что убитых креветок и усоногих раков также была обнаружена NMR. Уровень намагниченности не может быть приписан воде, в которой эти животные жили. Из результатов измерения отмытых и препарированных особей следует, что вклад пищевого или иного постороннего магнитного загрязнения также пренебрежимо мал. К тому же для креветок *Palaemonetes pugio* из тех же мест обитания уровень намагниченности был незначительным. Исходя

из этого, мы пришли к выводу, что креветки рода *Penaeus* и усоногие раки рода *Balanus* обладают собственным магнитным материалом.

У креветок магнитный материал сконцентрирован в основном в головогруди, но он не локализован в какой-то специфической структуре. Так, хотя намагниченность была наивысшей для головного отдела, диффузный магнитный материал регистрировали также в мышечной ткани грудного отдела. Направление магнитного момента головогруди варьирует от препарата к препарату, но полученные данные указывают на преимущественную вертикальную ориентацию. Для усоногих раков вектор намагниченности лежит преимущественно в плоскости билатеральной симметрии и, как правило, компланарен плоскости основания. Магнитный материал был найден как в раковине, так и в мягких тканях, но детали его распределения остались невыясненными.

Измеренные магнитные свойства ракообразных указывают на то, что источником поля является магнетит, хотя окончательная его природа не установлена. Для обеих групп кривая намагничивания начинает выравниваться при величине приложенного поля 200 мТл, а IRM насыщается при 300 мТл. При размагничивании переменным полем с максимальным значением 20 мТл величина NRM уменьшается до одной четвертой исходной, в то время как для намагниченных креветок она падает до половины. Намагниченные креветки и усоногие раки, как правило, полностью размагничиваются в переменном поле 60 мТл. Все эти данные характеризуют магнитный материал ракообразных как мягкий ферромагнетик и хорошо согласуются с результатами, полученными для магнетита (Mc Elhinny, 1973), но не гематита или других соединений железа.

Доменная структура магнитного материала креветок и усоногих раков еще не выяснена, но уже можно сказать, что магнитные единицы представляют собой не просто изолированные одиночные домены. Кривые постепенного намагничивания и последующего размагничивания переменным полем пересекаются при значении поля ~ 35 мТл для креветок (рис. 17.9, *А*) и 33 мТл для усоногих раков (рис. 17.9, *Б*). Отношение остаточной намагниченности в этой точке к намагниченности насыщения составляет около 0,30 для креветок и около 0,38 для усоногих раков. Абсцисса указанной точки пересечения соответствует коэрцитивной силе, а степень симметрии между двумя кривыми связана с силой взаимодействия между магнитными доменами (Cisowski, 1981). Коэрцитивная сила, таким образом, составляет около 35 мТл для креветок и 33 мТл для усоногих раков, но для того, чтобы уменьшить намагниченность вдвое, необходимо переменное поле величиной 20 мТл для креветок и 33 мТл для усоногих раков. Отношение намагниченности для напряженности поля, равной коэрцитивной силе, к намагниченности насыщения (около 0,3 для креветок и 0,38 для усоногих раков) значительно меньше 0,5 – значения, ожидаемого для невзаимодействующих однодоменных частиц магнетита. В то же время эти значения близки к величине 0,27, полученной для зубцов хитонов (сильно взаимодействую-

щие однодоменные частицы), и к определенному для мелкозернистых однодоменных синтетических магнетитов значению 0,3 (Cisowski, 1981). Низкое сопротивление размагничиванию у креветок указывает на взаимодействие полей отдельных частиц магнитного материала. Вместе с тем материал из многодоменных частиц намагничивался бы сравнительно легче, а кривая намагничивания в полях < 50 мТл была бы круче, чем кривые, полученные в эксперименте на креветках (рис. 17.5). Относительная намагниченность в поле, эквивалентном коэрцитивной силе, больше для усоногих раков, чем для креветок, что, вероятно, свидетельствует о несколько более слабом междоменном взаимодействии в магнитном материале раков по сравнению с креветками.

3.2. Связь с результатами изучения других членистоногих

Измеренный уровень индуцированной намагниченности ракообразных имеет тот же порядок величины (т. е. 10^{-9} А·м^2 = 10^{-6} ед. СГСМ), что и IRM медоносных пчел (Gould et al., 1978) и бабочек-данаид (Jones, MacFadden, 1982). Для всех намагниченных экземпляров отношение величины IRM к шуму было больше 12, а в большинстве случаев больше 50. Как и для медоносных пчел, уровень NRM для креветок был незначительным для давно убитых животных, но довольно большим для только что убитых. В случае креветок и пчел ориентация вектора намагниченности давно убитых особей довольно хорошо совпадала с направлением приложенного поля, в то время как для убитых непосредственно перед измерением животных этого совпадения не наблюдалось.

У креветок и данаид большая часть магнитного материала локализована в головном и грудном отделах, а у медоносных пчел он концентрируется в передней части брюшка. У креветок характер распределения магнитного материала, по-видимому, более диффузный и не связан с какой-то определенной структурой. У единственного измеренного экземпляра усоногого рака общая остаточная намагниченность определялась намагниченностью и раковины, и мягких тканей.

У представителей ракообразных помимо креветок и усоногих раков магнитный материал найден у лангуста *Palinurus argus* (Decapoda, Palinuridae). NRM имеет порядок от 10^{-10} до 10^{-8} А·м^2 (10^{-7}–10^{-5} ед. СГСМ); наибольшая концентрация магнитного материала приходится на заднюю часть головогруди (Lohmann, 1984). Таким образом, в отличие от медоносных пчел у всех представителей ракообразных, для которых описаны биомагнитные явления, магнитный материал не локализуется в каком-то специфическом органе, однако его концентрация в головогруди значительно выше, чем в других частях тела.

3.3. Выводы и планы дальнейших исследований

В данной работе доказано наличие магнитного материала у некоторых морских представителей класса Crustacea (*Penaeus aztecus, Balanus amphitrite niveus, Balanus eburneus*) и его отсутствие у других видов (*Palaemonetes pugio*) из тех же мест обитания. Эти результаты, а также недавние работы на лангустах (Lohmann, 1984) свидетельствуют о единой природе остаточного магнетизма у ракообразных, медоносных пчел (Gould et al., 1978) и бабочек (Jones, MacFadden, 1982).

Как следует из характера намагничивания, источником ферромагнетизма ракообразных, по-видимому, является магнетит. Однако для подтверждения этого, а также для выяснения структуры доменов магнитного материала этих животных необходимы прямые химические тесты. Из-за диффузного характера распределения этого материала у креветок и усоногих раков начинать, по-видимому, следует с его выделения и очистки.

Магнитный материал ракообразных, вероятно, может вносить существенный вклад в остаточный магнетизм морских отложений. Остаточная намагниченность детрита $\simeq 0{,}1$ нТл (10^{-6} Гс) может объясняться магнетитом, синтезируемым хитонами (Lowenstam, 1974; Kirschvink, Lowenstam, 1979). Хотя величина магнитного поля, генерируемого ракообразными, несколько меньше, чем создаваемая зубцами хитонов, креветки и усоногие раки все же могут вносить ощутимый вклад в магнетизм морских отложений. Креветки рода *Penaeus* – типичные обитатели мелководья. Их улов, оцениваемый за 1968 г. (Diener, 1975), составил более 5000 кг/км^2 для глубин менее 100 м вдоль побережья штата Техас. Если эту величину пересчитать на число особей со средней массой, равной измеренной в данном исследовании, то годовой улов можно оценить в одну магнитную креветку на два квадратных метра побережья. Усоногие раки, которыми изобилуют мангровые заросли и скалистые литорали, также обладают значительным магнитным моментом и могут вносить свой вклад в намагниченность береговых осадков. Биогенный материал – один из важных источников магнетита океанических отложений (Lowenstam, 1974; Henshaw, Merrill, 1980), однако количество немодифицированного магнетита определяется мощностью и химическим составом осадочных пород.

Наличие ферромагнитного материала у ракообразных может иметь значение по крайней мере для трех особенностей жизненного цикла этих животных: 1) прикрепления и скорости роста сидячих форм; 2) направления миграций или ориентации немигрирующих форм; 3) биологических ритмов. Однако ни одну из указанных особенностей креветок и усоногих раков, как показано ниже, не исследовали с точки зрения роли эндогенного магнитного материала. Кроме того, в отличие от хитонов у ракообразных не изучали селективных преимуществ таких характеристик магнетита, как удельный вес, прочность или электрические свойства (Kirschvink, 1982).

Лабораторные исследования (Taneyeva, 1978, Lee, Weis, 1980) и предварительные полевые эксперименты (O'Brien, 1985) показывают, что скорость роста некоторых ракообразных увеличивается при наложении искусственного магнитного поля. Механизм этого явления до сих пор неизвестен. Возможно, ускорение роста связано с возрастанием ионных градиентов. Например, вторичные эффекты солнечных вспышек повлияли на продуктивность плодовых мушек (*Drosophila melanogaster*), выращенных в искусственном магнитном поле, величина которого достаточна для изменения ионизации воздуха (35–100 мТл) (Levengood, Shinkle, 1962). Показано, что само по себе наличие магнетита не влияет на скорость роста. Тем не менее можно предположить, что малые электрические токи, генерируемые в содержащих магнетит биологических тканях, благоприятно влияют на рост и метаболизм, действуя, по-видимому, на трансмембранный перенос ионов или изменяя ионную специфичность в области расположения рецепторов. Со всей очевидностью этот эффект мог бы проявиться на быстро развивающихся яйцах или личинках.

С помощью мечения и наблюдения в полевых условиях удалось доказать миграции креветок рода *Penaeus*. Однако контрольных лабораторных исследований по ориентационной реакции креветок на магнитные поля не проводили. Подобные работы могли бы оказаться весьма полезными для понимания механизма передвижения креветок. Остается неясным, как может диффузно распределенный в теле креветки магнетит служить сенсорным аппаратом в ориентационном поведении.

Многим морским ракообразным суточные биоритмы дают, по-видимому, селективные преимущества. Если взять сидячих животных, то это касается периодичности изменений защитной окраски (манящие крабы, Palmer, 1974) или такого режима оптимального поведения, связанного с добыванием пищи, при котором не происходит высыхания животного (усоногие раки). Для подвижных животных такое же значение может иметь координация двигательной активности с приливно-отливными циклами (эстуарийные личинки крабов, Cronin, Forward, 1979; прибрежные бокоплавы, Enright, 1978) или своевременное зарывание в грунт (креветки, Hughes, 1968). Суточные колебания геомагнитного поля (Kalmijn, 1974), вероятно, позволяют определять время суток или служат одним из возможных ориентиров для периодического поведения. Такой же реакцией на суточные изменения геомагнитного поля можно объяснить особенности поведения медоносных пчел при сборе пыльцы (Lindauer, Martin, 1972; Gould, 1980). В недавних работах по циркадианным ритмам у Crustacea подобная возможность непосредственно не рассматривается.

4. Краткое содержание

Намагниченность креветок *Penaeus aztecus* и усоногих раков *Balanus species* измеряли с помощью сквид-магнитометра. Средний уровень

NRM составил $2{,}0 \cdot 10^{-10}$ А·м^2 для 45 живых или убитых непосредственно перед измерением креветок. Для семи живых морских желудей вместе с раковинами NRM была выше уровня шумов и равнялась в среднем $1{,}2 \cdot 10^{-10}$ А·м^2. После намагничивания до насыщения в поле ~ 300 мТл средняя величина SIRM составила $4{,}2 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 для креветок и $8{,}6 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 для усоногих раков. Из кривых намагничивания и размагничивания в переменном поле следует, что магнитным материалом у ракообразных служит магнетит. Магнитный материал креветок не локализован в какой-то специфической структуре, но, по-видимому, сконцентрирован в головогрудном отделе. Намагниченность проб морской воды, а также воды, в которой креветки содержались в лабораторных условиях, была пренебрежимо мала. Для немигрирующего вида креветок *Palaemonetes pugio* из тех же мест обитания, которые характерны и для *Panaeus aztecus*, показания NRM и SIRM были не выше, чем уровень шума ($\sim 10^{-11}$ А·м^2).

Благодарности. Измерения были выполнены в лаборатории палеомагнетизма Техасского университета, и мы глубоко признательны Вульфу Гозу и Маргарет Тестармата за помощь и технические консультации. Образцы были получены благодаря поддержке Национальной лаборатории морского рыболовства Морского медико-биологического института (Галвестон, штат Техас), а также береговой охраны США. Мы благодарим за помощь Рэя Хиксона, Джеймса Лиона, Джеймса Мак-Вея, Эйлен О'Брайн и Зулу Зейн-Элдина. На ранних этапах решающее значение имели положительная оценка и одобрение этой работы Гари Скоттом, Джо Киршвинком и Клиффом Фролихом. Мы признательны М. С. Арендсу и Кеннету Лохману за последние критические замечания по рукописи данной главы. This is Contribution № 564 from the University of Texas Institute for Geophysics.

Литература

Aldrich D. V., Wood C. E., Baxter K. N. (1968). An ecological interpretation of low temperature responses in *Penaeus aztecus* and *P. setiferus* postlarvae, Bull. Mar. Sci., **18**, 61–71.

Arendse M. C. (1978). Magnetic field detection is distinct from light detection in the invertebrates Tenebrio and Talitrus, Nature, **274**, 358–362.

Arendse M. C., Barendregt A. (1981). Magnetic orientation in *Orchestia*, Physiol. Entomol., **6**, 333–342.

Arendse M. C., Kruyswijk C. J. (1981). Orientation of *Talitrus saltator* to magnetic fields, Neth. J. Sea Res., **15**, 23–32.

Barnwell F. H. (1966). Daily and tidal patterns of activity in individual fiddler crabs (genus *Uca*) from the Woods Hole region, Biol. Bull., **130**, 1–17.

Becka A. M., Gastelli V. J., Fischer E. C., 1981. Bibliography on fouling, biodeterioration and their control, David W. Taylor Naval Ship Research and Development Center, Report SME–81/43, Bethesda.

Blakemore R. P., Frankel R. B. (1981). Magnetic navigation in bacteria, Sci. Am., **245**, 58–65.

Brown F. A., Jr., Hastings J. W., Palmer J. D., 1970. The Biological Clock: Two Views, Academic Press, New York.

Cisowski S. (1981). Interacting vs. non-interacting single domain behavior in natural and synthetic samples, Phys. Earth Planet. Inter., **26**, 56–62.

Cronin T. W., Forward R. B. Jr., (1979). Tidal vertical migration: An endogenous rhythm in estuarine crab larvae, Science, **205**, 1020–1022.

Diener R. A., 1975. Cooperative Gulf of Mexico estuarine inventory and study – Texas: area description, NOAA Technical Report NMFS CIRC-393, Seattle.

Enright J. T., 1978. Migration and homing of marine invertebrates: A potpourri strategies. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 440–446.

Fry B. (1981). Natural stable carbon isotope tag trace Texas, USA, shrimp (*Penaeus aztecus*) migrations, U. S. Natl. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull., **79**, 337–346.

Goree W. S., Fuller M. (1976). Magnetometers using RF-driven Squids and their applications in rock magnetism and paleomagnetism, Rev. Geophys. Space Phys., **14**, 591–608.

Gould J. L. (1980). The case for magnetic sensitivity in birds and bees (such as it is), Am. Sci., **68**, 256–267.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Grady J. R., 1971. The distribution of sediment properties and shrimp catch on two shrimping grounds on the continental shelf of the Gulf of Mexico, Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 23rd Annu. Sess. pp. 139–148.

Henshaw P. C., Jr., Merrill R. T. (1980). Magnetic and chemical changes in marine sediments, Rev. Geophys. Space Phys., **18**, 483–504.

Herrnkind W. (1969). Queuing behavior of spiny lobsters, Science, **164**, 1425–1427.

Herrnkind W., Kanciruk P., 1978. Mass migration of spiny lobster *Panulirus argus* (Crustacea: Panuliridae): Synopsis and orientation. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 430–439.

Hughes D. A. (1968). Factors controlling emergence of pink shrimp (*Penaeus duorarum*) from the substrate, Biol. Bull., **134**, 48–59.

Hughes D. A. (1972). On the endogenous control of tide-associated displacements of pink shrimp *Penaeus duorarum*, Biol. Bull., **142**, 271–280.

Jones D. S., MacFadden B. J. (1982). Induced magnetization in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Insecta, Lepidoptera), J. Exp. Biol., **96**, 1–9.

Kalmijn A. J., 1974. The detection of electric fields from ananimate and animate sources other than electric organs. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. III/3 (A. Fessard, ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 147–200.

Kirschvink J. L. (1982a). Paleomagnetic evidence for fossil biogenic magnetite in western Crete, Earth Planet. Sci. Lett., **59**, 388–392.

Kirschvink J. L. (1982b). Birds, bees and magnetism, Trends Neurosci., **5**, 160–167.

Kirschvink J. L., 1983. Biogenic ferrimagnetism: A new biomagnetism. In: Biomagnetism: An Interdisciplinary Approach (S. Williamson, ed.), Plenum Press, New York, pp. 501–532.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals, BioSystems, **13**, 181–201.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **44**, 193–204.

Klima E. F., 1963. Mark-recapture experiments with brown and white shrimp in the northern Gulf of Mexico, Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 16th Sess., pp. 52–64.

Lee P. H., Weis J. S. (1980). Effects of magnetic fields on regeneration in fiddler crabs, Biol. Bull., **159**, 681–691.

Levengood W. C., Shinkle M. P. (1962). Solar flare effects on living organisms confined in magnetic fields, Nature, **195**, 967–970.

Lindauer M., Martin H., 1972. Magnetic effect on dancing bees. In: Animal

Orientation and Navigation (S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, and R. E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 559–567.

Lohmann K. J. (1984). Magnetic remanence in the western Atlantic spiny lobster *Panulirus argus*, J. Exp. Biol., **113**, 29–41.

Lowenstam H. A., 1974. Impact of life on chemical and physical processes. In: The Sea, Vol. 5 (E. D. Goldberg, ed.), Wiley, New York, pp. 715–796.

Lowenstam H. A. (1981). Minerals formed by organisms, Science, **211**, 1126–1131.

McElhinny M. W., 1973. Paleomagnetism and Plate Tectonics, Cambridge University Press, London.

Morgan M. D. (1980). Grazing and predation of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*, Limnol. Oceanogr., **25**, 896–902.

North Carolina Department of Conservation and Development, 1967, Migration and growth of commercial Penaeid shrimps in North Carolina, Special Science Report No. 11, pp. 1–29.

O'Brien W. P., Jr., 1985. Effects of magnetic fields and fluid velocity on the growth of marine biofouling organisms. In: A Review of the Applications of Applied Fields for Energy Conservation, Water Treatment and Industrial Applications (R. Reimers, L. White and S. Bock, eds.), United States Department of Energy, Washington D. C., in press.

Ozeki M., Osada S. (1977). Upside-down orientation in the crayfish with ferrite statoliths during magnetic field stimulation, Annot. Zool. Jpn., **50**, 220–230.

Palmer J. D., 1974. Biological Clocks in Marine Organisms: The Control of Physiological and Behavioral Tidal Rhythms, Wiley, New York.

Perry A., Bauer G. B., Dizon A. E. (1981). Magnetite in the green turtle, Eos, Trans. Am. Geophys. Union, **62**, 850–851.

Quinn T. P., Merrill R. T., Brannon E. T. (1981). Magnetic field detection in sockeye salmon, J. Exp. Zool., **217**, 137–142.

Taneyeva A. I. (1978). Changes in the physiological processes of aquatic organisms under the influence of a constant magnetic field, Hydrobiol. J., **14**(5), 48–54.

Taneyeva A. I., Dolgopol'skaya M. A. (1974). The biological effect of a constant magnetic field on *Artemia salina*, Hydrobiol. J., **10**(4), 47–52.

Trent L., 1966. Size of brown shrimp and time of emigration from the Galveston Bay system, Texas, Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 19th Sess., pp. 7–16.

Vasil'yev A. S., Bednarskiy A. D., Vasil'yeva L. A., Chubur V. P. (1974). The reproduction and development of *Daphnia magna* in a magnetic field, Hydrobiol. J., **10**(2), 54–57.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L. (1979). Pigeons have magnets, Science, **205**, 1027–1029.

Walker M. M., Dizon A. E., (1981). Identification of magnetite in tuna, Eos. Trans. Am. Geophys. Union, **62**, 850.

Walton A. S., Herrnkind W. F. (1977). Hydrodynamic orientation of spiny lobster *Panulirus argus* (Crustacea: Palinuridae): Wave surge and unidirectional currents. In: Proceedings of the Annual Northeastern Meeting of the Animal Behavior Society, Memorial University of Newfoundland. Mar. Sci. Res. Lab., Technical Report, **20**, 184–211.

Webb H. M., Brown F. A., Jr., (1965). Interactions of diurnal and tidal rhythms in the fiddler crab *Uca pugnax*, Biol. Bull., **129**, 582–591.

Zoeger J., Dunn J. R., Fuller M. (1981). Magnetic material in the head of a common Pacific dolphin, Science, **213**, 892–894.

Глава 18

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ К МАГНИТНОМУ ПОЛЮ

У. Ф. Тоун, Дж. Л. Гоулд[1]

1. Введение

За последние 15 лет было получено огромное количество доказательств влияния магнитного поля Земли на поведение, в частности на ориентацию целого ряда организмов. Особенно подробно изучена способность к ориентации и навигации у голубей и медоносных пчел (von Frisch, 1967; Keeton, 1974; Gould, 1982). Среди всех наземных животных лишь для этих двух воздействие магнитного поля на ориентацию документировано наиболее убедительно и полно. В гл. 12 Гоулдом сделан обзор результатов исследований магниторецепции у голубей. В данной главе мы рассматриваем доказательства влияния геомагнитного поля на ориентацию медоносных пчел. Там, где данные недостаточно убедительны, мы особо оговариваем это и предлагаем экспериментальные подходы, которые могли бы способствовать выявлению достоверности эффекта магнитного поля. Кроме того, исходя из наблюдений за поведением пчел и анатомических данных, мы обсуждаем природу и чувствительность рецепторного механизма. В этой связи мы предлагаем эксперименты, которые могли бы помочь локализовать детектор магнитного поля и понять механизм его работы.

2. Магнитное поле как причина ошибок в направлении виляющего танца

2.1. Виляющий танец и «остаточная ошибка в направлении»

Возвратившись после удачного путешествия за взятком, пчела-сборщица исполняет виляющий танец – ритуализованную пантомиму ее полета к источнику пищи. В это время другие пчелы – потенциальные сборщицы –

[1] *Williame F. Towne, James L. Gould,* Department of Biology, Princeton University, Princeton, New Jersey 08544.

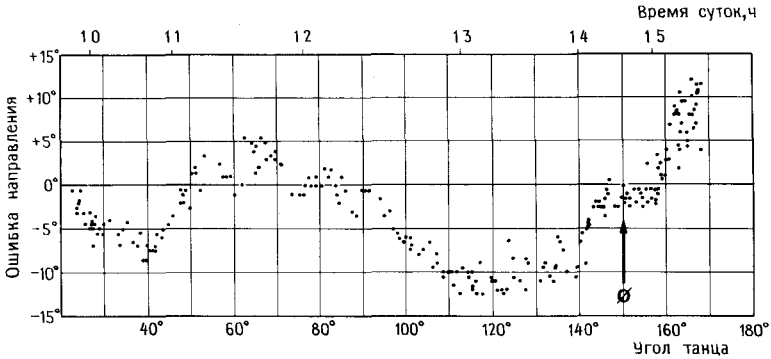


Рис. 18.1. Типичная кривая ошибок направления. По оси абсцисс: предсказанный угол танца (измеренный по часовой стрелке от направления вертикально вверх) в предположении, что пчелы безошибочно осуществляют перестановку «направление на солнце/сила тяжести»; предсказанный угол изменяется по мере того как в течение дня солнце движется по небу. По оси ординат: ошибка направления, т. е. отклонение измеренного угла танца от предсказанного; «+» по часовой стрелке, «−» против часовой стрелки. Каждая точка представляет собой среднее для 10 виляющих пробегов. Сот расположен вдоль линии север–юг, танцевальная площадка ориентирована на восток. Стрелкой показано предсказанное пересечение нулевой линии (см. текст). (Lindauer, Martin, 1968.)

с большим вниманием следят за танцем. В своей пантомиме танцовщица виляет брюшком из стороны в сторону, двигаясь при этом по прямой, направление которой соответствует направлению к корму. В норме сборщица танцует на вертикальной поверхности сота в темном улье. При этом в качестве ориентира используется направление силы тяжести: «верх» во время танца соответствует направлению на солнце в полете. Следовательно, виляющий танец под углом 90° вправо от направления вертикально вверх означает, что корм находится вправо под углом 90° от прямого направления от улья к солнцу. Продолжительность виляния пропорциональна расстоянию до источника взятка. Каждая миниатюризованная в танце версия полета называется виляющим пробегом, и за время одного тура танца пчела обычно проделывает по крайней мере несколько таких виляющих пробегов.

Хотя танец действительно с удивительной точностью передает мобилизуемым сборщицам информацию о местонахождении источника взятка (von Frisch, 1967; Gould, 1975), все же почти всегда существуют небольшие систематические ошибки (временами до 20°) в указании направления. Эти ошибки – не просто «шум» в системе, поскольку в каждый данный момент времени все танцующие пчелы делают одинаковую и по амплитуде, и по направлению ошибку. На рис. 18.1 приведен типичный ход изменений во времени таких ошибок ориентации в течение одного дня. Направление виляющего пробега по отношению к направлению силы тяжести, естественно, изменяется в течение суток,

поскольку при движении Солнца по небу его положение по отношению к источнику корма тоже изменяется. Обнаружив, что ошибка направления меняется неравномерно при изменении угла танца, фон Фриш с коллегами (von Frisch, 1967, pp. 196) подробно изучили это явление и назвали его «остаточной ошибкой направления».

2.2. Отсутствие «остаточной ошибки направления» танцев в нулевом магнитном поле

Вначале, пытаясь выяснить причину возникновения ошибок направления, фон Фриш и Линдауэр (von Frisch, Lindauer, 1961) сосредоточили свое внимание на кажущейся связи между правильным и неправильным выбором направления виляющего пробега, с одной стороны, и направлением силы тяжести – с другой, и предположили, что ошибка направления обусловлена особенностью гравирецепторной системы пчел. Аналогичная связь наблюдалась у муравьев в экспериментах с ориентацией этих насекомых по направлению к цели на вертикальной поверхности (Markl, 1964). Предполагалось, что работе гравитационного рецептора пчел не свойственна «нелинейность». В пользу гипотезы «гравитационного органа» указывали также полученные позже данные об отсутствии каких-либо ошибок направления в танцах на горизонтальной поверхности при наличии небесных ориентиров (такие горизонтальные танцы часто используются в экспериментах, но они происходят также и в естественных условиях в теплые летние дни, когда сборщицы нередко танцуют прямо на прилетной доске у входа в улей). Эта гипотеза в ее исходном варианте, однако, не может объяснить все данные, в частности тот факт, что ход суточной кривой ошибок направления обычно не повторяется изо дня в день даже для одних и тех же пчел, собирающих взяток с одних и тех же кормушек (Lindauer, Martin, 1968; Martin, Lindauer, 1977).

Линдауэр и Мартин, пытаясь найти какую-либо связь ошибок направления с магнитным полем Земли, предприняли серию экспериментов, в которых геомагнитное поле компенсировалось с помощью катушек Гельмгольца. Хотя годом раньше в аналогичном эксперименте фон Фриш (von Frisch, 1967, p. 460) получил отрицательные результаты, Линдауэру и Мартину удалось показать, что через 45 мин после включения катушек, ошибки полностью исчезали (рис. 18.2). Следовательно, возникновение ошибок направления каким-то образом связано с геомагнитным полем. 45-минутная задержка кажется на первый взгляд довольно странной, однако на самом деле это не столь большая проблема; подобные временные задержки в ответ на изменение стимула не являются чем-то необычным для реакции пчел (Lindauer, 1963; Gould, 1980a, 1984; Hepworth et al., 1980) и могут быть проявлением некой стратегии более высокого уровня – например, стратегии «скользящего среднего», – которая может служить своеобразным встроенным фильт-

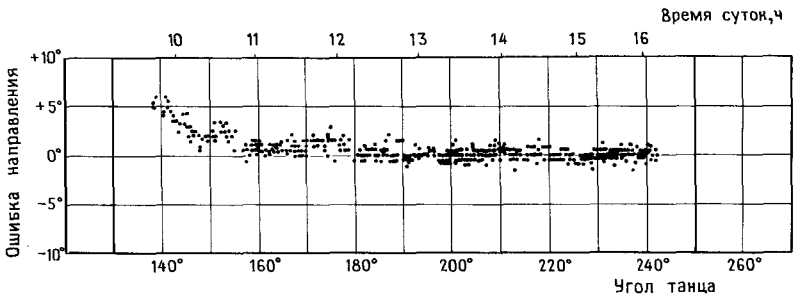


Рис. 18.2. Отсутствие ошибок направления в нулевом магнитном поле. Детали, как на рис. 18.1, за исключением того, что геомагнитное поле компенсировали до уровня 5% (2500 нТл) сразу после начала измерений. (Lindauer, Martin, 1968).

ром шумов стимула (Gould, 1984). Задержка, обнаруженная Хэпвортом и др. (Hepworth et al., 1980), заслуживает здесь особого внимания, так как она попадает в 40–60-минутный интервал, характерный для изменений уровня общей активности пчел в ответ на чередующиеся изменения величины магнитного поля. В любом случае результат Линдауэра и Мартина понятен, воспроизводим и представляется одним из лучших доказательств способности пчел чувствовать магнитное поле Земли. Величина эффекта в экспериментах с нулевым полем зависит от степени компенсации геомагнитного поля. Как видно из рис. 18.2, ошибка направления полностью исчезает при компенсации поля до уровня 5% от исходного (т.е. до 2500 нТл). В искусственно созданном поле большой величины (вплоть до 13-кратного увеличения по сравнению с нормальным) амплитуда ошибок направления изменялась незначительно, но угловая дисперсия танцев сильно возрастала (Lindauer, Martin, 1968). После получения таких результатов существование определенного рода влияния магнитных полей на ориентацию танцев пчел не вызывало сомнений, однако все еще совершенно непонятно, почему и как эти эффекты возникают, а также зачем пчелам понадобилось использовать магнитное поле Земли для включения в свои танцы калиброванных ошибок.

2.3. Отсутствие ошибок направления в танцах, ориентированных вдоль силовых линий магнитного поля

Линдауэр и Мартин (Lindauer, Martin, 1972) внимательно изучили большое количество кривых суточных ошибок направления в связи с ориентацией силовых линий магнитного поля во время регистрации. Авторы обнаружили, что если пчелы танцевали на обращенной к востоку поверхности сота, ориентированного в направлении север/юг, то

ошибок направления почти не было (т. е. кривые проходили через нуль), когда виляющий пробег составлял угол 155 или 335° по часовой стрелке относительно вертикали, направленной вверх (см., например, стрелки на рис. 18.1). В Германии, где были сделаны эти наблюдения, вектор геомагнитного поля направлен на север и наклонен на угол 65° вниз от горизонтальной плоскости или на 155° от вертикали, направленной вверх (рис. 18.3, *А*). Поскольку вектор магнитного поля параллелен плоскости вытянутого вдоль линии север/юг сота, направление виляющего пробега под углом 155 и 335° в точности совпадает с направлением силовых линий поля (рис. 18.3, *А*). В танцах на обращенной к западу стороне сота, ориентированного в плоскости север/юг, Линдауэр и Мартин ни разу не нашли ошибок направления для танцев под углом 25 и 205°, т. е. углов, для которых направление виляющих пробегов совпадает с направлением силовых линий поля (рис. 18.3, *Б*). Когда сот располагается в плоскости восток/запад, вектор поля не компланарен его поверхности, а проекция вектора на плоскость сота направлена вниз (рис. 18.3, *В*). Как и ожидали, в этом случае кривая ошибок направления в танцах всегда проходила через нуль для виляющих пробегов, ориен-

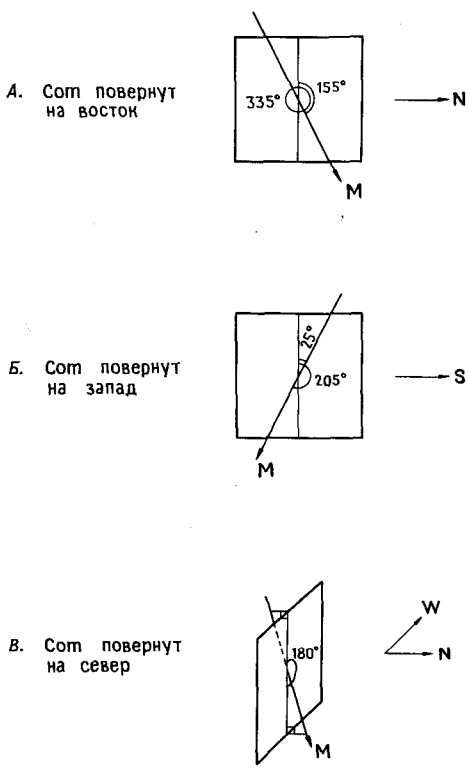


Рис. 18.3. Вектор геомагнитного поля (в Германии) в опытах с пчелами, которые танцуют на сотах, ориентированных на восток, запад и север. *А*. Сот расположен вдоль линии север–юг, вид с востока. Вектор поля проходит параллельно поверхности сота, и направление виляющих пробегов под углом 155 или 335° (по часовой стрелке от вертикали вверх) совпадает с направлением силовых линий поля. *Б*. Вид с запада на сот, параллельный линии север–юг. Если пчелы танцуют на западной поверхности, виляющие пробеги под углом 25 или 205° совпадают с линиями поля. *В*. Сот повернут вдоль линии восток–запад, и проекция вектора поля на плоскость сота – вертикальная линия. Направление виляющих пробегов 0 и 180° совпадает с направлением проекции вектора геомагнитного поля независимо от того, на какой стороне сота происходит танец. Для всех трех положений сота танцы, ориентированные вдоль силовых линий (или их проекций на плоскость сота), не имеют ошибок направления (Lindauer, Martin, 1972.)

тированных под углом 0 и 180° независимо от стороны сота, на которой эти танцы исполнялись (см., например, стрелку на рис. 18.4). (Последний случай как раз и был источником той наблюдаемой, но слабой связи между углом танца по отношению к вектору силы тяжести и ошибкой

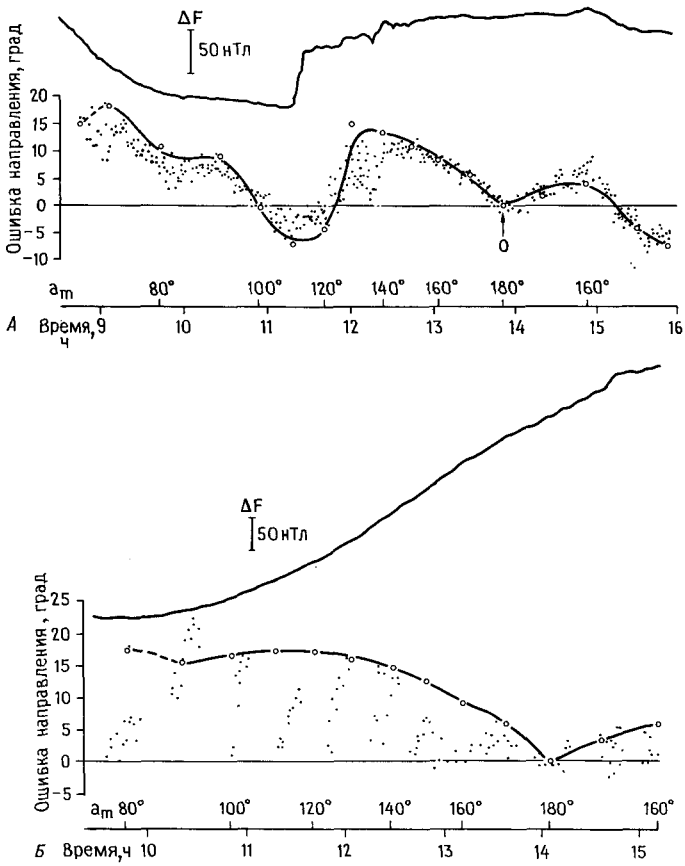


Рис. 18.4. *А*. Ход кривой ошибок направления в течение дня и соответствующая теоретическая кривая, полученная по формуле Мартина и Линдауэра (Martin, Lindauer, 1977). Верхняя кривая показывает изменения величины геомагнитного поля, регистрируемые одновременно с танцами. (Абсолютная шкала для величины поля не приведена, так как для формулы важны лишь отклонения. Постоянный уровень геомагнитного поля на этой широте составляет около 50 000 нТл.) a_m – ожидаемый угол (без ошибок направления) между направлением танца и проекцией вектора геомагнитного поля на плоскость танцевальной площадки. Сот расположен вдоль линии восток–запад. Отметим, что экспериментальные точки пересекают нулевую линию, как и предсказано, при $a_m = 180°$. Расстояние до кормушки 400 м. *Б*. То же, что и *А*, но расстояние до кормушки 3000 м (Martin, Lindauer, 1977).

направления, которая исходно привела фон Фриша и Линдауэра к предположению об исключительно гравитационной природе ошибок направления.) Линдауэр и Мартин сообщают, что эти правила соблюдаются для 61 (из имевшихся в их распоряжении 62) кривой ошибок; несколько примеров, подобных изображенным на рис. 18.1 и 18.4, они опубликовали (Martin, Lindauer, 1977). Нам, однако, представляется, что авторам следует опубликовать весь объем данных.

Объединив эти три правила в одно, можно резюмировать его в следующем виде: ошибки направления не наблюдаются, если танцы ориентированы вдоль проекции силовых линий магнитного поля на плоскость танцевальной площадки независимо от полярности виляющего пробега или магнитного поля. Еще одно доказательство этого правила было получено Мартином и Линдауэром (Martin, Lindauer, 1977), наблюдавшими за танцами пчел в Марокко и на Канарских островах, где вектор геомагнитного поля наклонен вниз от горизонтальной плоскости под меньшим углом, чем в Германии (углы равны соответственно 42 и 49°). Для обеих местностей полученные кривые ошибок направления всегда проходили через нуль для предсказанных значений угла виляющего пробега при ориентации сот как в плоскости север/юг, так и в плоскости запад/восток. На самом деле в начале своих экспериментов Линдауэр и Мартин использовали неверные значения магнитного наклонения для Марокко и Канарских островов, а последующее изучение танцев пчел привело авторов к необходимости проведения повторного измерения характеристик магнитного поля в этих районах. Эти измерения действительно показали неправильность использовавшихся ранее значений магнитного наклонения. Хотя на первый взгляд представляется, что «правило прохождения через нуль» Линдауэра и Мартина действительно отражает реально наблюдаемое явление, необходимо все же отметить, что довольно часто кривая ошибок направления проходит через нуль в точках, не предсказанных этим правилом (рис. 18.1 и 18.4). Ввиду малой точности, с которой кривые пересекают нуль в предсказанных местах, не исключено, что при более детальном статистическом анализе данных это правило может и не подтвердиться.

2.4. Математическое описание ошибок направления

Хотя нулевые значения на кривой ошибок направления, по-видимому, довольно хорошо воспроизводятся изо дня в день для определенной ориентации и местоположения сота, ход кривых в целом, как уже отмечалось выше, такой воспроизводимостью не обладает. Имея перед собой изрядное количество кривых ошибок направления, Линдауэр и Мартин (Lindauer, Martin, 1972; Martin, Lindauer, 1973, 1977; Lindauer, 1977) предприняли попытку получить математическую формулу, описывающую эти кривые в надежде выявить еще какие-нибудь важные

переменные помимо угла танца. После четырех предварительных вариантов, которые, по-видимому, неплохо соответствовали некоторым кривым ошибок, авторы пришли к сложной формуле, описывающей широкий класс этих сильно немонотонных кривых для различных положений танцевальной площадки и различных направлений от улья к кормушке. Эта формула имеет следующий вид:

$$Mi = [eA_2 \pm \nu/2(eA_2 - eA_1)^2] \cdot \lambda,$$

где Mi – ошибка направления в момент 2; $eA_{1,2} = \lg(\Delta F_{1,2} + 1) \cdot \mu \times \sin a_m \cdot \partial a_m$; $\Delta F_{1,2}$ – скорость изменения величины магнитного поля в моменты 1 и 2 соответственно; a_m – угол между направлением виляющего пробега и проекцией силовых линий магнитного поля на плоскость сота в момент 2; ∂a_m – изменение a_m за время от момента 1 до момента 2; ν – постоянная Рэлея (равна 0,2 или 0,4); μ – магнитная проницаемость пчелы (равна 1,0); λ – масштабный фактор. (В варианте Линдауэра 1977 г. ∂a_m полностью отсутствует, выражение $(eA_2 - eA_1)$ не возведено в квадрат, а первый член eA_2 не умножен на λ.)

На рис. 18.4, *А* изображена одна из наиболее эффектных теоретических кривых, построенных исходя из экспериментальных данных работы Мартина и Линдауэра (Martin, Lindauer, 1977). Согласно формуле, для ошибки направления наиболее критичны два параметра: 1) угол a_m между проекцией магнитных силовых линий на плоскость танцевальной площадки и линией пробега и 2) временной ход вариаций общей величины магнитного поля (ΔF_1 и ΔF_2 в формуле). Один из параметров, μ, имеет фиксированное значение, в то время как другой, ν, имеет два возможных значения в зависимости от температурных флуктуаций во время танца. Масштабный фактор λ, очевидно, имеет свое значение для каждой кривой. Для выбора интервала времени между моментами 1 и 2 нет определенного правила; Линдауэр и Мартин, вероятно, меняли этот интервал произвольным образом при подгонке своих кривых. Неопределенный знак второго члена в уравнении, по мнению авторов, помогает учесть наблюдаемую временную задержку в реакции пчел на изменение ΔF. (Логика этого аргумента нам непонятна, но факт остается фактом: без права выбора по желанию знака второго члена в уравнении теоретическую кривую не удается подогнать под экспериментальные данные.) Приведенная формула верна только для описания ошибок направления в танцах, указывающих направление к кормушкам, которые отстоят примерно на расстоянии 400 м от улья; для бóльших расстояний формула лишь слабо следует за ходом кривых, а ошибка направления обычно меньше предсказанной (рис. 18.4, *Б*; Martin, Lindauer, 1977).

После всего вышесказанного, возможно, было бы разумнее вообще игнорировать эту формулу, если бы не столь хорошее совпадение множества очень сложных и немонотонных кривых ошибок направления с теоретически предсказанными. Исходя из кривых, полученных Мартином и Линдауэром, представляется вероятным, что по крайней мере

при определенных ограничениях на некоторые параметры ошибки направления действительно обусловлены небольшими естественными вариациями величины магнитного поля и углом между направлением танца и силовыми линиями поля. Нам, однако, кажется, что в целом формулу Мартина и Линдауэра нельзя принимать абсолютно, поскольку логически она обоснована в лучшем случае слабо, размерности справа и слева не согласуются, а доказательство ее пригодности основано целиком на эмпирической, хотя, по-видимому, и довольно аккуратной подгонке под экспериментальные кривые. Тем не менее эту формулу можно и дóлжно использовать с эвристическими целями, так как с ее помощью можно делать специфические предсказания, которые проверяются путем искусственного изменения поля.

До тех пор пока мы не начнем манипулировать искусственным магнитным полем, контролируя по отдельности любой произвольно взятый параметр – направление, полярность, общую напряженность, амплитуду изменений напряженности, временной ход изменений напряженности, – мы будем вынуждены делать выводы о природе предполагаемого магнитного детектора из явлений, само существование которых подтверждается лишь с помощью корреляций. Неплохим первым шагом в этом направлении была бы попытка повторить эксперименты Линдауэра и Мартина (Lindauer, Martin, 1968) с компенсацией поля. (Мы однажды пытались, и небезуспешно, это сделать.) Затем можно было бы предложить ответить на три основных вопроса, каждый из которых желательно обсудить по отдельности. 1) Действительно ли ошибки направления зависят от угла между направлением танца и вектором поля, как это предполагается «правилом пересечения нуля» Линдауэра и Мартина? Это можно было бы проверить прямо, используя искусственное поле постоянной величины, но с произвольно изменяемым направлением. Мы надеемся в скором времени получить и опубликовать результаты подобных опытов. 2) Влияют ли вариации в общей величине поля на ошибки направления, как это предполагается при подгонке кривых по уравнению Линдауэра и Мартина, и можем ли мы по желанию получить в эксперименте заранее предсказанную форму кривой? Это также поддается проверке в экспериментах с искусственно наложенным магнитным полем, если поддерживать постоянной взаимную ориентацию виляющего пробега и вектора поля, но произвольно менять его величину. 3) Какова чувствительность детектора и каково его временнóе разрешение? На эти вопросы можно ответить при аналогичном подходе с той лишь разницей, что в этом случае следует варьировать и амплитуду, и временной ход изменений величины приложенного поля.

В итоге у нас есть совсем небольшое количество очень надежных фактов, указывающих на то, что магнитное поле ответственно за ошибки направления вертикально-ориентированных танцев пчел, и есть много, но гораздо менее надежных фактов, указывающих на то, каким образом это происходит. Описанная система, по-видимому, дает нам

уникальную возможность для однозначной демонстрации влияния магнитного поля на ориентацию и для точного экспериментального изучения систем детектирования и обработки магнитной информации. Единственная проблема состоит в том, что мы не имеем ни малейшего представления, почему магнитное поле должно влиять на ориентацию танцев, причем только танцев, в которых контрольным указателем служит направление силы тяжести, но не какие-либо небесные ориентиры. Учитывая данные о том, что ошибки направления, по-видимому, никак не сказываются на точности приема и передачи содержащейся в танце информации (von Frisch, Lindauer, 1961), представляется маловероятным, чтобы эти ошибки выполняли какую-то полезную для пчел функцию. Трудность понимания точного механизма возникновения ошибок направления еще более усугубляется открытием Килберта (Kilbert, 1979). Он обнаружил, что модуляция частот слабых звуковых колебаний, производимых пчелами во время танца, в точности следует изменениям в ошибках направления; частоты звуков всегда возвращаются к своему «базовому уровню» в отсутствие магнитного поля или при горизонтальных танцах, когда кривая ошибок направления проходит через нуль. Вероятно, влияние магнитных полей на обе эти системы осуществляется по некоему единому механизму, и в то же время это влияние сдерживается поведенческими реакциями, сопряженными с ориентацией в поле силы тяжести. Не исключено, что ошибки направления и модуляции частоты звуков представляют собой артефакты работы гравирецепторной системы (Lindauer, Martin, 1972) и (или) необходимого для каких-то иных целей детектора магнитного поля (Gould, 1980b). Как бы то ни было, но примечателен уже сам факт, что такое запутанное явление, как ошибки направления, обладает столь значительным экспериментальным потенциалом.

3. Магнитоориентированные горизонтальные танцы

Второй эффект магнитных полей на ориентацию танцев пчел состоит в спонтанной ориентации виляющего пробега в восьми направлениях сторон света (N, NE, E, ...), если пчел заставить танцевать на горизонтальной поверхности в отсутствие каких-либо визуальных ориентиров (рис. 18.5). Чтобы наблюдать это явление, пчелы должны по крайней мере 2 недели жить и танцевать на горизонтальных сотах – ситуация явно искусственная, но вполне терпимая для пчел (Lindauer, Martin, 1972). После этого, естественно, направление танца уже никак не связано с местонахождением найденной танцовщицей кормушки. Существование этого явления, однако, не столь необъяснимо, как в случае ошибок направления. Подобная бессмысленная спонтанная ориентация известна и у других животных, хотя ее физиологическую основу еще предстоит выяснить. Фон Фриш (von Frisch, 1967, pp. 407–409, 442–443),

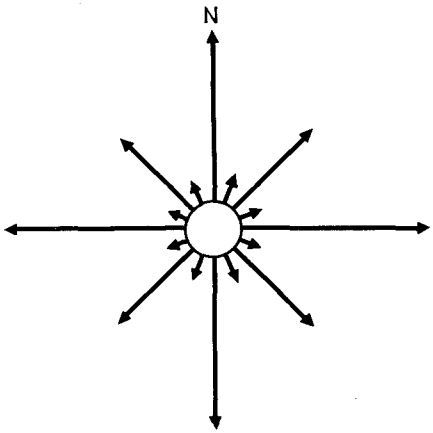


Рис. 18.5. Горизонтальные магнитоориентированные танцы пчел в поле, равном по величине геомагнитному. Каждая стрелка пропорциональна числу виляющих пробегов, имеющих указанное направление (± 11,25°). В сумме 84% виляющих пробегов ориентировались вдоль восьми основных сторон света. (N = 24 601) (Lindauer, Martin, 1972.)

например, приводит целый список видов насекомых (включая, конечно, и пчел), ракообразных и паукообразных, для которых характерна спонтанная ориентация в направлении колебаний поляризованного света. Во многих случаях животные ориентируются либо параллельно, либо перпендикулярно, либо под углом 45° к плоскости поляризации света, т. е. в точности так же, как и пчелы в отношении силовых линий магнитного поля.

Спонтанную ориентацию горизонтальных танцев впервые обнаружили Линдауэр и Мартин (Lindauer, Martin, 1972), и с тех пор их основные результаты были неоднократно повторены (Martin, Lindauer, 1977; Brines, 1978; Gould et al., 1980). Насколько нам известно, не было ни одной неудачной попытки воспроизвести этот эффект. Лучшим доказательством связи этого явления с магнитными полями явились эксперименты Мартина и Линдауэра (Martin, Lindauer, 1977) с компенсацией полей или их усилением. Спонтанная ориентация становилась очень слабо выраженной при компенсации геомагнитного поля до уровня 0–5% (т. е. 0–2500 нТл) и слегка улучшалась в более сильных полях. На рис. 18.6 приведены результаты измерения более 64 000 индивидуальных виляющих пробегов. Как и в экспериментах с ошибками направления в отсутствие поля, в данном случае наблюдалась временна́я задержка от 30 до 90 мин в реакциях пчел на быстрые изменения величины поля.

Несмотря на большое количество данных, прямо подтверждающих магнитную природу спонтанной ориентации, некоторое сомнение в правильности этого предположения все же не исключено. Что будет, если изменить основные оси ориентации, поместив улей в искусственное поле, горизонтальная составляющая которого направлена в сторону какого-нибудь промежуточного деления компаса (например, на NNE)? Аккуратный эксперимент в такой постановке еще не был выполнен, хотя Брайнс (Brines, 1978) и предпринял предварительную и закончившуюся

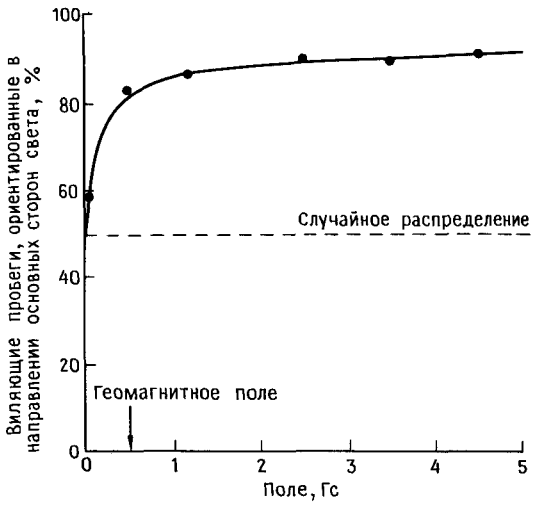


Рис. 18.6. Влияние величины магнитного поля на ориентацию горизонтальных танцев. Штриховая линия соответствует результатам, ожидаемым в предположении, что пчелы ориентируются случайным образом (50% виляющих пробегов направлены вдоль восьми основных сторон света, 50% – вдоль восьми неосновных сторон). $N = 64\,375$ виляющих пробегов. (Lindauer, Martin, 1972; Martin, Lindauer, 1977; Kirschvink, 1981, табл. 1.)

неудачей (вероятно, по техническим причинам) попытку его осуществить. Нет причин сомневаться, что подобный эксперимент позволит решить этот вопрос в пользу магнитного поля и исключить другие возможности.

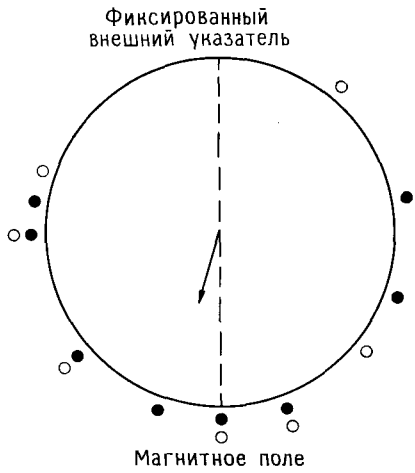
Горизонтальные магнитные танцы можно было бы использовать в качестве более прямой, чем ошибки направления, экспериментальной системы для изучения детектора магнитного поля. Первые попытки с ее помощью выяснить природу детектора уже были предприняты (Gould et al., 1980; Kirschvink, 1981). Подробнее эти результаты мы обсудим ниже. Используя горизонтальные танцы, можно легко измерить абсолютную чувствительность детектора и приблизиться к выявлению причин возникновения временно́й задержки в реакции пчел на скачки величины поля. К сожалению, с помощью горизонтальных танцев, вероятно, нельзя изучить реакцию магниторецептора на малые кратковременные изменения поля, так как такие изменения, по-видимому, слабо или вообще не влияют на спонтанную ориентацию. В любом случае горизонтальные магнитные танцы представляют наиболее убедительный пример реальной ориентации пчел в магнитном поле, и это явление несомненно будет использовано в дальнейшем для изучения механизмов детектирования и обработки информации о магнитном поле.

4. Магнитная ориентация в строительстве сотов

Другой пример ориентации пчел в магнитном поле можно наблюдать, когда рой – большая группа рабочих пчел и единственная матка, покинувшие родительскую колонию, чтобы основать новый улей, – строит соты в своем новом убежище. Жилище пчел обычно состоит из не-

скольких параллельных сотов, свисающих со стенок и потолка камеры. Сотни, а иногда даже тысячи рабочих пчел, начавших строить новые соты в полной темноте улья, должны уметь «договориться» друг с другом об их будущей ориентации (von Frisch, 1974, p. 94). Основываясь на результатах экспериментов с восемью роями, Линдауэр и Мартин (Lindauer, Martin, 1972) пришли к выводу, что пчелы действительно «договариваются»: новый сот ориентируется в том же направлении ($\pm$ 2°), что и соты в родительском улье. Если заставить рой строить соты в специальных ящиках, чтобы исключить все очевидные ориентиры (свет, расположение летка, сила тяжести), пчелы продолжают сохранять направление сотов, т. е. в качестве ориентира они, по-видимому, используют магнитное поле Земли. Линдауэр и Мартин сообщают, что ориентацию сотов можно по желанию изменить в искусственном магнитном поле, и что очень сильные поля (в 10 раз > геомагнитного) в значительной степени нарушают нормальное строительство сотов (Lindauer, Martin, 1972; Martin, Lindauer, 1973). К сожалению, опубликованы лишь очень немногие детали этих экспериментов.

Несколько попыток повторить оригинальные наблюдения Линдауэра и Мартина о совпадении ориентации строящихся роем сотов с их ориентацией в родительском улье закончились неудачей (Gould, 1980b; De Jong, 1982). Де Джонгу (1982), однако, удалось не только повторить эти данные, но и выяснить вероятную причину предыдущих неудач. Он показал, что, если рои пчел переносить из одного улья к другому, они при строительстве сохраняют ориентацию сотов, только если занимают улей раньше, чем через 9 дней после вылета; «старые» рои в отличие от «молодых» не придерживаются ориентации сотов в родительской колонии. Доказав это, Де Джонг вновь задался вопросом, является ли геомагнитное поле указателем направления строительства сотов? Он собрал пять молодых роев и поместил их в новые ульи. Через два дня, за которые пчелы уже успевают построить достаточно сотов, чтобы определить их ориентацию, Де Джонг перенес пчел в новый улей и снова дал им возможность начать строить соты. Таким образом, для каждого роя он получил ориентацию нескольких сотов. Но самое главное, что при каждом переносе Де Джонг изменял на 90° горизонтальную составляющую магнитного поля в улье, включая или выключая ток в катушках Рубена. Если ток был выключен, вектор магнитного поля указывал на север, если включен – на восток. В общей сложности была определена ориентация 15 сотов. Результаты приведены на рис. 18.7. Если построенный роем сот ориентирован в том же абсолютном направлении, что и предыдущий, то на графике он имеет координату 0° (точка расположена в верхней части окружности). Такое положение точки означает, что пчелы пользуются неким внешним указателем для ориентации. Если направление сотов совпадает с вектором измененного магнитного поля, то точка расположена в нижней части окружности и имеет координату 180°. Отсюда следует, что для ориентации пчелы используют горизонтальную составляющую магнитного поля. Полученное в экспери-



$\varphi = 198°$
$r = 0{,}39$
$U = 2{,}06$
$P = 0{,}02$

Рис. 18.7. Ориентация сотов, построенных пчелиными роями в экспериментах Де Джонга с катушкой Рубена. Каждый символ соответствует направлению, в котором рой ориентирует сот после переноса в новый улей. В новом улье магнитное поле повернуто на 90° по отношению к полю в предыдущем улье. Светлые кружки: ток в катушке выключен, горизонтальная составляющая поля направлена на север. Темные кружки: ток в катушке включен, горизонтальная составляющая указывает на восток. Реально измеряемые углы могут иметь значения от 0 до 180°; для анализа и нанесения на график они были удвоены. Стрелка соответствует среднему вектору; φ – среднее направление; r – длина среднего вектора; U – U-статистика для V-критерия; P – величина вероятности по V-критерию с ожидаемым направлением 180°. Статистическая обработка данных проведена в соответствии с работами Батсчелета (Batschelet, 1965, 1972). Данные Де Джонга (De Jong, 1982, табл. 3).

менте распределение ориентаций сотов было неслучайным ($p < 0{,}05$ по критерию Рэлея), среднее не сильно отличалось от 180° ($p = 0{,}02$ по V-критерию). Используя метод Де Джонга, мы повторили эти результаты. Из них следует, что для определения направления строительства сотов пчелы действительно могут использовать горизонтальную составляющую магнитного поля Земли.

Большая величина разброса данных Де Джонга, значительно превышающая значение $\pm 2°$, полученное Линдауэром и Мартином, заставляет задуматься об адаптивном значении способности пчел к ориентации. Маловероятно, чтобы ориентация с такой большой погрешностью могла быть важной организующей силой при сооружении сотов. Здесь возможны два объяснения. Во-первых, для ориентации может оказаться существенным точный возраст роя, и тогда данные Линдауэра и Мартина лучше отражают природную ситуацию. В этом случае ориентация в норме действительно необходима для организации строительства сотов. Такой вариант кажется вполне реальным, поскольку в экспериментах Линдауэра и Мартина каждый рой, очевидно, строит

соты только один раз и в очень молодом возрасте, в то время как в опытах Де Джонга большинство роев вынуждены было несколько раз приступать к строительству и имели разный возраст. Во-вторых, описанная ориентация может быть просто адаптивно нейтральным артефактом того или иного сорта. В связи с этим представляется интересным повторить опыты Де Джонга, но с роями, возраст которых точно известен (Де Джонг возраста не знал), чтобы с определенностью увидеть, в чем состоит эффект возраста роя и многократного начала строительства сотов. Еще более любопытно было бы поместить несколько роев в нулевое магнитное поле и посмотреть, во-первых, не станет ли ориентация сотов случайной, как можно ожидать, исходя из результатов Де Джонга; и, во-вторых, если это подтвердится, выяснить, не нарушится ли существенно в отсутствие координирующей силы та организованность, с которой пчелы строят соты.

Очевидно, горизонтальные магнитные танцы и ошибки направления при вертикальных танцах имеют больше шансов стать полезным инструментом и представляют собой значительно менее громоздкие экспериментальные системы для изучения магниторецепции у пчел, чем ориентация сотов. Вместе с тем магнитная ориентация при строительстве сотов может оказаться наиболее интересной в плане координации и адаптивного значения социального поведения медоносных пчел.

5. Магнитные поля и ориентация во времени

Еще один способ применения пчелами магнитного поля – это умение использовать малые (50–100 нТл или 0,1–0,2% общего поля), но регулярные суточные циклы величины геомагнитного поля для ориентации во времени (Lindauer, 1977). В гл. 3 Скайлс детально обсуждает наиболее существенные характеристики этих циклов, вызванных электрическими токами в ионосфере.

5.1. Чувство времени у пчел

Хорошо известно, что пчелы способны запоминать время суток, в которое в определенной кормушке им предлагается пища. Если, например, группу пчел в течение нескольких дней кормить сахарным сиропом каждый день в определенное время, а затем, оставив кормушку пустой, регистрировать время прилета пчел за взятком, можно заметить, что пчелы начинают обследовать кормушку задолго до обычного времени кормления. Однако пик частоты посещений при этом наблюдается как раз перед моментом кормления, а обследование (все еще пустой) кормушки заканчивается к концу обычного периода кормления. Такой же результат обычно получают и в том случае, когда эксперимент проводят в закрытом помещении в условиях постоянных освещения, температуры и влажности (рис. 18.8, *А*), причем этот результат был повторен много раз в различных лабораториях (Martin et al., 1977; Gould,

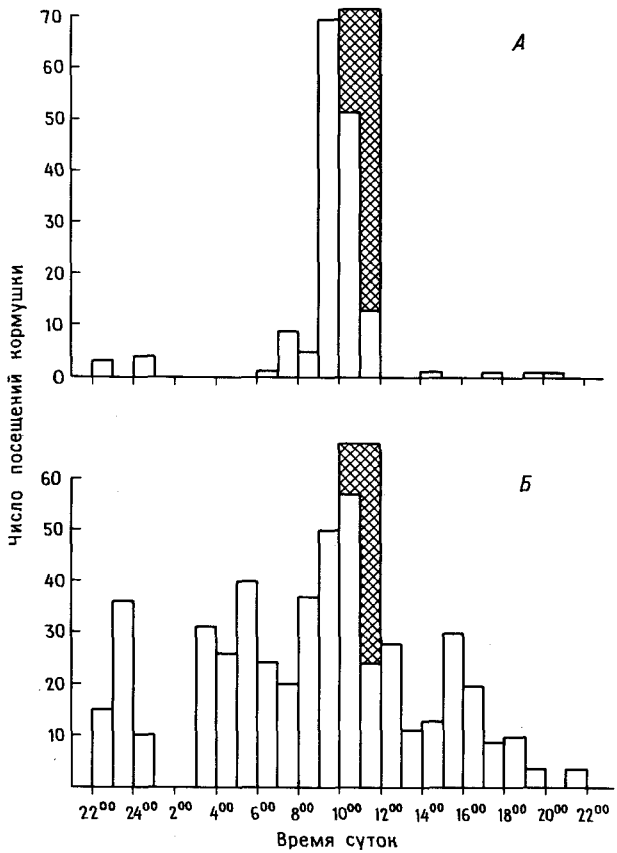


Рис. 18.8. *А*. Результаты типичных экспериментов с дрессировкой пчел на время в условиях постоянных освещения, температуры и влажности. Пчел кормили каждый день в одно и то же время между 10 и 12 ч (заштрихованная область). В день опыта корм не положили и регистрировали время прилета пчел к кормушке. Столбиками показано количество посещений в течение каждого часового интервала. *Б*. То же, что и *А*, но улей помещен в сильное (в 10 раз выше геомагнитного) постоянное магнитное поле. (Lindauer, 1977.)

1980b; см. также обзор von Frisch, 1967). Скорее всего пчелы для получения необходимой информации о времени полагаются на свои внутренние циркадианные часы. Предложено два способа доказательства этого (von Frisch, 1967, pp. 352–359). Первый способ: если пчел после периода кормления охладить на несколько часов, то на другой день они опаздывают к кормушке (Renner, 1957). Охлаждение пчел могло замедлить их циркадианный ритм (Sweeney, Hastings, 1960; см. обзор, Hastings, 1976), но вряд ли повлияло на восприятие пчелами каких-либо

внешних ориентиров. Второй способ доказательства основан на трансокеанских опытах Реннера (Renner, 1957). Он обучал пчел на время кормления в условиях постоянного освещения, температуры и влажности в специальной камере, находящейся в Париже, а потом быстро перевозил на самолете в идентичную камеру в Нью-Йорке. Оказалось, что в Нью-Йорке пчелы посетили кормушку почти ровно через 24 ч после их последнего кормления в Париже, а не пятью часами позже, как можно было бы ожидать, если бы пчелы могли по каким-то внешним ориентирам определять местное время. Эти результаты позволяют считать гипотезу «эндогенного ритма» вполне разумным объяснением способности пчел узнавать время в условиях постоянного освещения, температуры и влажности.

5.2. Магнитные поля и чувство времени

Более поздние эксперименты Линдауэра (Lindauer, 1976, 1977) показали, что реальное объяснение этого феномена, возможно, еще интереснее. Линдауэр с коллегами дрессировали пчел на время кормления по описанной выше методике, но в день испытания улей был помещен в магнитное поле, в 10 раз превышающее геомагнитное. К удивлению, пчелы теперь демонстрировали полное незнание времени кормления (рис. 18.8, *Б*). (Нам удалось в предварительных опытах воспроизвести этот результат.) Полученные данные привели Линдауэра (Lindauer, 1977) к выводу, что «пчелы в качестве часов используют суточные колебания магнитного поля». По-видимому, животным, которые проводят большую часть времени в темноте в температурно-регулируемых камерах, имеет смысл использовать какой-то иной внешний индикатор времени, нежели дневной свет и температурные циклы, которыми пользуются большинство животных.

Можно представить по крайней мере два разумных механизма, которыми могли бы пользоваться пчелы для получения информации о времени из циклов геомагнитного поля. Они могли бы, например, постоянно измерять поле и просто запоминать, в какой момент цикла и в каких кормушках появляется пища. Альтернативный механизм – использовать поле как циркадианный «времязадатель» (“Zeitgeber”, Aschoff, 1960), т. е. «запускать» свои внутренние часы колебаниями поля, а затем запоминать время кормления по фазе внутренних часов. Второй случай предполагал бы менее непосредственную, но более общую роль циклов магнитного поля для чувства времени у пчел. В обоих вариантах пчелам приходилось бы полагаться только на изменения величины поля; чтобы использовать отклонения в направлении вектора, нужно было бы уметь измерять ориентацию своего тела с точностью около 0,01° (Gould, 1980b). В принципе описанные выше наблюдения Реннера укладываются в обе гипотезы, но мы пока воздержимся от дальнейших спекуляций, поскольку для начала нужно выяснить, не как пчелы используют

временну́ю информацию, содержащуюся в циклах магнитного поля, а *используют ли они вообще* эту информацию.

К сожалению, первоначальные данные Линдауэра (Lindauer, 1976, 1977) нельзя интерпретировать однозначно, так как в них не разделены два потенциально важных параметра магнитного поля – величина и периодичность. Напомним, что используемое в этих экспериментах поле было непериодическим (постоянным) и в 10 раз превышало геомагнитное. Во всех трех известных нам случаях, когда пчел подвергали действию поля, в 10 раз превышающего геомагнитное (5 Гс и более) или еще более сильному, их поведение было необычным или каким-то образом нарушалось. Первый случай – это обсуждавшиеся раньше эксперименты с ошибками направления в искусственном поле (Lindauer, Martin, 1968): сильные магнитные поля (в 9–13 раз выше нормальных) значительно увеличивали дисперсию углов направления танцев. Второй случай – это опыты по строительству сотов в сильных полях (Martin, Lindauer, 1973), когда пчелы строили необычные соты конической формы. И третий случай – это недавний результат Томлинсина и др. (Tomlincin et al., 1981), показавших, что, поднеся конец сильного магнита к танцующей пчеле, можно значительно сократить среднюю продолжительность танца, т. е. уменьшить число виляющих пробегов. Таким образом, очень сильные магнитные поля, по-видимому, дезориентируют пчел, делают их «больными», и возможно, именно этим объясняются результаты Линдауэра. Однако два других факта свидетельствуют против гипотезы «недомогания», по крайней мере как объяснения результатов Линдауэра. Первый из них заключается в том (Lindauer, 1976, 1977), что из 19 нормальных (без искусственного магнитного поля) экспериментов с дрессировкой на время, 4 закончились неудачно, т. е. пчелы, казалось, не знали, когда лететь к кормушке. В те же дни, когда проводились эти 4 опыта, были зарегистрированы изменения геомагнитной активности и, быть может именно они сыграли роль в дезориентации пчел во времени. Еще одно доказательство было получено, когда «дрессированных» пчел перевезли вдоль меридиана из Германии в зону полярного круга. При этом солнечное время было одним и тем же, характер суточных вариаций геомагнитного поля довольно сильно различался, и пчелы плохо соблюдали время кормления на новом месте (Lindauer, 1977). Однако даже после этого косвенного доказательства все еще не удается выбрать, какая из гипотез – «недомогание» или «магнитный времязадатель» Линдауэра (или обе) – верна. Гипотезу «недомогания» можно было бы быстро проверить, если проследить за влиянием 10-кратно усиленного по сравнению с геомагнитным поля на ориентацию горизонтальных танцев. Напомним, что по данным Мартина и Линдауэра (Martin, Lindauer, 1977) поле 4,5 Гс (примерно в 9 раз сильнее геомагнитного) увеличивает процент виляющих пробегов горизонтального танца, направленных вдоль основных сторон света (рис. 18.6). В соответствии с гипотезой «недомогания» небольшое усиление поля должно было бы приводить к нарушению ориентации.

По мнению Гоулда (1980b), решающей проверкой гипотезы Линдауэра была бы попытка заданным образом изменить субъективную продолжительность суток пчел, используя вместо естественных вариаций геомагнитного поля искусственные с различным периодом. [Можно добиться стабильного циркадианного ритма, отличающегося от оптимального 24-часового по крайней мере на 2 или 3 ч (см., например, Hastings, Schweiger, 1976)]. Если это удастся, можно будет пойти дальше и попытаться точно выяснить, как пчелы используют отклонения поля (т. е. прямо или косвенно через собственные циркадианные ритмы), какие параметры поля измеряют (величину или направление) и какова чувствительность пчел к изменениям этих параметров.

Резюмируя приведенные данные, легко представить себе адаптивное значение использования пчелами временно́й информации, содержащейся в суточных ритмах магнитного поля. Однако пока единственное доказательство, что пчелы действительно используют эту информацию, допускает неоднозначную интерпретацию. К счастью, имея доступную сейчас сложную аппаратуру для создания искусственно изменяющихся магнитных полей, было бы нетрудно поставить ключевые эксперименты. Кроме того, если пчелы действительно используют циклические изменения геомагнитного поля, мы могли бы воспользоваться испытанной и хорошо зарекомендовавшей себя методикой дрессировки на время для дальнейшего изучения механизмов ориентации во времени и детектирования магнитного поля.

6. Система магниторецепции

6.1. Предполагаемая чувствительность детектора

К сожалению, все наши предположения о чувствительности детектора в отношении величины магнитного поля опираются лишь на два типа явлений, само существование которых доказано наименее убедительно. Это уже обсуждавшаяся связь между ошибками направления и вариациями величины поля и предполагаемое использование пчелами в качестве временны́х ориентиров суточных колебаний величины магнитного поля. Если, как считают Мартин и Линдауэр (Martin, Lindauer, 1977), ошибки направления действительно зависят от вариаций величины поля, то чувствительность можно оценить величиной порядка 1–10 нТл, если детектор измеряет абсолютную величину поля, или 0,1–1,0 нТл/мин, если он измеряет скорость изменения его величины (Martin, Lindauer, 1977; Gould, 1980b; Kirschvink, Gould, 1981). Система ошибок направления, по-видимому, насыщается при скоростях изменений больше, чем 1–3 нТл/мин; при таких значениях дисперсия углов танцев становится аномально высокой (Martin, Lindauer, 1977, рис. 18). Оценки, полученные из ошибок направления, неплохо согласуются с оценками, полученными

в предположении справедливости гипотезы «магнитного времязадателя» Линдауэра: чтобы достичь полученной в экспериментах точности ± 15 мин в определении времени, пчелы должны уметь измерять общую величину поля с точностью ~ 2–5 нТл или скорость изменений с точностью 0,3 нТл/мин в зависимости от того, какой параметр используется (Gould, 1980b). Хотя такое соответствие независимых оценок и обнадеживает, сами оценки, к сожалению, ненадежны, по крайней мере до тех пор, пока явления, на которых они основываются, не получат более строгого подтверждения. Мы надеемся, что предложенные выше эксперименты с искусственными полями (разд. 2 и 5) позволят нам в скором времени провести необходимые измерения. Пока же мы вынуждены довольствоваться лишь подобными оценками.

Информация о чувствительности детектора к изменениям направления поля несколько более достоверна. Из данных по горизонтальным танцам следует, что точность детектирования составляет порядка ± 9° при величине поля, равной геомагнитному (стандартное отклонение, из данных Gould et al., 1980). Реальная чувствительность, вероятно, даже выше, так как в используемые для оценок вариации измерений направления танца значительный вклад вносят также экспериментальные погрешности и неизбежные отклонения танцовщицы, пытающейся как-то маневрировать на неровной танцевальной площадке среди своих подруг по улью (Kirschvink, 1981). Точность, с которой кривые ошибок направления Линдауэра и Мартина проходят через нуль в предсказанных точках, предполагает погрешность детектора в отношении направления ≃ ± 2° при величине поля, равной геомагнитному (Martin, Lindauer, 1977), а из данных по строительству сотов следует, что рой способен измерять направление поля с точностью либо ± 2°, либо ± 40° в зависимости от того, чьи результаты использовать. Наконец, из экспериментов с горизонтальными танцами мы знаем, что при магнитном поле, составляющем 0–5% (0–2500 нТл) геомагнитного, еще наблюдается слабая чувствительность в измерении направления поля (рис. 18.6). Абсолютный минимум поля, необходимый пчелам для определения направления, пока неизвестен, но соответствующие эксперименты можно было бы легко поставить.

В любом случае ясно, что медоносные пчелы могут по крайней мере определять направление (но не обязательно полярность) магнитных полей, по величине несколько меньших, чем геомагнитное, и, как известно из некоторых поведенческих данных, вероятно, способны определять величину магнитного поля с поразительной точностью 1–10 нТл. Следующий этап исследований – помимо попытки подтвердить реальность эффектов магнитного поля в тех случаях, где эти эффекты недостаточно доказаны, и попытки увеличить точность наших оценок, – по-видимому, заключается в том, чтобы выяснить, как пчелы чувствуют магнитное поле.

6.2. Природа детектора

Поскольку пчелы – наземные животные, обитающие в непроводящей среде, и, по-видимому, могут чувствовать магнитное поле, будучи почти неподвижными, маловероятно, чтобы работа магниторецептора основывалась на принципе электромагнитной индукции, когда при движении электрического проводника в магнитном поле генерируется электрический потенциал (Gould, 1980b; Kirschvink, Gould, 1981; гл. 9). Электромагнитной индукцией, например, может объясняться чувствительность к магнитному полю пластиножаберных рыб (Kalmijn, 1974, 1978). Вряд ли также рецепторный механизм пчел основан на явлении парамагнетизма. Парамагнитные поля – это слабые локальные магнитные поля, возникающие у многих видов молекул вследствие временного согласованного выстраивания спинов неспаренных электронов под влиянием сильных внешних полей. Понятно, что эти слабые поля могли бы каким-то образом детектироваться, однако энергия взаимодействия единственного неспаренного электрона в типичной органической молекуле с геомагнитным полем составляет лишь одну миллионную часть энергии теплового движения атомов (Yorke, 1979; Kirschvink, Gould, 1981; гл. 10). Маловероятно, чтобы нервная система пчел могла работать с таким плохим отношением сигнала к шуму. Основываясь только на этих соображениях, все же нельзя полностью отвергать индукцию (Cope, 1973) и парамагнетизм (Leask, 1977), однако после открытия синтезируемого in vivo магнетита ($FeO \cdot Fe_2O_3$) сначала у хитонов (Lowenstam, 1962), затем у пчел (Gould et al., 1978), а теперь и у многих других организмов (см. соответствующие главы в этой книге) более правдоподобными представляются два других механизма, основанные на двух ферромагнитных свойствах этого материала – постоянном магнетизме и суперпарамагнетизме.

Магнитное поведение кристалла магнетита зависит от его размера и формы (Butler, Banerjee, 1975; Kirschvink, Gould, 1981; гл. 11). Если кристалл достаточно большой и обладает достаточной анизотропией, спины неспаренных электронов упорядоченных в кристаллической решетке атомов Fe^{2+} будут спонтанно согласовывать свою ориентацию, генерируя в сумме сильное магнитное поле (гл. 2). Наименьшая магнитно стабильная единица магнетита имеет обычно размер $\sim 0{,}1$ мкм (но зависит от формы кристалла) и называется одиночным доменом. Таким образом, однодоменный кристалл постоянно намагничен и ведет себя подобно стрелке компаса: в присутствии внешнего магнитного поля он вращается до тех пор, пока направление его собственного поля не совпадет с направлением внешнего поля. Нетрудно представить себе множество способов, как однодоменные кристаллы магнетита могли бы быть включены в сенсорные органеллы и связаны с нервной системой. Несколько возможных моделей предлагают Киршвинк и Гоулд (Kirschvink, Gould, 1981) и Киршвинк (Kirschvink, 1981) (гл. 11). В одной из моделей, например, простой детектор типа «стрелки компаса», измеряя

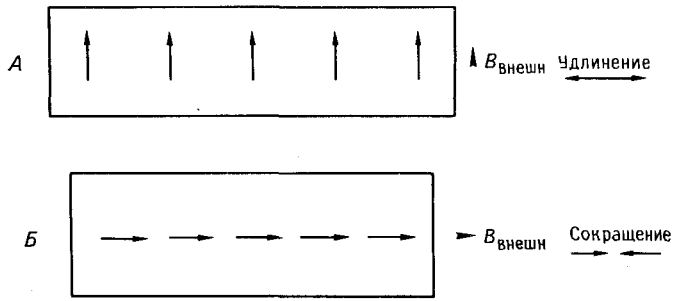


Рис. 18.9. Суперпарамагнитный эластичный стержень в роли магниторецептора. *А*. Под действием внешнего поля ($B_{внешн.}$) магнитные моменты суперпарамагнитных частиц располагаются перпендикулярно оси стержня. Частицы отталкиваются друг от друга и стержень удлиняется. *Б*. Внешнее поле делает моменты частиц параллельными оси стержня. Частицы притягиваются, стержень сокращается. (Kirschvink, Gould, 1981.)

вращающий момент одной или нескольких однодоменных частиц, определяет направление внешнего поля. Общий для всех моделей вопрос – соотношение между энергией взаимодействия магнитных полей частиц магнетита с геомагнитным полем и энергией теплового «шума» (kT, где k – константа Больцмана, T – абсолютная температура): если энергия взаимодействия меньше kT, то это взаимодействие просто не будет заметно на фоне «шума». Киршвинк и Гоулд показали, что энергия взаимодействия однодоменных кристаллов в их моделях может быть равна или больше kT, т. е. механизм «постоянного магнита» представляется вполне вероятным.

Второе свойство магнетита, которое могло бы использоваться в магниторецепторе, суперпарамагнетизм, несколько сложнее. Частицы магнетита, имеющие размеры меньше, чем размер одиночного стабильного домена, тем не менее обладают собственными магнитными моментами и в отличие от парамагнетиков сохраняют их в отсутствие внешнего поля. Однако направление этих моментов нестабильно и имеет тенденцию отслеживать направление внешних полей. В отсутствие внешнего поля достаточной величины моменты распределяются случайным образом в соответствии с тепловыми колебаниями. Таким образом, направление вектора магнитного момента суперпарамагнитной частицы можно изменить, не приводя ее в движение. Как и в случае однодоменного механизма «стрелки компаса» (Gould, 1980b), многочисленные «суперпарамагнитные» рецепторы также вполне допустимы (Kirschvink, Gould, 1981), хотя интуитивно это менее очевидно. На рис. 18.9 показан пример такого гипотетического рецептора. Это эластичный, детектирующий натяжение стержень, в который встроен ряд суперпарамагнитных частиц. При наложении перпендикулярно стержню внешнего поля магнитные моменты частиц в результате переориентирования параллельно полю начинают отталкиваться друг от друга, и стержень удлиняется.

Если внешнее поле параллельно длинной оси стержня, магнитные моменты ориентируются друг за другом, частицы взаимно притягиваются, и стержень сокращается. Если несколько таких рецепторов расположены соответствующим образом, то животное сможет измерять и величину, и направление (но не полярность) окружающего поля (с одним стержнем нельзя было бы отличить величину от направления). Как и для однодоменных моделей, в этом случае энергия взаимодействия достаточно велика по сравнению с тепловым «шумом», и при наличии соответствующего числа частиц не исключено, что генерируемые силы могут быть зарегистрированы нервной системой (Kirschvink, Gould, 1981).

6.3. Магниты пчел

Пчелы, по-видимому, обладают магнетитом, из которого может быть создан как постоянный магнит, так и суперпарамагнитный детектор. Исходя из имеющихся данных, нельзя сказать, какой из этих механизмов (если не оба) используется. Впервые постоянные магнитные моменты у пчел обнаружили Гоулд с соавторами (Gould et al., 1978). Эти моменты ориентированы поперек длинной оси тела пчелы в горизонтальной плоскости и, вероятнее всего, создаются моментами многочисленных однодоменных частиц магнетита. Согласно описанным выше моделям (Kirschvink, Gould, 1981; Kirschvink, 1981), способность пчел чувствовать магнитные поля можно разумно объяснить наличием этих однодоменных частиц. Гоулд и др. (Gould et al., 1980), однако, обнаружили, что некоторые из исследованных пчел не обладают постоянным магнитным моментом, но тем не менее могут ориентировать свои горизонтальные танцы в соответствии с внешними полями. Аналогично вели себя пчелы, которые предварительно были искусственно «размагничены» в сильном переменном поле. Эти факты свидетельствуют против гипотезы «постоянного магнита», но не позволяют полностью исключить ее по двум причинам. Во-первых, однодоменные частицы пчел, вероятно, обладают сильной анизотропией (Gould et al., 1978) и имеют тенденцию выстраивать свои магнитные моменты вдоль длинных осей. Поэтому процедура размагничивания переменным полем (Gould et al., 1980) делает расположение моментов частиц неупорядоченным, но при этом момент каждой частицы будет случайным образом ориентирован в одном из только двух возможных направлений вдоль длинной оси. Если у пчелы магнитные моменты одной половины частиц ориентированы в одну сторону, а другой половины – в противоположную, то суммарный момент равен нулю, и «размагниченные» пчелы не будут обладать собственным магнитным полем. Однако случайной при этом стала лишь *полярность* полей частиц, в то время как *их оси* не изменились. Если бы для используемого пчелами детектора с постоянным магнитом полярность была безразлична – как, например, в случае простого детектора вращающего момента «стрелки компаса» (другие примеры см. Kirschvink, Gould,

1981) – то процедура размагничивания вряд ли в первую очередь повлияла бы на ориентацию пчел в магнитном поле. Более того, идея о том, что реальный детектор пчел действительно игнорирует полярность, подтверждается данными по поведению пчел: пчелы [а также птицы (Wiltschko, Wiltschko, 1972; Walcott, Green, 1974)] не проявляют никаких признаков способности определять полярность поля. Вторая причина, по которой гипотеза «постоянного магнита» не может быть отвергнута, проще: возможно, «немагнитные» пчелы Гоулда и его коллег на самом деле обладали магнитными полями, но эти поля были слишком слабыми и авторам просто не удалось их зарегистрировать. Однако, как отмечает Киршвинк (Kirschvink, 1981), это возражение отпадает, если пчелы используют гипотетический детектор с постоянным магнитом для определения величины поля с таким высоким разрешением, которое следует из поведенческих данных (разд. 6.1). Как показывают расчеты (Kirschvink, Gould, 1981; Yorke, 1981), количество необходимого для обеспечения такой чувствительности однодоменного магнетита легко регистрируется аппаратурой, которой располагали Гоулд с коллегами. К сожалению, эти вопросы приходится оставить открытыми, так как пока мы не можем с уверенностью сказать, умеют ли пчелы на самом деле определять величину поля с такой точностью.

Хотя «аксиальный» вариант гипотезы «постоянного магнита» не может быть отвергнут, гипотеза «суперпарамагнетика» выглядит более привлекательной. Прежде всего и размеры, и число однодоменных частиц, по-видимому, широко варьируют у пчел (Gould et al., 1978, 1980). Все исследованные взрослые пчелы имеют существенное количество ($2 \cdot 10^8$) суперпарамагнитных частиц, размеры которых распределены в довольно узких пределах – от 300 до 350 Å (рис. 18.10). Такое единообразие уже предполагает биологическую функцию (Gould et al., 1980). Кроме того, как и одноосевой постоянный магнит, детектор на основе суперпарамагнитных частиц не должен размагничиваться переменным полем, поэтому и в этом случае нет противоречий с результатами Гоулда и др. (Gould et al., 1980). Наконец, большинство механизмов, основанных на поперечно-ориентированных одиночных доменах, трудно согласовать с наблюдениями Линдауэра и Мартина (Lindauer, Martin, 1972) за ошибками направления (разд. 2). Напомним, что ошибок направления не было, если виляющий пробег был ориентирован вдоль силовых линий магнитного поля, т. е. когда вращающий момент одиночных доменов, расположенных поперек длинной оси тела, был максимальным. Ошибок направления не было также в отсутствие поля, когда вращающий момент, действующий на эти домены, должен быть минимальным. Как указывают Гоулд и др. (Gould et al., 1980), трудно представить себе, каким образом и максимальный, и минимальный отклик детектора может приводить к одинаковой поведенческой реакции. Не менее странно, что пчелы, танцующие перпендикулярно линиям поля – ситуация с точки зрения поперечно-ориентированных доменов, аналогичная нулевому полю, при которой вращающий момент минима-

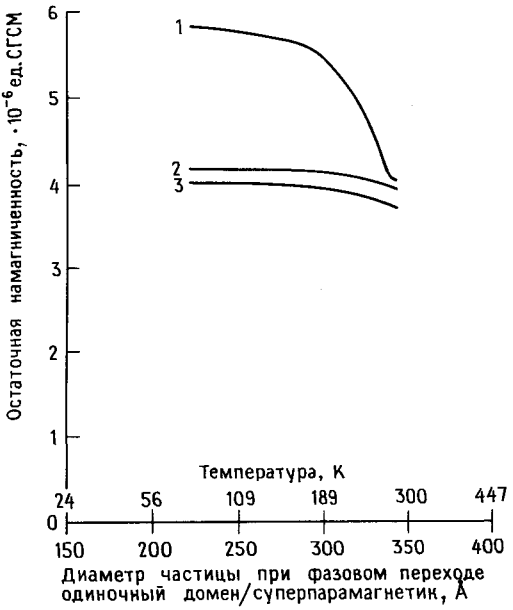


Рис. 18.10. Время релаксации магнитных доменов в супермагнитных частицах рабочей пчелы экспоненциально возрастает при понижении температуры. Следовательно, частицы, которые при комнатной температуре (300 К) являются суперпарамагнитными, при температуре жидкого азота (77 К) будут вести себя как одиночные домены, способные сохранять остаточную намагниченность. Напротив, если переход суперпарамагнетик/одиночный домен проводить, нагревая частицы в отсутствие внешнего магнитного поля, остаточная намагниченность, свойственная частицам при низких температурах, исчезнет. Температура, при которой остаточная намагниченность пропадает, указывает на размеры соответствующих частиц (см. значения по оси абсцисс). Для определения размеров суперпарамагнитных гранул пчел охлаждали до 77 К в сильном магнитном поле (3000 Гс), которое ориентирует направления магнитных моментов всех доменов. Кривая *1* показывает остаточную намагниченность одной пчелы при нагревании в отсутствие внешнего поля в криогенном магнитометре. Бóльшая часть намагниченности пропадает при температуре фазового перехода, соответствующей размерам частиц от 300 до 325 Å. Так как магнитная сфера диаметром 325 Å имеет момент $\sim 8{,}6 \cdot 10^{-11}$ ед. СГСМ, для того чтобы объяснить полученную остаточную намагниченность, пчела должна иметь около $2 \cdot 10^8$ таких частиц. Кривые *2* и *3* показывают соответствующие зависимости в отсутствие сильного магнитного поля. (Kirschvink, Gould, 1981.)

лен,– тем не менее демонстрируют максимальные ошибки направления (Gould et al., 1980). Подобных проблем не возникает, если принять некоторые из суперпарамагнитных механизмов, предложенных Киршвинком и Гоулдом (Kirschvink, Gould, 1981). Нам кажется, что гипотеза «суперпарамагнетика» в настоящее время является наиболее правдоподобной.

6.4. Анатомия

Некоторый прогресс наметился в локализации основанного на магнетите гипотетического рецептора. Для начала Гоулд и др. (Gould et al., 1978) отделили головные, грудные и брюшные отделы 100 высушенных пчел, размельчили их и пропустили через устройство, позволяющее отделить постоянные магниты и суперпарамагнитный материал от остатка. Магнитную фракцию содержали только брюшные отделы. Затем авторы отпрепарировали две высушенные пчелы с помощью немагнитных инструментов и измерили остаточную намагниченность различных частей. Постоянные магниты были найдены только в передней трети брюшка. (О локализации суперпарамагнитных частиц ничего не известно.) С учетом данных Гоулда и его коллег, Кутербах и др. (Kuterbach et al., 1982) нашли в каждом брюшном сегменте полоску клеток (по-видимому, иннервированных), содержащих большое число богатых железом гранул. Эти гранулы несколько варьируют по форме и размерам (от 0,5 до 1,0 мкм) и состоят из гидроксида железа в некристаллической форме. Авторы отмечают, что это соединение обычно парамагнитно при комнатной температуре и, следовательно, не может вносить вклад в постоянную намагниченность (Gould et al., 1978). Данный материал, однако, является предшественником магнетита в биосинтезе у хитонов (Towe, Lowenstam, 1967; Kirschvink, Lowenstam, 1979) и магниточувствительных бактерий (Frankel et al., 1979), и для того чтобы объяснить магнитные моменты пчел, измеренные Гоулдом и соавторами, достаточно восстановить до магнетита лишь 0,33% найденного у них гидроксида железа, т. е. неощутимо малое его количество.

Из данных Кутербаха можно сделать целый ряд выводов, и независимо от того, помогут или не помогут они окончательно локализовать и охарактеризовать магнитные детекторы пчел, они безусловно позволят нам сузить круг анатомических поисков, по крайней мере на данном этапе исследования.

7. Краткое содержание и заключение

Из обсуждавшихся выше поведенческих наблюдений и экспериментов Линдауэра и Мартина ясно, что пчелы умеют определять и использовать по крайней мере для ориентации направления (но не полярность) магнитных полей даже меньших по величине, чем геомагнитное. Способность пчел определять величину поля, особенно с точностью 1–10 нТл (о чем свидетельствуют некоторые результаты Линдауэра и Мартина), доказана пока недостаточно убедительно и требует подтверждения экспериментами с искусственно управляемым магнитным полем. Такие эксперименты сейчас проводятся.

Основой магниторецепторного механизма пчел, вероятно, являются маленькие частицы магнетита. В пользу этого свидетельствуют два довода: 1) альтернативные механизмы, основанные на электромагнит-

ной индукции и парамагнетизме, маловероятны; 2) пчелы содержат значительные количества магнетита как в однодоменной, так и в суперпарамагнитной форме, которые теоретически могут быть использованы для создания соответствующих рецепторов. Мы не знаем, какой из двух механизмов (или оба) реализуется на самом деле, но косвенные указания свидетельствуют скорее в пользу гипотезы «суперпарамагнетика», чем гипотезы «постоянного магнита». Поведенческие эксперименты не позволяют окончательно разрешить этот вопрос, но они могут помочь в углублении наших знаний о функциях этого детектора.

Недавно в брюшном отделе пчел были обнаружены железосодержащие клетки, однако найденные в них гранулы представляют собой не магнетит, а гидроксид железа, известный как биосинтетический предшественник магнетита. Более подробную информацию о локализации частиц магнетита (как суперпарамагнитных, так и однодоменных), а также более точные поведенческие данные о возможностях детектора нам еще предстоит получить. И лишь после этого мы сможем оправданно обратиться со своими вопросами к нейрофизиологам, усилиями которых почти наверняка и будут получены окончательные ответы.

Добавления в корректуре. Уокер и Биттерман (Walker, Bitterman, 1985) показали, что у пчел-сборщиц можно выработать условный рефлекс на магнитные поля. Их методика включала в себя сочетание вознаграждения сахарным сиропом и определенные манипуляции с магнитным полем. Очень возможно, что эта система найдет применение в экспериментальном анализе магнитного чувства пчел.

Литература

Aschoff J. (1960). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **25**, 11–28.

Batschelet E., 1965. Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms, American Institute of Biological Sciences Monograph, Washington, D.C.

Batschelet E., 1972. Recent statistical methods for orientation data. In: Animal Orientation and Navigation (S.R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G.J. Jacob, and R.E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 61–91.

Brines M.L., 1978. Skylight polarization patterns as cues for honeybee orientation: Physical measurement and behavioral experiments, Thesis, Rockfeller University, Appendix B.

Butler R.F., Banerjee S.K. (1975). Theoretical single-domain grain size range in magnetite and titanomagnetite, J. Geophys. Res., **80**, 4049–4058.

Cope F.W. (1973). Biological sensitivity to weak magnetic fields due to biological superconductive Josephson junctions? Physiol. Chem. Phys., **5**, 173–176.

De Jong D. (1982). The orientation of comb-building by honeybees, J. Comp. Physiol., **147**, 495–501.

Frankel R.B., Blakemore R.P., Wolfe R.S. (1979). Magnetite in freshwater magnetic bacteria, Science, **203**, 1355–1357.

Gould J.L. (1975). Honeybee recruitment: The dance language controversy, Science, **189**, 685–693.

Gould J. L. (1980a). Sun compensation by bees, Science, **207**, 545–547.

Gould J. L. (1980b). The case for magnetic sensitivity in birds and bees (such as it is), Am. Sci., **68**, 256–267.

Gould J. L. (1982). The map sense of pigeons, Nature, **296**, 205–211.

Gould J. L. (1984). Processing of sun-azimuth information by honeybees, Anim. Behav., **32**, 149–152.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **202**, 1026–1028.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S., Brines M. L. (1980). Orientation by demagnetized bees, J. Exp. Biol., **86**, 1–8.

Hastings J. W., 1976. Basic features. In: The Molecular Basis of Circadian Rhythms (J. W. Hastings and H. G. Schweiger, eds.), Dahlem, Berlin, pp. 49–62.

Hastings J. W., Schweiger H. G. (eds.), 1976. The Molecular Basis of Circadian Rhythms, Dahlem, Berlin.

Hepworth D., Pickard R. S., Overshott K. J. (1980). Effects of the periodically intermittent application of a constant magnetic field on the mobility in darkness of worker honeybees, J. Apic. Res., **19**(3), 179–186.

Kalmijn A. J., 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. 3 (A. Fessard, ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 147–200.

Kalmijn A. J., 1978. Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 135–142.

Keeton W. T. (1974). The orientational and navigational basis of homing in birds, Adv. Study Behav., **5**, 47–132.

Kilbert K. (1979). Geräuschanalyze der Tanzlaute der Honigbiene (*Apis mellifica*) in unterschiedlichen magnetischen Feldsituationen, J. Comp. Physiol., **132**, 11–26.

Kirschvink J. L. (1981). The horizontal magnetic dance of the honey bee is compatible with a single domain ferromagnetic magnetoreceptor, BioSystems, **14**, 193–203.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals, BioSystems, **13**, 181–201.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **44**, 193–204.

Kuterbach D. A., Walcott B., Reeder R. J., Frankel R. B. (1982). Iron-containing cells in the honeybee (*Apis mellifera*), Science, **218**, 695–697.

Leask M. J. M. (1977). A physiological mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons, Nature, **267**, 144–145.

Lindauer M. (1963). Kompassorientierung, Ergeb. Biol., **26**, 158–181.

Lindauer M. (1976). Orientierung der Tiere, Verh. Dtsch. Zool. Ges., **1976**, 156–183.

Lindauer M., 1977. Recent advances in the orientation and learning of honeybees, Proc. XV Int. Congr. Entomol., pp. 450–460.

Lindauer M., Martin H. (1968). Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluss der Erdmagnetfelds, Z. Vgl. Physiol., **60**, 219–243.

Lindauer M., Martin H., 1972. Magnetic effects on dancing bees. In: Animal Orientation and Navigation (S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, and R. E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 559–567.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in dental capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Markl H. (1964). Geomenotaktische Fehloroentierung bei *Formica polyctena* Förster, Z. Vgl. Physiol., **48**, 552–586.

Martin H., Lindauer M. (1973). Orientierung im Erdmagnetfeld, Fortschr. Zool., **21**, 211–228.

Martin H., Lindauer M. (1977). Der Einfluss der Erdmagnetfelds und die Schwerorientierung der Honigbiene, J. Comp. Physiol., **122**, 145–187.

Martin U., Martin H., Lindauer M. (1977). Transplantation of a time-signal in honeybees, J. Comp. Physiol., **124**, 193–201.

Renner M. (1957). Neue Versuche üden Zeitsinn der Honigbiene, Z. Vgl. Physiol., **40**, 85–118.

Sweeney B. M., Hastings J. W. (1960). Effects of temperature upon diurnal rhythms, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **25**, 87–104.

Tomlinsin J., McGinty S., Kish J. (1981). Magnets curtail honeybee dancing, Anim. Behav., **29**, 307.

Towe K. M., Lowenstam H. A. (1967). Ultrastructure in development of iron mineralization in the radular teeth of *Cryptochiton stelleri* (Mollusca), J. Ultrastruct. Res., **17**, 1–13.

Von Frisch K., 1967. The Dance Language and Orientation of Bees, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Von Frisch K., 1974. Animal Architecture, Harcourt Brace Jovanovich, New York, pp. 93–94.

Von Frisch K., Lindauer M. (1961). Über die "Missweisung" bei den rich tungsweisenden Tänzen der Bienen, Naturwissenschaften, **48**, 585–594.

Walcott C., Green R. P. (1974). Orientation of homing pigeons is altered by a change in the direction of an applied magnetic field, Science, **184**, 180–182.

Walker H. M., Bittermann M. E., 1985. Conditioned responding to magnetic fields by honeybees, J. Comp. Physiol., in press.

Wiltschko W., Wiltschko R. (1972). Magnetic compasses of European robins, Science, **176**, 62–64.

Yorke E. D. (1979). A possible magnetic transducer in birds, J. Theor. Biol., **77**, 101–105.

Yorke E. D. (1981). Two consequence of magnetic material found in pigeons, J. Theor. Biol., **89**, 533–537.

Глава 19

БИОМАГНЕТИЗМ БАБОЧЕК. ИЗУЧЕНИЕ *DANAUS PLEXIPPUS* (LEPIDOPTERA, DANAIDAE)

Брюс Дж. Мак-Фадден, Дуглас С. Джонс[1]

1. Введение

Исследование магнитного материала живых организмов охватывает широкий круг объектов – от бактерий до человека. До недавнего времени считалось, что лишь в немногих таксонах встречается способность к биосинтезу магнитного минерала магнетита (Lowenstam, 1981). Как видно из других работ, включенных в настоящую книгу, в последние годы проводилось много исследований по идентификации магнитного материала у представителей всех классов позвоночных и экспериментальному изучению поведения соответствующих видов животных. Однако аналогичные исследования на беспозвоночных пока крайне малочисленны. В настоящей главе обсуждаются недавние биомагнитные исследования, проведенные на чешуекрылых – в основном на бабочках *Danaus plexippus*.

Биомагнетизму чешуекрылых уделялось сравнительно мало внимания. Можно упомянуть о том, что у совки *Noctua pronuba* изучалось «компасное» чувство (Baker, Mather, 1982). Результаты этих экспериментов показывают, что совки, помещенные в ориентационную клетку (аппарат Гельмгольца), реагируют на изменение направления внешнего магнитного поля изменением собственной ориентации. Авторы сделали вывод, что совкам (так же как пчелам и голубям; см. Dyer, Gould, 1981; Wiltschko et al., 1981) магнитное чувство может служить добавочным механизмом ориентировки в пространстве, особенно в облачные дни и ночи, когда невозможна ориентировка по Солнцу или звездам. Джонс и Мак-Фадден (Jones, MacFadden, 1982) обнаружили магнитный материал у активно мигрирующей данаиды *D. plexippus* (подробнее см. ниже). Джангрейс (Jungreis, 1982) предприняла поиски биомагнитного материала у девяти видов мигрирующих и немигрирующих бабочек (дневных и ночных) и сверчков. Она нашла, что только данаиды обладают значительной намагниченностью.

[1] *Bruce J. MacFadden*, Florida State Museum, University of Florida, Gainesville, Florida 32611. *Douglas S. Jones*, Department of Geology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611.

В этой главе приводятся результаты экспериментов по поиску магнитной биоминерализации у бабочки *D. plexippus*. Исследование данного вида было предпринято в первую очередь потому, что у него сильно выражена миграционная активность, и было интересно выяснить, играет ли здесь какую-либо роль магнетизм. Помимо поиска биогенного магнитного материала у данаид эта работа позволила поставить несколько общебиологических вопросов, остававшихся вне поля зрения в предыдущих работах по биомагнетизму у представителей других таксонов. Различно ли количество магнитного материала у самцов и самок? На какой стадии онтогенеза обособляется или синтезируется магнитный материал? Есть ли значительная разница в количестве магнитного материала у мигрирующих и немигрирующих видов? Вначале мы рассмотрим уже опубликованные результаты Джонса и Мак-Фаддена (Jones, MacFadden, 1982), а затем представим новые экспериментальные данные о времени синтеза магнитного материала в ходе онтогенеза и результаты сравнительного изучения *D. plexippus* и других данаид.

2. Распространение и жизненный цикл *D. plexippus*

В этом разделе представлен краткий обзор имеющихся данных (Brower, 1977) о биологии и жизненном цикле интересующего нас вида. Бабочка *D. plexippus* – представитель обширного семейства Danaidae, особенно широко распространенного в тропиках. Насколько известно, большинство данаид ведет относительно оседлый образ жизни, тогда как американский вид *D. plexippus* активно мигрирует. Это очень широко распространенный вид, его ареал простирается от Канады на севере до Патагонии на юге (Clark, 1941). В период, охватывающий конец весны, лето и раннюю осень, популяции *D. plexippus* можно обнаружить на большей части территории Северной Америки, где источником пищи для них служит ваточник, *Asclepias* (обширный род, включающий более 100 видов). Осенью североамериканские популяции осуществляют широкомасштабные миграции на юг (на расстояния до 4000 км) и таким образом избегают суровых зим. Некоторые западные колонии зимуют в Калифорнии; однако места зимовок восточных колоний стали известны сравнительно недавно. В 1970-е годы на очень ограниченном участке гористой местности на севере Мичоакана (центральная Мексика) была обнаружена зимующая колония данаид. Было подсчитано, что на территории одной из таких хорошо изученных «стоянок» (пункт α) одновременно находилось 13,8 млн. бабочек, а во всем горном районе число зимующих особей достигало 100 млн. (Brower, 1977).

Размножаются бабочки летом, находясь на территории Северной Америки. В процессе развития они проходят несколько стадий; яйцо, гусеница (пять личиночных возрастов), затем куколка и, наконец, взрослая особь (имаго). Весь цикл занимает около месяца. Молодая взрослая форма достигает половой зрелости через несколько дней после выхода

из куколки. Броуэр (Brower, 1977, p. 41) отмечал, что «миграция данаид очень отличается от перелета птиц, так как бабочки, летящие поздней осенью к югу, на несколько поколений моложе своих предшественниц, летевших предыдущей весной на север. Таким образом, их ежегодное возвращение к местам зимовок представляет собой сложный наследуемый механизм поведения, в котором научение не играет никакой роли».

3. Материал и методы

Чтобы убедиться в наличии магнитного материала, который мог бы использоваться для ориентации и навигации, начиная с 1980 г. мы производили сбор бабочек и исследовали их ткани с помощью криогенного магнитометра. Здесь мы опишем методы очистки препаратов и проведения измерений. Процедуры, связанные с выращиванием насекомых и выделением магнитного материала, а также другие эксперименты будут описаны далее в соответствующих разделах.

Из-за низкого уровня намагниченности многих организмов ($\sim 10^{-9}$–10^{-10} А·м^2) требуется хорошо продуманная постановка опытов, которая позволила бы избежать искажения результатов из-за загрязнения объекта. Чрезвычайно важно уметь аккуратно препарировать объект немагнитными инструментами. Мы пользовались инструментами из пластика или тефлона. Перед измерениями инструменты и образцы промывали в дважды дистиллированной воде. Чтобы исключить попадание загрязнений из воды, замороженные кубики дважды дистиллированной воды измеряли на магнитометре; при этом никакой намагниченности не обнаружилось.

Чтобы убедиться, что внешнее загрязнение удалено, все образцы сначала исследовали неочищенными. После промывки каждого образца измерения производили снова. Этот процесс – первоначальное измерение, промывка и повторное измерение – повторяли до тех пор, пока изменение магнитного момента не становилось пренебрежимо малым (т. е. объект, видимо, был очищен настолько, насколько это возможно).

В ряде экспериментов, где использовались взрослые особи, мы не смогли полностью очистить крылья и конечности. Возможно, они были загрязнены магнитными частичками, задержанными чешуйками и щетинками. Поэтому у взрослых особей мы исследовали на наличие магнитного материала только сегменты тела (голову, грудь и брюшко). Эти препараты первоначально очищали путем удаления максимально возможного числа наружных щетинок и чешуек, промывали дважды дистиллированной водой, а затем высушивали на воздухе.

Измерения магнитных моментов всех образцов проводили на сквид-магнитометре в лаборатории палеомагнетизма Флоридского университета. Устройство и технические данные этого прибора описаны Гори и Фуллером (Goree, Fuller, 1976; см. также статью Фуллера и др. в этой книге). Все вычисления проводили на мини-ЭВМ PET 2001. Образцы помещали в магнитометр на держателе из пластиковой ленты типа

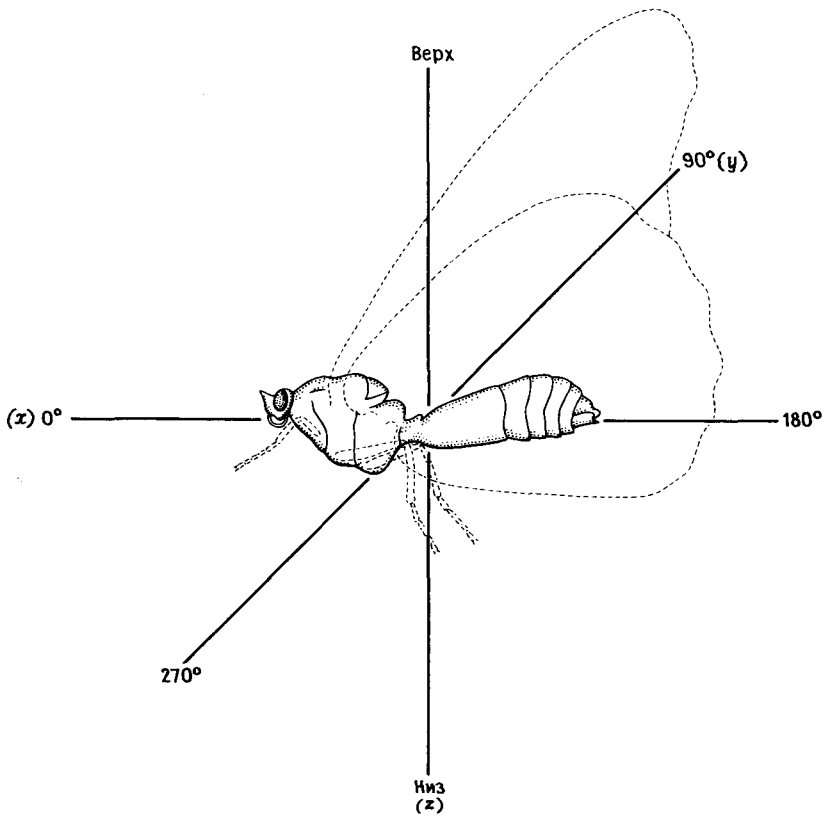


Рис. 19.1. Используемая в данной работе система координат, связанная с телом бабочки *Danaus plexippus* L. Четыре горизонтальных направления, в которых к телу приближали магнит: 0°–переднее; 90°–правое боковое; 180°–заднее; 270°–левое боковое. Два направления по вертикальной оси: верхнее (дорсальное) и нижнее (вентральное). Направления осей датчика в сквид-магнитометре относительно тела животного представлены как *x*, *y* и *z*. Положение крыльев и ног, которые в этой работе удалялись, показано пунктиром. (Jones, MacFadden, 1982.)

«скотч». Для каждого кусочка ленты перед использованием его в качестве держателя определяли фоновый магнитный момент. (Оказалось, что пластиковые коробки из-под предметных стекол, использовавшиеся в некоторых других исследованиях, обладали значительным магнитным моментом; в данной работе они не использовались.) Отдельные кусочки ленты, фоновый магнитный момент которых превышал $5 \cdot 10^{-11}$ А·м^2, тоже не использовались как держатели. Для каждого из трех направлений проводили 5–10 измерений намагниченности держателей, неочищенных и очищенных препаратов. Каждое из измерений

усредняли и перед вычислением магнитного момента вычитали величину фона ленты-держателя.

Для того чтобы выяснить, не могут ли данаиды искусственно намагничиваться, образцы вынимали из держателей и переносили в противоположный угол лаборатории, где каждый из них в течение 10 с находился около постоянного магнита, создававшего поле 500 или 3000 Гс. Чтобы предотвратить прямой контакт образцов с поверхностью магнита, их помещали в чистые пластиковые сосудики, а магнит – в пластиковый пакет. Таким образом, никакие магнитные частицы, притянутые магнитом, не могли загрязнить препарат. Образцы (за исключением яиц) намагничивались в одном из шести возможных направлений: 0, 90, 180, 270°, верх и низ (рис. 19.1).

4. Индуцированная намагниченность

В этом разделе обобщены результаты исследования Джонса и Мак-Фаддена (Jones, MacFadden, 1981). В соответствии с описанной выше методикой анализировались магнитные моменты 18 образцов, хранившихся в вакууме.

Естественную остаточную намагниченность (NRM) измеряли на тщательно очищенных препаратах (тело без крыльев и усиков). NRM ни одного из образцов не превышала уровня фоновых шумов магнитометра ($\sim 2 \cdot 10^{-11}$ А·м^2). Затем каждый экземпляр помещали в относительно сильное магнитное поле ($5 \cdot 10^{-2}$ Тл) известной ориентации и намагничивали в изотермических условиях (рис. 19.1). Во всех образцах была зарегистрирована значительная индуцированная нормальная (изотермическая) остаточная намагниченность (IRM) в пределах от 0,37 до $1{,}67 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 ($\bar{x} = 1{,}27 \cdot 10^{-9}$ А·м^2; $s = 0{,}77$). Последующие эксперименты с более сильным ($3 \cdot 10^{-1}$ Тл) постоянным магнитом показали, что значения, полученные в предыдущих измерениях с использованием магнита, создающего поле $5 \cdot 10^{-2}$ Тл, достигали точки насыщения или были близки к ней. Для локализации источника намагниченности десять образцов рассекали на две части – голову с грудью и брюшко (с помощью немагнитных инструментов). На долю головы с грудью пришлось более двух третей всей намагниченности со средним значением $0{,}88 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 (от 0,43 до $1{,}66 \cdot 10^{-9}$ А·м^2; $s = 0{,}36$). Намагниченность девяти абдоминальных отделов была значительно меньше: $0{,}24 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 (в пределах от 0,14 до $0{,}49 \cdot 10^{-9}$ А·м^2; $s = 0{,}18$). Дальнейший анализ показал, что большая часть магнитного материала сосредоточена в грудном отделе тела.

Для одного из шести возможных направлений внешнего поля (т. е. положений, в которых держали магнит; рис. 19.1) определили направление вектора индуцированной IRM каждого образца. Оказалось, что у *D. plexippus*, как и у пчел (Gould et al., 1978), направление вектора индуцированного магнитного момента совпадает с направлением приложенного поля, если магнит находится под углами 0, 90, 180 или 270° к длинной

оси тела. По непонятной причине намагничивание препаратов внешним полем, направленным вдоль оси z (ориентации «верх» и «низ»), не дало согласующихся результатов. Это могло быть обусловлено либо какими-то внутренними свойствами магнитного материала бабочек, либо анизотропией магнита. Было установлено, что незначительные колебания интенсивности или направления индуцированной намагниченности нельзя объяснить половым диморфизмом.

5. Онтогенез минерализации магнитного вещества

Чтобы выяснить, на какой стадии онтогенеза синтезируется магнитный материал, особей *D. plexippus* выращивали в искусственных условиях. Ежедневно на протяжении всех стадий развития у них измеряли магнитный момент. 13 и 14 апреля 1982 г. яйца и гусеницы (от 1-го до 3-го возраста) были собраны с насаждений ваточника *Asclepias humistrata* в ботаническом саду Канапаха в Гейнсвилле (Флорида). В течение последующих 3–4 нед велось непрерывное наблюдение за развитием этих особей.

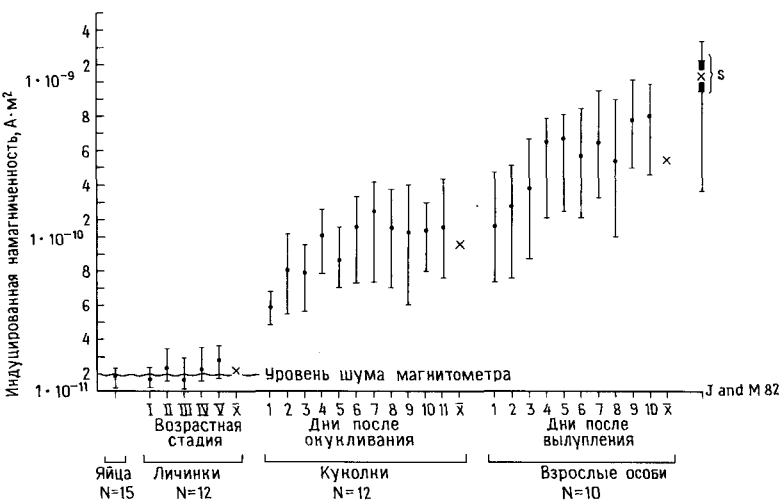


Рис. 19.2. Индуцированная IRM флоридских бабочек *D. plexippus* на различных стадиях онтогенеза. Представлены средние значения и границы вариаций. Относительные скорости синтеза магнитного материала для куколок и молодых имаго определены по наклонам линий «наилучшего соответствия»: $y = 0{,}69x + 0{,}09$, $r = 0{,}61$ (куколки) и $y = 2{,}13x + 0{,}61$, $r = 0{,}86$ (взрослые особи). В правом конце оси x (J and M 82) представлены данные для бабочек, выловленных в пункте α (Мичоакан, центральная часть Мексики). (Jones, MacFadden, 1982.)

При измерении исходной NRM яиц и гусениц были получены значения в пределах от $1{,}73 \cdot 10^{-11}$ до $2{,}45 \cdot 10^{-11}$ А·м^2, мало отличимые от фонового шума измерительного прибора ($2 \cdot 10^{-11}$ А·м^2; рис. 19.2). Ежедневно измеряли NRM гусениц от 1-го до 5-го возраста, затем гусениц помещали в сильное ($3 \cdot 10^{-1}$ Тл) магнитное поле, после чего у них определяли величину индуцированной IRM. Отсутствие NRM и крайне низкие значения IRM для всех личиночных возрастов (рис. 19.2) свидетельствуют об отсутствии магнитного материала на этих стадиях онтогенеза.

Окукливание происходило между 22 и 27 апреля. Куколок очищали, помещали в магнитное поле $3 \cdot 10^{-1}$ Тл и затем регистрировали уровень намагниченности. Эту процедуру повторяли ежедневно в течение 10–11 дней куколочной стадии. Значения индуцированной IRM для куколок вначале были низкими (рис. 19.2), но к концу этой стадии жизненного цикла возрастали до 10^{-10} А·м^2; среднее значение, равное $0{,}95 \cdot 10^{-10}$ А·м^2, позволяет предполагать, что небольшое, но значимое количество магнитного материала синтезируется в переходный период от личинки к взрослой особи. Поскольку между куколкой и окружающей средой происходит только газообмен, появление магнитного материала на стадии куколки, по всей видимости, связано с его синтезом in vivo во время гистологической реорганизации (т. е. не может быть результатом загрязнения).

Выход взрослых бабочек из куколок происходил между 3 и 7 мая. Всех взрослых особей вновь очищали, помещали в сильное магнитное поле и измеряли намагниченность. Это делали ежедневно в течение последующих 8–10 дней. Как видно из рис. 19.2, значения индуцированной IRM только что выведшихся бабочек было сравнимо с намагниченностью на стадии поздней куколки. В первые четыре дня после выведения средний уровень IRM возрастал до измеренных ранее значений, характерных для взрослых бабочек. Как и в предыдущих опытах с 18 взрослыми особями (Jones, MacFadden, 1982), направление вектора индуцированной IRM довольно точно соответствовало направлению приложенного поля. Как показали повторные измерения на препарированных животных, большая часть (около 65%) магнитного момента локализовалась в грудном отделе, что согласуется с прежними результатами (Jones, MacFadden, 1982). Судя по значениям IRM (рис. 19.2), скорость синтеза магнитного материала у молодых имаго значительно выше, чем у куколок.

Таким образом, из полученных данных следует, что яйца и гусеницы не содержат регистрируемого магнитного материала. Значительное количество его синтезируется на стадии куколки, и этот процесс продолжается у молодых бабочек. Через четыре дня после выведения имаго индуцированная IRM обычно достигает величин того порядка, который характерен для половозрелых особей (рис. 19.2; Jones, MacFadden, 1982).

6. Внутривидовые и межвидовые различия в намагниченности

Для оценки различий в намагниченности представителей аллопатрических популяций *D. plexippus* были исследованы особи, пойманные в четырех местах во Флориде и Центральной Америке (табл. 19.1). В

Таблица 19.1. Индуцированная IRM очищенных препаратов *Danaus plexippus* и других бабочек-данаид[1)]

Вид	Место отлова	N	$\bar{x} \cdot 10^{-9}$, А·м^2	s
D. plexippus	Пункт α, Мичоакан, Мексика	18	1,27[2)]	0,77
	Маяк Св. Марка, Апалачикола, Флорида	3	1,75	1,28
	Сальвадор	3	2,98	1,23
	Канделариа, Лохина, шт. Оахака, Мексика	2	2,21	0,69
Все *D. plexippus*		25	1,61	1,02
D. gilippus	Жакарей, Бразилия	2	1,23	0,54
	Кали, Колумбия	3	0,41	0,32
	Ла-Либертад, Сальвадор	3	0,84	0,23
Все *D. gilippus*		8	0,78[3)]	0,45
Lycorea cleobea	Чьяпас, Мексика	3	0,30	0,17
	Санта-Текла, Сальвадор	3	0,74	0,74
Все *L. cleobea*		6	0,52[3)]	0,54
D. philene	О-ва Тробриан, Папуа Новая Гвинея	3	0,09[3)]	0,01

[1)] См. Jones, MacFadden, 1982.
[2)] Статистически значимая величина, $P < 0{,}05$.
[3)] Статистически значимая величина, $P < 0{,}01$.

апалачиколской популяции (Флорида) была измерена намагниченность как живых, так и законсервированных особей. В отличие от относительно высокой NRM ($1{,}2 \cdot 10^{-9}$ А·м^2), обнаруженной у пчел (Gould et al., 1978), у *D. plexippus* из района Апалачиколы был найден меньший, но значимый уровень естественной намагниченности ($\bar{x} = 1{,}91 \cdot 10^{-10}$ А·м^2, $N = 3$). Только что пойманных особей консервировали на несколько дней замораживанием, затем препарировали и помещали в сильное магнитное поле. Среднее значение IRM этих образцов составило $1{,}75 \cdot 10^{-9}$ А·м^2, и направление вектора намагниченности совпадало с направлением приложенного поля. У консервированных особей из других мест обитания (табл. 19.1) тоже выявлялась слабая NRM. Однако после намагничивания в сильном поле средние значения индуцированно-

го магнитного момента составили $2{,}98 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 (Сальвадор), 2,21 × $\times 10^{-9}$ А·м^2 (Оахака, Мексика) и $1{,}27 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 (Чьяпас, Мексика). Из этих результатов видно, что особи из различных популяций имеют относительно высокий уровень IRM и, следовательно, большее по сравнению с другими видами данаид (см. ниже) количество магнитного материала.

Для оценки различий в намагниченности у разных видов данаид была определена намагниченность тщательно очищенных и препарированных экземпляров *D. gilippus, Lycorea cleobea* и *D. philene* (табл. 19.1). Средние значения IRM у этих бабочек составили $0{,}78 \cdot 10^{-9}$, $0{,}52 \cdot 10^{-9}$ и $0{,}09 \cdot 10^{-9}$ А·м^2 соответственно. Анализ на основе модели I ANOVA показал, что эти различия статистически значимы как при сравнении разных видов (отмечены индексом[3)] в табл. 19.1, $P < 0{,}01$), так и при сравнении отдельных популяций вида *D. plexippus* (отмечены индексом[2)] в табл. 19.1, $P < 0{,}05$). После дальнейшего анализа данных по критерию Стьюдента – Ньюмена – Келса выяснилось, что по индуцированной IRM *D. plexippus* достоверно отличается от трех других видов, а различия между этими тремя видами недостоверны ($P < 0{,}05$); популяции *D. plexippus* из Сальвадора и Мичоакана оказались статистически различимыми ($P < 0{,}05$). Однако ввиду малых размеров выборок нужна известная осторожность в интерпретации полученных результатов, и требуются дальнейшие исследования в этом направлении, в том числе изучение сезонных, географических и видовых вариаций. Приведенные результаты интересны хотя бы потому, что вместе с данными о *D. plexippus* они дают представление о масштабах различий намагниченности у исследованных данаид.

7. Попытки охарактеризовать магнитный материал

Для выяснения природы магнитного материала, ответственного за индуцированную IRM *D. plexippus*, и его доменной структуры использовалось несколько подходов. К сожалению, полученные нами результаты не слишком определенны; пока мы можем лишь сказать, что этот материал – скорее всего магнетит, однако ни один из наших тестов не позволяет однозначно судить о состоянии этого магнетита и о его доменной структуре.

Вначале мы попытались непосредственно выделить частицы магнитного материала, воспользовавшись методикой Уокера и др. (см. гл. 5). Около двух дюжин тщательно очищенных бабочек (голова, грудь и брюшко; крылья и ноги удалены) поместили в концентрированный раствор гипохлорита (имеющийся в продаже отбеливатель). Через несколько дней большая часть белков и липидов растворялась, и относительно инертный остаток в основном состоял из содержащего хитин материала, плавающего на поверхности. Затем, чтобы собрать

частицы магнитного материала, мы поднесли к этому раствору постоянный магнит, создающий поле $5 \cdot 10^{-2}$ Тл. Однако сконцентрировать какие-либо видимые невооруженным глазом частицы таким образом не удалось. Затем плавающий на поверхности хитиновый материал удалили, а оставшуюся жидкость переносили пипеткой на предметные стекла и высушивали на воздухе. Попытки обнаружить с помощью светового микроскопа под масляной иммерсией какие-либо видимые частички магнитного материала также не увенчались успехом. Более того, рентгеноструктурный анализ сухого остатка не выявил в нем присутствия какой-либо магнитной минеральной фазы. Возможно, эта неудача связана с недостаточным числом использованных бабочек – в них могло быть слишком мало магнитного материала, чтобы обнаружить его под микроскопом или с помощью рентгеновского дифрактометра.

Мы попытались выяснить природу магнитного материала косвенным путем – с помощью низкотемпературных экспериментов. Сначала пять отмытых бабочек были заморожены до температуры жидкого азота (– 196°C) и помещены в магнитометр при комнатной температуре. К телу бабочки была прикреплена термопара, с помощью которой регистрировали изменение температуры во времени. Затем мы вновь замораживали этих бабочек, быстро помещали их в магнитометр уже без термопары и следили за изменением намагниченности. В этих опытах значительное падение намагниченности было зарегистрировано в момент, соответствующий нагреванию до температуры около – 150°C. Такое явление наблюдали также в опытах с пчелами (Gould et al., 1978, p. 1028). Авторы цитируемой работы пишут: «Наличие магнетита у трех живых пчел проверялось путем замораживания их в жидком азоте до – 196°C и последующей регистрации остаточной намагниченности при нагревании до температуры выше изотропной точки магнетита (– 143°C). Во всех случаях намагниченность образцов несколько уменьшалась при этой температуре, что указывает на присутствие в образцах магнетита...» (см. Ozima et al., 1964; Levi, Merrill, 1978). Таким образом, результаты опытов с бабочками-данаидами и с пчелами сходны и указывают на возможное присутствие магнетита. Для выяснения размеров частиц и доменов необходимы дальнейшие исследования.

8. Заключение и выводы

Исходя из представленных выше новых данных и из результатов, полученных ранее (Jones, MacFadden, 1982), мы пришли к заключению, что в организме бабочек *D. plexippus* содержится биологически синтезируемый магнитный материал. Он сосредоточен в основном в грудном отделе и синтезируется in vivo на стадиях куколки и раннего имаго. Яйца и гусеницы не содержат магнитного материала. У *D. plexippus* магнитный материал, по-видимому, представляет собой магнетит, хотя окончательно это не доказано. В отличие от трех других, относительно оседлых, видов данаид бабочки из нескольких аллопатрических популя-

ций *D. plexippus* неизменно демонстрировали высокий уровень IRM. Есть ли корреляция между количеством магнитного материала и его использованием в качестве магниторецептора? Может ли магнитный материал *D. plexippus* служить магниторецептором во время миграций? Из данных о различиях в намагниченности следует, что присутствие магнитного материала у других видов данаид не подчиняется закону «всё или ничего». Тем не менее между мигрирующими и немигрирующими видами обнаруживается достоверное различие.

Полученные результаты не доказывают, что *D. plexippus* использует магнитный материал для ориентации в геомагнитном поле. Для подтверждения магниторецепции этого вида необходимо дальнейшее исследование поведения бабочек. Сезонные, биогеографические и онтогенетические вариации намагниченности данаид и других чешуекрылых нуждаются в дальнейшем изучении, так же как и вопрос о природе магнитного материала. Интересно было бы также выяснить, нет ли такого материала у других, еще не исследованных видов бабочек. Известно, однако, что у многих чешуекрылых магнитного материала нет (Jungreis, 1982). Для выяснения природы и распространенности биогенного магнитного материала у бабочек необходимы дальнейшие исследования.

Благодарности. Мы благодарим Л. Броуэра и Дж. Калверта из Университета шт. Флорида, а также Л. Миллера и Дж. Миллера из Алинского музея, предоставивших нам необходимые образцы и оказывавших всемерную поддержку во время работы. Мы выражаем признательность за критические замечания по первоначальному варианту рукописи Л. Броуэру, Дж. Коэну, Дж. Киршвинку, Л. Миллеру, Дж. Миллеру, Н. Уильямсу и К. Уилкинсу. Данное исследование субсидировалось NIH Biomedical Grants of the University of Florida. This is Contribution No. 5 from the University of Florida Paleomagnetic Laboratory.

Литература

Baker R. R., Mather J. G. (1982). Magnetic compass sense in the large yellow underwing moth, *Noctua pronuba L.*, Anim. Behav., **30**, 543–548.

Brower L. P. (1977). Monarch migration, Nat. Hist., **87**, 40–53.

Clark A. H. (1941). Notes on some North and Middle American danaid butterflies, Proc. U. S. Natl. Mus., **90**, 531–542.

Dyer F. C., Gould J. L. (1981). Honey bee orientation: A backup system for cloudy days, Science, **214**, 1041–1042.

Goree W. S., Fuller M. (1976). Magnetometers using RF-driven SQUIDS and their applications in rock magnetism and paleomagnetism, Rev. Geophys. Space Phys., **14**, 591–608.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Jones D. S., MacFadden B. J. (1982). Induced magnetization in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Insecta, Lepidoptera), J. Exp. Biol., **96**, 1–9.

Jungreis S. A., 1982. Biomagnetism: A possible orientation mechanism in migrating and non-migrating insects, Unpublished Master's thesis, University of Florida, Gainesville.

Levi S., Merrill R. T. (1978). Properties of single-domain, pseudo-single-domain, and multidomain magnetite, J. Geophys. Res., **83**, 309–323.

Lowenstam H. A. (1981). Minerals formed by organisms, Science, **211**, 1126–1131.

Ozima M., Ozima M., Akimoto S. (1964). Low temperature characteristics of remanent magnetization of magnetite, J. Geomagn. Geoelectr., **16**, 165–177.

Wiltschko R., Nohr D., Wiltschko W. (1981). Pigeons with a deficient sun compass use the magnetic compass, Science, **214**, 343–345.

Глава 20

МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ И БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ МАГНЕТИТА У РЫБ

Майкл М. Уокер, Джозеф Л. Киршвинк, Эндрью Э. Дайзон[1]

1. Введение

Многие животные, относящиеся к различным таксономическим группам, реагируют на какой-либо один или несколько разных параметров геомагнитного поля (Keeton, 1971, 1972; Lindauer, Martin, 1972; Wiltschko, 1972; Walcott, Green, 1974; Martin, Lindauer, 1977; Quinn, 1980; Wiltschko et al., 1981). Это могут быть реакции либо на направление, либо на величину магнитного поля. Магнитные «компасные» реакции обнаружены в опытах с возвращением голубей к дому (Walcott, Green, 1974) и в опытах с перелетными птицами, у которых наблюдалась направленная двигательная активность в ориентационной клетке (Wiltschko, 1972; Tesch, 1974; Quinn, 1980). Голуби, по-видимому, могут определять свое положение с точностью до 1–2 км, воспринимая какие-то особенности геомагнитного поля (Gould, 1980, 1982; Moore, 1980; Walcott, 1980). Такого рода реакции были выявлены при анализе направлений, в которых разлетались выпущенные голуби, а также скоростей возвращения их к дому, когда птиц выпускали в местах магнитных аномалий или во время магнитных бурь (Keeton, 1969, 1971, 1972; Gould, 1980, 1982; Walcott, 1980). Подробно эти исследования обсуждаются в гл. 12 настоящей книги.

Накапливаются экспериментальные данные о том, что рыбы тоже имеют «магнитный компас» и что у них можно выработать условнорефлекторный ответ на магнитные поля. У мальков и «серебрянок» нерки наблюдали безусловнорефлекторные компасные реакции (Quinn, 1980; Quinn et al., 1981; Quinn, Brannon, 1982). Рыбам, помещенным в

[1] *Michael M. Walker*, Southwest Fisheries Center Honolulu Laboratory, National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, Honolulu, Hawaii 96812, and Department of Zoology, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii 96822. *Joseph L. Kirschvink*, Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, California 91125. *Andrew E. Dizon*, Southwest Fisheries Center La Jolla Laboratory, National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, La Jolla, California 92038.

центр деревянного резервуара с четырьмя отсеками (Quinn, 1980; Quinn et al., 1981) или круглого сосуда с восемью радиально расположенными укрытиями (Quinn, Brannon, 1982), давали возможность войти в любой из отсеков или укрытий, выявляя таким образом, какое направление они предпочтут. При отсутствии зрительных ориентиров рыбы выбирали направление с помощью магнитного поля. Оказалось, что они предпочитали направление к озеру, в котором вывелись, или к тому месту, где из него вытекала вода.

Калмийн (Kalmijn, 1978) выработал рефлекс на направление магнитного поля у ската *Urolophus halleri*, применив следующую схему опыта: если рыба входила в огороженный участок аквариума, расположенный на магнитном юге, то она получала вознаграждение; если же она попадала в такой же участок, расположенный на магнитном западе, ее наказывали. Когда направление магнитного поля в аквариуме случайным образом изменяли, такая рыба в 90% проб выбирала участок, расположенный на магнитном юге.

При изучении магниточувствительности животных приходится встречаться с двумя главными проблемами. Первая из них связана с тем, что многие поведенческие результаты, полученные к настоящему времени, небезупречны с методологической точки зрения, не всегда воспроизводимы и мало что говорят о функционировании «магнитного чувства» (Emlen, 1975; Able, 1980; Griffin, 1982). Вторая трудность заключается в том, что пока неизвестно, где именно и каким образом детектируется магнитное поле (Able, 1980). Поэтому трудно спланировать и осуществить «решающие» опыты, чтобы получить нужные поведенческие, анатомические и нейрофизиологические доказательства наличия этого чувства у животных и проанализировать его возможности.

Опыты с условными рефлексами могли бы в принципе обеспечить нужную воспроизводимость и убедительность результатов, если требуется доказать факт магниточувствительности. Однако попытки выработать условный рефлекс на магнитные поля у животных большей частью не удавались (Able, 1980). В тех случаях, когда условный рефлекс вырабатывался (Reille, 1968; Bookman, 1977; Phillips, 1977; Kalmijn, 1978), впоследствии выяснялось, что либо результаты невоспроизводимы (Kreithen, Keeton, 1974; Beaugrand, 1976; Griffin, 1982), либо обнаруженная чувствительность не была проанализирована с психофизической точки зрения (Phillips, 1977; Kalmijn, 1978). Противоречивость результатов наводит на мысль, что постановка экспериментов, возможно, не годилась для выявления реакций на магнитные поля (Ossenkopp, Barbeito, 1978). Таким образом, пока еще нельзя безоговорочно отвергнуть или принять гипотезу о том, что животные способны воспринимать магнитные поля. Поэтому необходимы дальнейшие попытки получить четкие и воспроизводимые реакции на магнитное поле и выяснить их сенсорную основу.

Любая гипотеза, пытающаяся объяснить чувствительность животных к геомагнитному полю, должна иметь в виду механизм, с помощью

которого это поле могло бы вызывать регулярное изменение электрического потенциала мембраны рецепторной клетки. Для этого нужно, чтобы геомагнитное поле воздействовало на магниторецепторную клетку сильнее, чем тепловой шум, kT (Jungerman, Rosenblum, 1980). Этот механизм должен объяснять как общую компасную реакцию, так и очень высокую чувствительность, необходимую для детекции изменений в величине геомагнитного поля (Martin, Lindauer, 1977; Gould, 1980, 1982). И наконец, из гипотезы должны вытекать доступные для проверки предсказания относительно функционирования магниторецептора.

Среди выдвинутых гипотез магниторецепции можно отметить гипотезу электрической индукции (Kalmijn, 1974; Jungerman, Rosenblum, 1980), оптической накачки (Leask, 1977), жидкокристаллических эффектов (Russo, Caldwell, 1971) и биологической сверхпроводимости (Cope, 1971, 1973). Эти гипотезы указывают возможные источники энергии, достаточной для деполяризации клеточной мембраны, и тем самым для возможности обнаружить магнитное поле. Однако лишь немногие из них объясняют и наличие дирекциональных ответов на магнитное поле, наблюдаемых у животных, и чувствительность к очень малым изменениям величины магнитного поля, свойственную почтовым голубям и другим птицам (Southern, 1978; Gould, 1980, 1982; Walcott, 1980). Кроме того, в ряде случаев нет данных о существовании рецепторных клеток, которые вели бы себя так, как требуется (см., например, Cope, 1973). И наконец, магниторецепция, как известно, наблюдается в условиях, не соответствующих специфическим требованиям соответствующих гипотез (Quinn et al., 1981). Мы не хотим преждевременно отвергать все эти теоретические разработки. Однако трудности, связанные с перечисленными гипотезами о механизме сенсорного преобразования, заставляют думать, что дальнейшего изучения заслуживает и старая, более простая гипотеза о ферромагнитном преобразовании.

Мысль о том, что сила, действующая на магнитные частицы, может быть преобразована в нервный сигнал, была высказана независимо друг от друга рядом ученых (Ising, 1945; Lowenstam, 1962; Keeton, 1972). Эта идея получила подкрепление в открытии магнетита у бактерий, обладающих магнитотаксисом (Frankel et al., 1979; Frankel, Blakemore, 1980), у пчел (Gould et al., 1978), птиц (Walcott et al., 1979; Presti, Pettigrew, 1980) и млекопитающих (Zoeger et al., 1981). Теоретический анализ показывает, что там, где магнетит имеется в подходящей форме и в достаточном количестве, он может быть основой для очень чувствительной магниторецепторной системы, способной извлекать информацию о направлении и величине геомагнитного поля (Yorke, 1979, 1981; Kirschvink, Gould, 1981). Из этого анализа вытекают три важных предсказания: 1) магниторецепторы не должны зависеть в своей деятельности от каких-либо особых условий, кроме наличия магнитного поля; 2) должны быть отдельные рецепторы для направления и для величины магнитного поля; 3) точность определения компасного направления и порог чувствитель-

ности к изменениям величины поля должны лимитироваться физическими свойствами кристаллов магнетита (гл. 11).

Главными тестами для проверки гипотезы о роли магнетита должны быть поведенческие и физиологические опыты. Однако в этой главе описаны физические тесты, имеющие отношение к структуре и функции магниторецептора, основанного на магнетите. Они включают магнитометрические исследования, предназначенные для идентификации отложений магнетита в различных организмах, а также для анализа размеров, формы и расположения кристаллов. Второй способ идентификации минерала – это выделение магнитного материала и анализ его дифракционных спектров. Выделение позволяет также определить размеры и форму отдельных кристаллов и дает сведения о процессе биоминерализации.

Особенность этих исследований состоит в том, что в них приходится иметь дело с очень малыми количествами материала, и на результаты опыта могут легко повлиять различные загрязнения (Quinn et al., 1981; Jones, MacFadden, 1982; гл. 5). Поэтому при выявлении магнетита в биологических образцах важно проверять материал на наличие загрязнений. В случае цельных тканей для этого можно испытать, какое влияние окажет энергичная промывка и ультразвуковая очистка на магнитные свойства образцов, взятых для магнитометрии (Jones, MacFadden, 1982), а также исследовать магнитные свойства ферромагнитных загрязнений (Kirschvink et al., 1985; гл. 5). Определение микроэлементов, связанных с геологическими и полученными искусственным путем ферромагнитными материалами, а также исследование формы изолированных кристаллов открывают дальнейшие возможности для установления природы кристаллов.

В этой главе излагаются результаты наших исследований по магниторецепции и возможному механизму сенсорного преобразования, проведенных на желтопером тунце (*Thunnus albacares*) и других пелагических рыбах. Используя классический метод выработки дифференцировки (Woodard, Bitterman, 1974), мы получили у желтоперого тунца воспроизводимые ответы на магнитные поля, сходные по величине с земным. При помощи ряда магнитометрических и минералогических методик мы обнаружили, выделили и охарактеризовали магнетит у желтоперого тунца и других пелагических рыб. Хотя эти исследования не являются такими полными, как хотелось бы, они позволяют сравнивать результаты, полученные на представителях разных отрядов, что дает более общее представление о гипотетической магниторецепторной системе рыб. Далее мы рассматриваем эти результаты в их отношении к магниторецепции и биоминерализации магнетита.

2. Магнитная чувствительность у желтоперого тунца

Первое, что следует проверить в экспериментах с выработкой условных рефлексов,– это могут ли животные различать разные магнитные стимулы. Поэтому прежде всего должны быть выбраны процедуры, позволяющие выяснить этот вопрос. Необходимо подобрать экспериментальную ситуацию, процедуру испытаний, способ оценки реакций, характер реакций и стимулов, подлежащих различению. Когда будет установлено, что животное различает интересующие нас стимулы, дальнейшие детали исследования будут определяться проверяемой гипотезой (Kling, 1971).

В таких экспериментах будет выявляться научение, т. е. относительно устойчивое изменение поведения, обусловленное индивидуальным опытом (Kling, 1971). В частности, в экспериментах с дискриминативным научением видоизменяется какая-то доступная для измерения особенность поведения, приобретаемая в ходе обучения. При унитарной процедуре (да–нет) определяют ответ, который при разных условиях стимуляции получает положительное или отрицательное подкрепление. Дискриминативное научение можно оценить при сравнении готовности отвечать на разные стимулы (Bitterman, 1966). В других опытах определяют два дискретных ответа, которые не могут возникать одновременно. При действии одного из стимулов один из ответов вознаграждается, тогда как другой наказывается. Дифференцировка обнаруживается по тому, какую реакцию дает животное в разных условиях стимуляции (Bitterman, 1966).

Стратегию, использованную при изучении условных рефлексов на магнитное поле у животных, вкратце можно описать следующим образом. Поля были однородными, а движения животного – ограниченными; таким образом, оно не имело возможности приобрести информацию об окружающем магнитном поле (Meyer, Lambe, 1966; Reille, 1968; Kreithen, Keeton, 1974). В качестве дифференцировочного агента чаще всего использовалась полярность магнитного поля (Phillips, 1977; Kalmijn, 1978; Griffin, 1982). Подопытное животное обычно должно было сделать выбор между двумя разными ответами; при этом, за одним исключением (Meyer, Lambe, 1966), не требовалось давать многократные ответы (Bookman, 1977; Kalmijn, 1978; Griffin, 1982).

Магнитные поля – это стимулы, проникающие повсюду, поэтому в экспериментальных ситуациях их можно предъявлять только по одному – сначала одно, потом другое. Эксперименты с дифференцировкой, в которых стимулами служат магнитные поля, принадлежат к числу наиболее трудных для подопытных животных (Mackintosh, 1974); они часто не удаются даже при использовании хорошо изученных сильных раздражителей (Bitterman, 1979). В опытах с выбором пробы обычно прекращаются после первого ответа (см., например, Bookman, 1977; Kalmijn, 1978). Однако различение может стать более острым, если

животное должно отвечать несколько раз (Bitterman, 1979), как это бывает в опытах без выработки дифференцировки. Поэтому при изучении восприятия магнитных полей предпочтительна «унитарная» схема, а не опыты со сложными дифференцировками. Она дает испытуемым свободу передвижения (Kreithen, Keeton, 1974) и предоставляет им достаточно времени, чтобы ознакомиться с окружающей магнитной обстановкой и многократно прореагировать на нее во время испытания.

Для выработки условного рефлекса на магнитные поля у желтоперых тунцов мы определяли реакцию, которую требовалось совершить несколько раз, и эту реакцию подкрепляли в одних условиях магнитного поля и не подкрепляли в других, а затем сравнивали готовность, с которой проявлялся ответ в этих двух ситуациях. Рыбе нужно было проплыть через рамку из трубок размерами 60 × 30 см, которую на 30 с погружали в бассейн, а затем извлекали, так что в период между пробами рамка находилась вне бассейна. В каждой пробе рыбы могли несколько раз проплыть через рамку. Таким образом, за показатель поведенческого ответа при воздействии того или иного стимула принималось количество условнорефлекторных движений. Главное преимущество этого показателя в опытах с различением – его чувствительность: частота движений может в широких пределах и достаточно быстро изменяться при перемене экспериментальных условий (Kling, 1971).

Описываемые опыты были проведены в Кевало (Kewalo Research Facility of the Southwest Fischeries Center Honolulu Laboratory, National Marine Fisheries Service). Пойманных молодых (длиной 40–50 см) желтоперых тунцов испытывали индивидуально в одном из двух цилиндрических экспериментальных бассейнов (диаметр 6 м, глубина 0,75 м). Вокруг бассейна, не содержащего никакого металла, по его периметру было намотано 100 витков проволоки из магнитного материала № 18 AWG. Когда по ней пропускали постоянный ток силой 1 А, к фоновому полю добавлялось вертикально ориентированное магнитное поле. Это поле не было однородным: в центре бассейна оно составляло 10 мкТл, а по периферии 50 мкТл. Опускание и подъем рамки, через которую должна была проплывать рыба, включение и выключение тока через катушку и полуавтоматическая кормушка, укрепленная сбоку (Jemison et al., 1982), контролировались с помощью механических и электрических приспособлений из специального помещения. Это помещение было изолировано от бассейна и во время опыта затемнялось. За рыбой наблюдали через небольшие смотровые окна, и ее реакции регистрировались вручную.

Различия между двумя магнитными полями, использованными в дискриминационных тестах, состояли в следующем. Местное (гавайское) геомагнитное поле внутри бассейна было однородным. Это означает, что магнитное наклонение, магнитное склонение и общая величина магнитного поля были одинаковы во всем пространстве, занимаемом рыбой. Добавочное поле создавало внутри бассейна значительные радиальные градиенты магнитного наклонения и величины поля. Таким

образом, для дискриминации рыбе можно было предъявлять два магнитных поля с существенно различающимися параметрами. В процессе дискриминации рыба могла бы, по-видимому, учитывать различия в магнитном наклонении и в величине магнитного поля или в градиентах обоих этих параметров.

При исследовании дискриминации каждая проба начиналась с одновременного опускания в бассейн рамки и предъявления одного из стимулов – подкрепляемого (C^+) и неподкрепляемого (C^-). Подсчитывали все движения рыбы в течение 30 с. В пробах с C^+ рыба получала пищевое подкрепление после 30 с воздействия поля, если она обнаруживала условнорефлекторную реакцию. В пробах с C^- в конце тестового периода на 10 с включался «таймер наказания» («наказание» состояло в том, что рыбу лишали возможности получать пищевое подкрепление в ответ на C^-). Сеансы проводили ежедневно, в каждом сеансе было по 30 проб. C^+ и C^- предъявлялись по 15 раз, причем давалось не более трех одинаковых стимулов подряд. Для двух рыб подкрепляемым стимулом (C^+) служило нормальное геомагнитное поле, а для других – измененное поле.

Различение двух магнитных полей становилось заметным после двух сеансов по 30 предъявлений в каждом (рис. 20.1). В первый день относительное число реакций рыбы на оба стимула флуктуировало случайным образом. В конце второго дня у рыбы начинал обнаруживаться более высокий процент ответов на подкрепляемый стимул по сравнению с неподкрепляемым. У некоторых особей наблюдалось большее число ответов на неподкрепляемый стимул в период, непосредст-

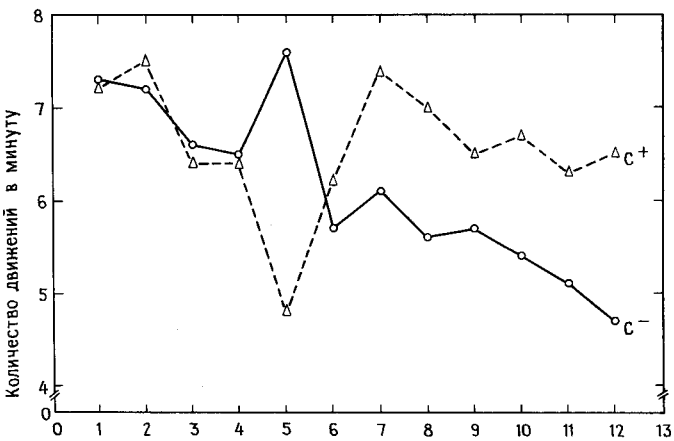


Рис. 20.1. Обучение желтоперых тунцов дифференцировке магнитных полей. Каждая точка – средний результат пяти проб с C^+ и C^- для четырех рыб. (Walker, 1984.)

венно предшествующий началу различения. Однако в третьем и четвертом сеансах относительное число ответов на C^+ было у всех рыб больше, чем на C^-, – они как будто бы правильно оценивали вероятность подкрепления или неподкрепления.

На всех рыбах было проведено не менее 120 проб в ходе четырех или более сеансов. Анализ среднеквадратичного отклонения числа ответных реакций на C^+ и C^- в ходе 120 проб, разделенных на два блока из 60 проб каждый (т. е. два первых и два последних сеанса), дал следующие результаты: $F_{1,3}$ (для C^+ и C^-) = 7,61, $P = 0{,}07$ и $F_{1,3}$ (для C^+ и C^- в «блоках») = 102,55, $P = 0{,}002$. Все другие способы сравнения в рамках данного анализа не обнаружили значимых различий между исследуемыми стимулами, т. е. основной результат состоит в том, что ответы на оба стимула статистически не различаются. Это связано с малой разницей в числе ответов на оба стимула, а также с вариабельностью частоты реакций. Однако подразделение проб на блоки показало, что поведение рыбы в третий и четвертый дни отличалось от ее поведения в первые два дня и что это изменение связано со стимулами, подлежащими различению. Другими словами, поведение рыбы изменилось в результате усвоения того, что при разных условиях магнитного поля ее реакция имеет разные последствия.

Для того чтобы проверить, не отвечали ли рыбы на какие-то другие сигналы, связанные с окружающей обстановкой или экспериментатором, на одной рыбе провели контрольные опыты такого рода: один из проводов, обмотанных вокруг бассейна, отсоединяли от источника питания, а все остальное оставляли без изменений. Процент реакций на подкрепляемые и неподкрепляемые стимулы в этот период флуктуировал случайным образом (рис. 20.2). Когда цепь замыкали, рыба снова начинала прогнозировать наличие или отсутствие подкрепления и реагировала соответствующим образом (рис. 20.2). Однако различие относительного числа ответов на оба стимула было меньшим, чем до этих

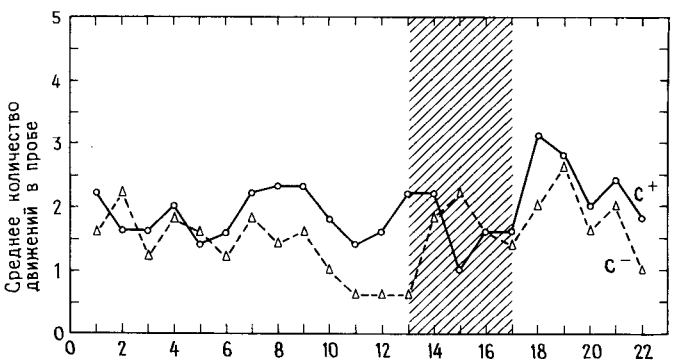


Рис. 20.2. Ход обучения дифференцировке магнитных полей у одного желтоперого тунца (заштрихованная область – контрольные пробы). (Walker, 1984.)

контрольных проб. В последующих опытах использовали двойной слепой контроль, и оказалось, что две рыбы хорошо различают оба магнитных поля (Walker, 1984). Из этого мы заключаем, что именно магнитные поля служили для рыб сигналами, позволявшими ожидать подкрепления или неподкрепления реакции.

3. Выявление магнитного материала у рыб

Как уже отмечалось, в магниторецепторе энергия взаимодействия между частичками магнетита и геомагнитным полем должна вызывать определенный сдвиг мембранного потенциала. Киршвинк и Уокер (гл. 11) предполагают, что на уровне рецептора первостепенное значение имеют энергетические факторы, и показывают, что для магниторецепции наиболее пригодны однодоменные частицы магнетита. Чтобы преобразовать энергию взаимодействия частиц с геомагнитным полем в нервный сигнал, они должны обладать хотя бы небольшой подвижностью; тогда внешнее поле будет действовать на них упорядочивающим образом и их положение или перемещение может использоваться для преобразования магнитных стимулов в механические.

При свободном вращении кристаллов магнетита в магниторецепторных органеллах и их малой массе они в отсутствие внешнего поля будут ориентированы случайным образом вследствие теплового движения. Поэтому магнитные моменты отдельных частиц будут компенсировать друг друга и их не удастся обнаружить. Таким образом, в магниторецепторных органеллах с магнетитом не будет выявляться никакой естественной остаточной намагниченности, если исследовать их в условиях нулевого окружающего поля при помощи сверхпроводящего магнитометра. При замораживании биологических объектов возможность движения магнитных частиц (если они имеются) исключена. При кратковременном воздействии сильного магнитного поля (более 0,3 Тл) их магнитные моменты могут быть упорядочены и, суммируясь, создадут результирующий магнитный момент – изотермическую (нормальную) остаточную намагниченность насыщения (SIRM).

В наших биомагнитных исследованиях производилось прежде всего измерение SIRM образца. О наличии магнитного материала в образце свидетельствует отношение сигнала образца к фоновому сигналу магнитометра (обозначаемое как сигнал/шум), большее единицы. На это отношение может влиять размер образца: вероятность большого отношения сигнал/шум для крупных образцов выше, чем для мелких. Принимая это во внимание, мы определяли относительную концентрацию магнитного материала (или величину намагничивания) в различных образцах путем деления их моментов на их массу. В этом случае может возникнуть обратный эффект: небольшие образцы с моментами, равными или близкими к уровню фона магнитометра, могут казаться намагниченными сильнее, чем крупные образцы с большим отношением сигнал/шум. Заключение о том, является образец магнитным или нет,

основанное на применении только одного из этих двух способов, будет произвольным. Поэтому мы решили считать магнитными только те образцы, у которых наблюдались и высокое значение отношения сигнал/шум, и высокий уровень намагничивания.

Чтобы выявить магнитный материал с потенциальной магниторецепторной функцией среди других минеральных отложений, мы пытались выделить ткань, имеющую следующие особенности: 1) наличие высокого остаточного магнитного момента (или хорошее отношение сигнал/шум), сконцентрированное в небольшом (по сравнению с другими тканями той же рыбы) объеме, на что указывает большая намагниченность; 2) сходство в анатомическом расположении этой ткани у разных особей; 3) сходство магнитных свойств большого числа частиц, в том числе их коэрцитивности, у разных особей и у представителей разных видов рыб.

Наши первые исследования имели своей задачей определить, есть ли у желтоперого тунца магнитный материал, локализованный в определенном участке тела. Для этого от трех рыб (длиной 40–50 см) брали образцы тканей и органов, в том числе кости скелета и черепа, кожу, органы чувств, внутренности и плавательные мышцы, пользуясь стеклянными микротомными ножами, и обрабатывали их в чистой, свободной от пыли и магнитоэкранированной комнате. Хотя последующему препарированию подвергалась преимущественно «магнитная» ткань, у каждой рыбы исследовались и образцы других тканей. Образцы промывали в воде, подвергнутой дистилляции в стеклянной посуде, замораживали в жидком азоте, помещали в сильное поле кобальт-самариевого магнита или в воздушный зазор импульсного соленоида и затем определяли IRM при помощи сквид-магнитометра. Методика изготовления и препарирования образцов ткани в лабораторных условиях описана в других работах (Kirschvink, 1983; гл. 5).

У шести исследованных образцов не обнаружилось ни высокого отношения сигнал/шум, ни высокой интенсивности намагничивания (табл. 20.1). У семи других образцов магнитные моменты были в 10 раз меньше фонового шума магнитометра. Однако благодаря своей малой массе эти образцы обладали высокой намагниченностью. У сердечной мышцы и у глаза магнитные моменты были высокими, а намагниченность – низкой. Дальнейшее препарирование глаза и повторные измерения показали, что моменты, характерные для образцов глаза, не связаны с хрусталиком, сетчаткой и зрительным нервом. Поскольку образцы всех этих тканей либо были явно немагнитными, либо магнитные свойства у них обнаруживались только по одному показателю или не у всех особей, кажется маловероятным, что они могли быть связаны с сенсорным органом. Поэтому мы сосредоточили свое внимание на тех тканях, которые неизменно приобретали в магнитном поле большой магнитный момент.

Высокие значения намагниченности при всех измерениях у всех исследованных рыб были обнаружены только для решетчато-обоня-

тельной кости (табл. 20.1). Диаграмма рассеяния, на которой представлена зависимость интенсивности намагничивания от величины сигнал/шум (по данным табл. 20.1), четко показывает, что решетчатая кость является наиболее «магнитной» среди исследованных образцов. Последующее препарирование этой кости и повторные измерения на материале от разных рыб позволили предположить, что магнитный материал содержится в ткани синуса, находящегося внутри кости.

Таблица 20.1. Магнитные моменты, отношение сигнал/шум и намагниченность образцов тканей и органов желтопсрого тунца[1)]

Образец	Средний момент ± SD, пА·м²	Сигнал/шум	Намагниченность ± SD, пТл
Печень	105,0 ± 134,4 (2)	2,1	1,8
Пилорический придаток	49,6 ± 50,0 (3)	1,0	3,5
Кишечник	14,5 ± 20.5 (2)	0,3	4,8
Красные мышцы	184,0 ± 274,7 (3)	3,7	3,5
Белые мышцы	155,0 ± 211,2 (6)	3,1	5,7 ± 5,3 (3)
Мозг	36,4 ± 50,3 (5)	0,7	7,5
Жабра	95,0 ± 143,4 (6)	1,9	20,6
Кожа	41,7 ± 80,1 (6)	0,8	35,7
Педункулярное сухожилие	120,0 ± 169,7 (2)	2,4	41,4
Лобная кость	202,0 ± 129,0 (6)	4,0	103,6 ± 86,9 (2)
Грудной плавник	325,0 ± 427,0 (2)	6,5	62,5
Заднемозговой чехол	375,0 ± 455,0 (6)	7,5	—
Спинной плавник	400,0 ± 628,5 (5)	8,0	—
Сердечная мышца	500,0 ± 707,1 (2)	10,0	4,5
Глаз	1242,5 ± 1052,6 (4)	24,9	13,7 ± 14,1 (2)
Решетчато-обонятельная кость	1320,6 ± 867,5 (15)	26,4	127,0 ± 86,7 (7)

[1)] Оценкой вариабельности служит стандартное отклонение; цифры в скобках – число образцов, использованных для измерения магнитных моментов и намагниченности (намагниченность определяли для образцов, взятых у одной особи; прочерк означает отсутствие данных). Отношение сигнал/шум рассчитывали путем деления среднего момента насыщения на максимальный шум магнитометра (50 пА·м²).

Если рассмотреть лишь отношение сигнал/шум, то можно прийти к заключению, что у желтоперого тунца многие ткани являются «магнитными». Однако у большинства образцов намагниченность обнаруживалась лишь в отдельных случаях, и нередко сильная промывка или ультразвуковая очистка уменьшали IRM, приобретенную такими образцами. Это указывает на возможное наличие загрязнений в образцах, где отмывка уменьшала магнитный момент; в других случаях можно было думать об аномальном отложении магнитного материала.

Мы проверяли наличие магнитного материала и у других пелагических рыб, но при этом не исследовали ткани, оказавшиеся у желтоперого тунца «немагнитными», а сосредоточили свое внимание на

тканях, расположенных в области головы. Как и в случае тунца, эти исследования не позволили идентифицировать или охарактеризовать магнитный материал, но они дали нам возможность: 1) выявить ткани, обладающие магнитными свойствами у всех особей; 2) выявить ткани, намагниченность которых, вероятно, обусловлена наличием загрязнений; 3) найти участки, намагниченность которых, по-видимому, обусловлена аномальным отложением магнитного материала.

Все рыбы, относящиеся к отрядам Perciformes (сем. Scombridae, Istiophoridae, Coryphaenidae), Clupeiformes (сем. Engraulidae) и Salmoniformes (сем. Salmonidae), имели магнитный материал, связанный с решетчатой костью или передней частью черепа (табл. 20.2). У девяти видов пелагических рыб величина SIRM в решетчатой кости варьировала в пределах от 100 до 3000 пА·м^2. Эти значения в основном находились в пределах 100–1000 пА·м^2, будучи наиболее устойчивыми у голубого марлина (*Makaira nigricans*) и чавычи (*Oncorhynchus tschawytscha*).

При исследовании разных видов рыб мы имели дело главным образом с областью головы. Голову нередко отрезали металлической пилой или ножом, которые легко могли загрязнить ткань около разреза (гл. 24). Если имелась возможность провести измерения на целой рыбе, магнитный момент часто обнаруживали только в местах, соприкасающихся с внешней средой (табл. 20.2). Например, северных анчоусов (*Engraulis mordax*) мы получали в целом виде из лаборатории в Ла Холья (Национальная служба морского рыболовства, Юго-западный рыболовецкий центр). Область жабр и кишечник у них часто приобре-

Таблица 20.2. SIRM некоторых тканей различных рыб[1)]

Вид	Число особей	SIRM ткани, пА·м^2		
		решетчато-обонятельная кость	мышцы	глаз
Thunnus albacares	16	260–3000	20–500	100–2600
T. alalunga	2	100–200	30	1700
T. obesus	1	480	400	—
Sarda orientalis	1	1500	700–1200	5000
Scomber sp.	1	1750	60	90
Makaira nigricans	4	110–170	—	—
Oncorhynchus tschawytscha[2)]	4	310–360	50–73	100–2300
Engraulis mordax	5	235–2850	40–170	—

[1)] Уровень фона магнитометра 10–50 пА·м^2.

[2)] У чавычи обонятельная розетка и мозг никогда не обнаруживали намагниченности; для других тканей, особенно для внутренних органов, у всех видов рыб были получены неоднозначные результаты.

тали магнитный момент. Интенсивная отмывка дистиллированной водой иногда приводила к утрате SIRM, приобретаемой этими тканями. Образцы мышц, для которых контакт с внешней средой был исключен, не обладали магнитными свойствами ни у одного из исследованных анчоусов. Образцы мышц головы от экземпляров чавычи могли быть загрязнены при резке ножом, однако они не утратили магнитного момента и после очистки. Поэтому магнитные моменты, приобретенные этими образцами, вероятно, могут быть обусловлены биохимическим отложением магнитного материала и следует провести несколько проб, чтобы охарактеризовать их. Уокер и др. (гл. 5) описывают эти пробы и обсуждают анализ ткани, загрязненной во время ее разрезания пилой. Ниже излагаются опыты, проведенные на ткани решетчатых костей нескольких видов рыб.

4. Характеристика магнитного материала

Исследование процессов приобретения и утраты намагниченности образцами позволили нам экспериментально идентифицировать источник SIRM в решетчатых костях желтоперого тунца и сделать косвенные выводы об организации магнитных кристаллов. Предсказания, вытекающие из гипотезы о магниторецепции с участием магнетита, состоят в том, что частицы способны перемещаться и что при комнатной температуре и нулевом значении окружающего магнитного поля их ориентация будет случайной из-за теплового движения. Если решетчатая кость является местом расположения магниторецепторных органелл, она не должна в обычных условиях иметь NRM, а приобретенный ею магнитный момент будет утрачиваться, если дать ей оттаять. Замороженные решетчатые кости семи желтоперых тунцов вначале исследовали на NRM. Мы намагничивали эти образцы, выдерживали их при комнатной температуре и после оттаивания через каждые 5 мин измеряли их магнитные моменты. Четыре из этих образцов затем промывали, подвергали повторному замораживанию и помещали в постепенно усиливающееся магнитное поле внутри импульсного устройства для намагничивания (Kirschvink, 1983). После насыщения образцов их размагничивали в переменном поле. После каждого этапа намагничивания и размагничивания производилось измерение магнитных моментов образцов.

Замороженные решетчатые кости желтоперых тунцов не обнаруживали NRM (магнитные моменты порядка 3–30 $пА \cdot м^2$). После насыщения достигнутые моменты экспоненциально уменьшались во времени (рис. 20.3). Это указывает на то, что по мере оттаивания ткани ориентация кристаллов становилась все более случайной вследствие теплового движения. Из этого мы заключаем, что кристаллы, по крайней мере частично, способны поворачиваться.

Образцы решетчатой кости четырех желтоперых тунцов приобретали почти всю свою остаточную намагниченность в полях $\leqslant 200$ мТл и

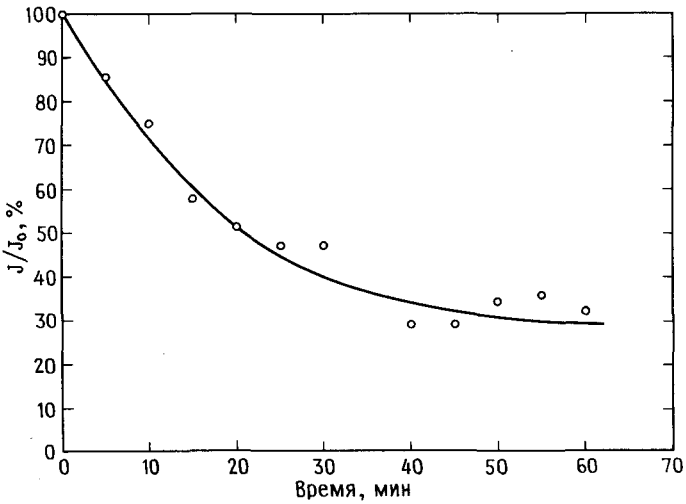


Рис. 20.3. Утрата остаточной намагниченности в ткани решетчато-обонятельной кости семи желтоперых тунцов при нагревании от температуры жидкого азота (77 К) до комнатной температуры (293 К).

утрачивали ее в размагничивающих полях порядка 10–100 мТл (рис. 20.4). Относительно небольшой диапазон интенсивности полей, в которых решетчатая ткань приобретала и утрачивала остаточную на-

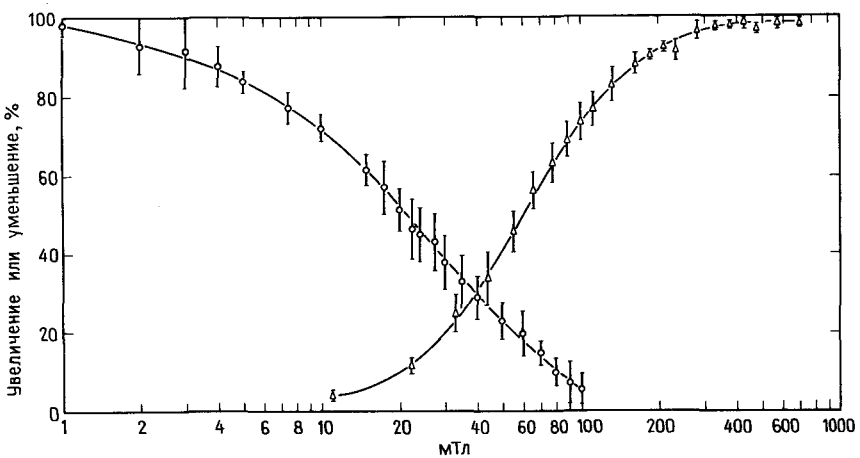


Рис. 20.4. Постепенное намагничивание и утрата остаточной намагниченности у решетчато-обонятельной кости четырех желтоперых тунцов. Вертикальные отрезки – стандартные отклонения; ордината и абсцисса точки пересечения обеих кривых соответственно около 30% ($R = 0{,}3$) и 40 мТл. (Walker et al, 1984).

магниченность, соответствует приобретенным магнитным моментам, характерным для однодоменных кристаллов магнетита. Однако оценки средней коэрцитивности магнитных частиц, полученные при использовании этих двух способов, существенно различны, что обусловлено взаимодействием между магнитными частицами.

Кривая размагничивания переменным полем в случае дисперсии не взаимодействующих однодоменных кристаллов должна быть симметричной на уровне около 50% кривой приобретения IRM. Асимметрия этих кривых означает, что соседние частицы достаточно сближены, чтобы их магнитные моменты могли взаимодействовать, облегчая размагничивание и препятствуя созданию IRM (Cisowski, 1981). Эти эффекты взаимодействия приводят соответственно к недооценке и переоценке значения средней микроскопической коэрцитивности кристаллов. Показано, что сдвиг в направлении более высоких коэрцитивных полей у кривой IRM и сдвиг к меньшим значениям коэрцитивных полей у кривой размагничивания почти одинаковы (Cisowski, 1981). Вследствие этого абсцисса точки пересечения не зависит от взаимодействия и позволяет оценить остаточное коэрцитивное поле. В случае кристаллов в решетчатой кости тунца оно имеет величину 40 мТл. Таким образом, кристаллы соответствуют частицам однодоменного магнетита, имеющим длину примерно 50 нм и отношение осей около 0,8 в диаграмме Батлера–Бэнерджи (см. рис. 11.4). Чтобы достичь величин SIRM, описанных выше, требуется от 1 млн. до 100 млн. кристаллов в зависимости от размера частиц. Эти цифры сравнимы с оценкой количества однодоменных кристаллов у пчел (Gould et al., 1978) и почтовых голубей (Walcott et al., 1979).

Пересечение кривой размагничивания переменным полем и кривой приобретенной IRM в случае решетчатой ткани тунца соответствует примерно 30%-ной намагниченности ($R = 0{,}3$ по Cisowski, 1981) (рис. 20.4). Это гораздо меньше величины 0,5, ожидаемой при полном отсутствии взаимодействия одиночных доменов. Таким образом, кристаллы магнетита в решетчатой кости тунца взаимодействуют значимым образом и связаны друг с другом примерно так же, как кристаллы в неполностью диспергированном порошке ($R = 0{,}3$), исследованном в упомянутой выше работе (Cisowski, 1981).

Имеются данные, позволяющие сравнить несколько видов рыб. Кривые приобретения IRM и размагничивания переменным полем (рис. 20.5) для образцов решетчатой ткани скумбрии (*Scomber japonicum*), полосатого тунца (*Sarda orientalis*) и четырех экземпляров чавычи по своей форме почти идентичны соответствующим кривым, полученным для желтоперого тунца. Кривые размагничивания для решетчатой кости двух голубых марлинов тоже сходны с аналогичными кривыми для других объектов и дают величину средней коэрцитивности 0,18 мТл (Walker, неопубликованные данные). В соответствии с этими данными частицы магнетита у всех этих видов рыб должны иметь длину 50–60 нм и отношение осей 0,5–0,8. Совпадение результатов, полученных на рыбах

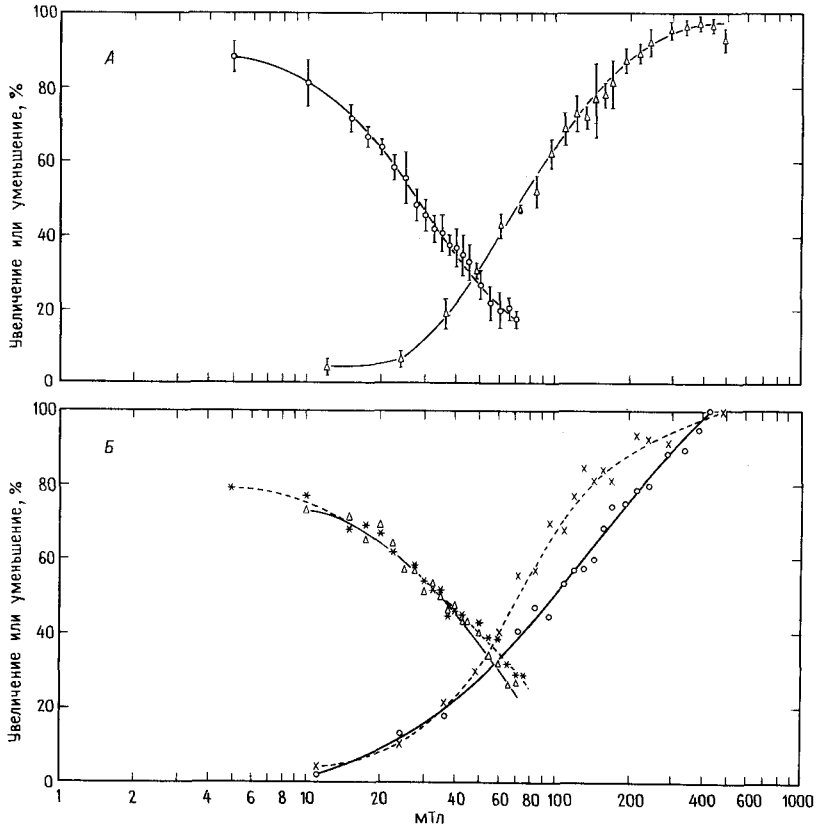


Рис. 20.5. Постепенное намагничивание и утрата остаточной намагниченности у решетчато-обонятельной кости четырех экземпляров чавычи (*А*), одной скумбрии (*Б*, штриховые линии) и одного полосатого тунца (*Б*, сплошные линии). Вертикальные отрезки на графике *А* – стандартные отклонения; значения *R* составляют для чавычи 0,32, для скумбрии 0,37 и для полосатого тунца 0,32; оценка средней коэрцитивности магнитных частиц, определенная по абсциссам точек пересечения кривых, составляет для чавычи 46 мТл, для скумбрии 58 мТл и для полосатого тунца 60 мТл.

разной величины и относящихся к разным отрядам, говорит против предположения о том, что решетчатая кость содержит загрязнения. Кроме того, мы провели ряд проверок, полностью исключающих возможность того, что источником намагниченности в решетчатой кости тунцов являются загрязнения, и лишний раз свидетельствующих о высокой степени контроля над отложением магнитных частиц в организме.

Кривые намагничивания и размагничивания для желтоперого тунца,

чавычи, полосатого тунца и скумбрии при полях меньше 10 мТл или больше 200 мТл очень пологи. Это означает, что источником остаточной намагниченности в решетчатой кости не может быть многодоменный магнетит, встречающийся обычно в изверженных породах и лабораторной пыли. Многодоменный магнетит является мягким в магнитном отношении (Kirschvink, 1983); он приобретает и утрачивает магнитные свойства в гораздо более слабых полях, чем магнетит решетчатой кости исследованных пелагических рыб. Уплощение кривой приобретения IRM в полях >200 мТл исключает гематит и многие примеси железа, которые будут все более намагничиваться в полях >1 Тл. Поэтому мы можем исключить почти все ферромагнитные материалы, кроме маггемита и синтетического магнетита, как источники остаточной намагниченности в решетчатой кости пелагических рыб. Выделение и анализ магнитных частиц, о котором пойдет речь далее, позволяют нам исключить и эти потенциально возможные источники остаточной намагниченности.

5. Идентификация и анализ магнитного материала

Разработанные в настоящее время методы выделения (гл. 5) позволили провести ряд четких проб на магнетит в решетчатой кости тунцов. Магнитные частицы, выделенные из этой ткани, были темными как для невооруженного глаза, так и при рассматривании их под препаровальным микроскопом. Это исключало маггемит как возможный источник намагниченности решетчатой кости и позволяло с большой вероятностью предположить, что единственный магнитный материал, имеющийся здесь,– это магнетит. Пытаясь выяснить, содержится ли и в «немагнитной» ткани тонко диспергированный магнитный материал, мы, пользуясь той же методикой, вываривали большую (около 10 г) навеску белых мышц одной рыбы. Магнитные частицы при этом не были обнаружены, вероятно, потому, что любые частицы, имеющиеся в плавательной мускулатуре, присутствуют здесь в слишком малой концентрации и их нельзя выявить данным методом.

Рентгеноструктурный анализ – метод, используемый для исследования кристаллов,– основан на взаимодействии между параллельным пучком рентгеновских лучей и ионами минерала, определенным образом расположенными в кристаллической решетке. Рентгеновские лучи рассеиваются образцом под углами, характерными для положения каждого иона в решетке. Рассеянные лучи регистрируют с помощью рентгеновской фотопленки, на которой после проявления бывает видна серия концентрических дуг. Расстояние каждой дуги от центра определяется структурой и составом кристаллов в образце. По этим данным вычисляют расстояния (*d*-интервалы) между соседними ионами в ячейке кристаллической решетки.

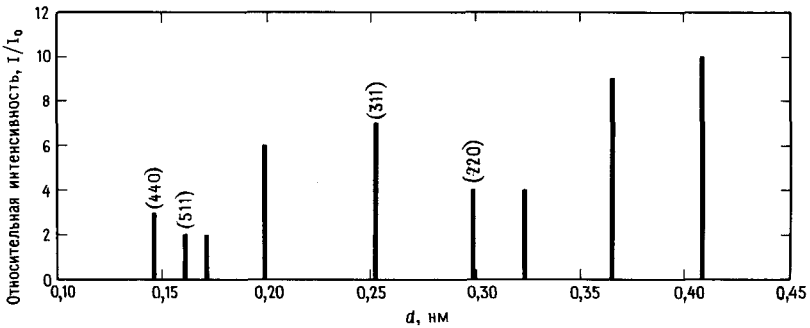


Рис. 20.6. Дифракция рентгеновских лучей на магнетите, выделенном из ткани внутри синуса решетчатой кости желтоперых тунцов. Вертикальные линии – относительная интенсивность рефлексов на рентгенограмме; цифры в скобках указывают линии, связанные с магнетитом, и характеризуют соответствующую кристаллографическую линию.

Дифракция рентгеновских лучей на магнитном материале, извлеченном из решетчатой кости тунца, позволила однозначно идентифицировать магнетит как источник остаточной намагниченности (рис. 20.6). Параметр решетки, определенный путем дифракции рентгеновских лучей, равен 0,8358 ± 0,004 нм (табличное значение 0,8396 нм). Происхождение линий, не связанных с магнетитом, не выяснено, но их появление не обусловлено каким-либо известным ферромагнитным минералом. Два возможных источника этих линий – соединительная ткань, связанная с агрегатом кристаллов, и нерастворимые белки, входящие в органический матрикс, в котором находятся кристаллы (Weiner et al., 1983).

Анализ дифракции электронов на микропробах агрегированных кристаллов показал, что магнетит, выделенный из желтоперого тунца, является исключительно чистым. Кристаллы не содержали измеримых количеств титана и почти не содержали марганца (табл. 20.3) – обычных компонентов природных магнетитов. Они не содержали также изме-

Таблица 20.3. Электронно-микроскопический анализ микропроб магнетитных частиц, выделенных у желтоперых тунцов

Оксид	Магнетитный стандарт (NMNH 11487)	Весовые проценты
FeO	90,9	86,3 + 7,7
TiO_2	0,2	0,0 ± 0,0
Cr_2O_3	<0,25	0,0 ± 0,0
MnO	0,0	0,2 ± 0,1
CaO	—	0,2 ± 0,0
Всего	91,4	86,7

римых количеств хрома, что исключает множество синтетических ферромагнитных материалов. Таким образом, как и в магнитометрических исследованиях, мы можем почти полностью исключить небиологическую природу магнетита, обнаруженного у тунцов.

Мы имели возможность использовать просвечивающую электронную микроскопию для измерения размеров и формы изолированных магнитных частиц. Эти кристаллы имели в длину в среднем 45 нм, их диаметр составлял 38 нм, а форма была близка к кубической (рис. 20.7). Таким образом, кристаллы действительно однодоменные, а их величина и отношение осей соответствуют предсказанным на основе коэрцитивности (см. выше). Их форма отличается от октаэдрической, присущей кристаллам магнетита абиогенной природы. Судя по форме кристаллов, они не могли возникнуть в неживой природе и должны иметь биогенное происхождение. Это согласуется с результатами, полученными в настоящем исследовании при помощи других методов. Тот факт, что результаты, добытые разными способами, свидетельствуют о биогенном происхождении этих кристаллов, дает нам бóльшую уверенность

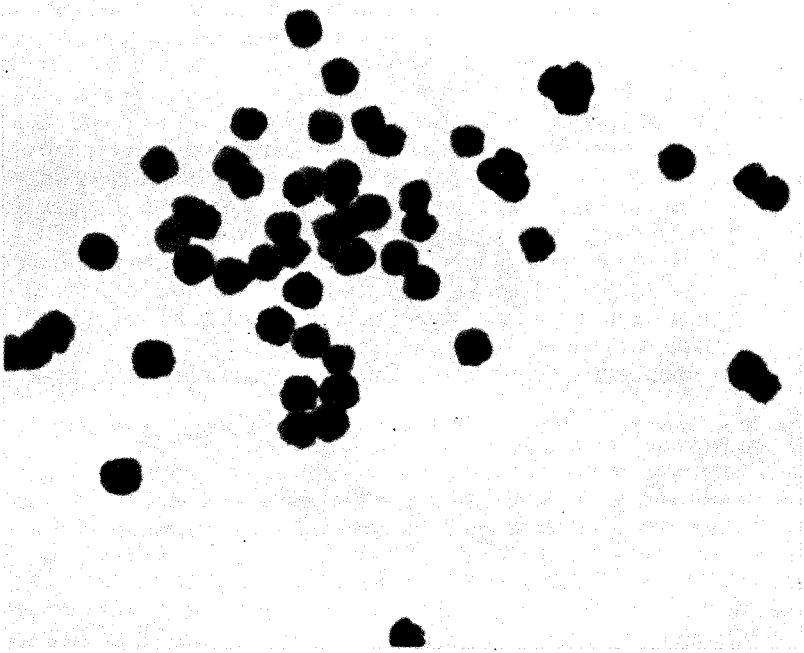


Рис. 20.7. Свободные гранулы магнетита, извлеченные из ткани решетчато-обонятельной кости желтоперого тунца. Электронная микрофотография любезно предоставлена Р.С.-Б. Чангом. (Walker et al, 1984.)

при обсуждении вопроса о том, какой вклад вносят эти данные в понимание магниторецепции и биоминерализации магнетита у рыб.

6. Обсуждение

Накапливается все больше данных о том, что рыбы реагируют на магнитные поля. Пластиножаберные (Kalmijn, 1978) и костистые рыбы (в наших экспериментах) обучались реагировать на стимуляцию магнитным полем, тогда как лососеобразные (Quinn, 1980; Quinn et al., 1981; Quinn, Brannon, 1982) и угреобразные (Tesch, 1974) обнаруживали безусловнорефлекторные дирекциональные реакции на магнитные поля. Дирекциональные ответы позволяют думать о наличии у рыб магнитного компаса. Опыты с выработкой условных реакций, описанные выше (см. рис. 20.1 и 20.2), показали, что рыбу можно обучить дифференцировке магнитных полей, используя различия в величине поля, градиентах величины и магнитном наклонении. Возможно, в данных опытах рыбы реагировали на величину поля или его градиент. В последующих экспериментах было бы очень важно исследовать ответы рыб на каждую из этих компонент геомагнитного поля и подвергнуть проверке предсказания, вытекающие из ферромагнитной гипотезы магниторецепции (гл. 11).

Пока еще не выяснено, используют ли рыбы геомагнитное поле для определения направления или навигации в естественных условиях (в океане). Имеются доводы в пользу того, что мигрирующие тихоокеанские лососи должны быть способны к навигации, чтобы возвращаться из открытого океана к североамериканскому побережью столь быстро (Quinn, 1982). Цитируемый автор идет еще дальше, предполагая, что эти рыбы могут использовать для навигации компас и магнитную карту, основанную на двухкоординатной сетке магнитного наклонения и склонения.

Имеются данные, полученные в полевых условиях, о том, что рыбы способны определять свое местоположение и направление, в котором нужно плыть, хотя сенсорные основы этих способностей неизвестны. Кратковременные опыты со слежением показывают, что различные пелагические рыбы, в том числе меч-рыба (*Xiphias gladius*) (Carey, Robison, 1981) и атлантический лосось (*Salmo salar*) (Smith et al., 1981) сохраняют относительно постоянный компасный курс довольно длительное время (меч-рыбы – до нескольких суток). Кроме того, полосатый тунец (Yuen, 1970) и меч-рыба (Carey, Robison, 1981) ежедневно возвращаются в определенные мелководные участки, не повторяя при этом пути, по которому они покидают их. Сенсорный механизм или механизмы, ответственные за контроль этих перемещений, до сих пор неизвестны. Однако способность рыб обнаруживать магнитные поля позволяет предположить, что гипотеза об использовании геомагнитного поля для контроля их перемещений заслуживает серьезного экспериментального исследования.

Отсутствие правдоподобных механизмов сенсорного преобразования в случае магниторецепции затрудняло проверку гипотез, касающихся магниточувствительности животных. Один из механизмов преобразования информации магнитного поля в нервные сигналы предложил Калмийн (Kalmijn, 1974, 1978) в случае пластиножаберных рыб. Исходя из теоретического анализа, он предположил, что эти рыбы должны быть способны детектировать магнитные поля при помощи ампул Лоренцини (Kalmijn, 1974). Успешная выработка условных рефлексов на магнитные поля у скатов в его экспериментах говорит в пользу этого предположения. Однако необходимы поведенческие опыты, которые позволили бы однозначно установить, не нужна ли для магниторецепции пластиножаберных информация об электрическом поле.

Открытие однодоменного магнетита в организме разных групп многоклеточных животных создает основу для общего представления о механизме магниторецепции, который мог бы использоваться и в водных, и в наземных условиях. У позвоночных такой магнетит был обнаружен в передней области твердой мозговой оболочки или в связи с решетчатыми костями черепа (см. гл. 21, 24, 25, 26). Мы нашли однодоменный магнетит с практически идентичными магнитными свойствами в ткани решетчато-обонятельной кости у представителей нескольких отрядов костистых рыб. Проведенное нами исследование магнетитных кристаллов у желтоперых тунцов показало, что они имеют длину в среднем 45 нм, а диаметр 38 нм (рис. 20.7) и организованы в виде взаимодействующих друг с другом структур, которые, по-видимому, способны поворачиваться, по крайней мере частично. Эти данные позволяют уточнить наши предсказания относительно организации магниторецептора и чувствительности к магнитному полю у рыб.

Магнитные свойства кристаллов магнетита определяют функционирование магниторецепторных органелл и налагают на него некоторые ограничения (гл. 11). Исходя из размеров кристаллов, выявленных у желтоперых тунцов, можно рассчитать, что для создания средней остаточной намагниченности, наблюдаемой в решетчатой кости, необходимо наличие $8{,}5 \cdot 10^7$ частиц. Энергия взаимодействия отдельных кристаллов с геомагнитным полем составит тогда около $0{,}1\ kT$ (см. рис. 11.4). Чтобы достичь энергии взаимодействия с геомагнитным полем, достаточной для генерации нервного импульса, кристаллы, следовательно, должны быть организованы во взаимодействующие друг с другом структуры. В зависимости от числа кристаллов в таких структурах можно оценить теоретическую максимальную чувствительность магниторецепторной системы с магнетитом у рыб (Yorke, 1981). Поскольку кристаллические структуры, видимо, могут поворачиваться, есть основание полагать, что механорецептор, реагирующий на положение или смещение этих структур, был бы подходящим связующим звеном между кристаллами магнетита и нервной системой.

Привлекательность ферромагнитной гипотезы магниторецепции состоит в том, что в принципе она позволяет объяснить реакции на

магнитные поля у таких различных организмов, как бактерии (Frankel, Blakemore, 1980), водоросли (Lins de Barros et al., 1981; см. также гл. 14), пчелы (Lindauer, Martin, 1972), рыбы (Quinn, 1980) и птицы (Keeton, 1969). В отношении рыб есть косвенные данные в пользу этой гипотезы. Куинн и др. (Quinn et al., 1981) утверждают, что магниторецептор нерки должен обладать способностью функционировать в темноте, в соленой и пресной воде не только в проточной, но и в стоячей; кроме того, в ходе эволюции он должен приспосабливаться к инверсии магнитного поля Земли. Не будучи подтверждением ферромагнитной гипотезы, эти соображения все же говорят против гипотез о магниторецепции, основанных на оптической накачке и магнитной индукции (Leask, 1977; Kalmijn, 1978) и согласуются с представлением о ферромагнитной природе магниторецепторов у лососей (Kirschvink et al., 1985).

Участие магнетита в магниторецепции у многоклеточных животных не может считаться доказанным до тех пор, пока не будет выяснена связь между кристаллами магнетита и активацией сенсорных нервных волокон, передающих в центральную нервную систему информацию о магнитном поле. Однако выявление биогенного магнетита, который мог бы использоваться различными представителями беспозвоночных и позвоночных, позволяет решить трудный теоретический вопрос об общем сенсорном механизме восприятия магнитных полей и выдвинуть разумную рабочую гипотезу для экспериментальной проверки многих предположений относительно магниторецепции. Эту гипотезу могли бы существенно подкрепить опыты, в которых исследовалось бы влияние ферромагнитных эффектов на поведенческие реакции, связанные с магнитными полями. Киршвинк и Уокер (гл. 11) предлагают схему экспериментов для оценки магнитных моментов магниторецепторов, основанных на магнетите, и для проверки теоретических ограничений, налагаемых на рецепторы, участвующие в ферромагнитном детектировании направления и величины магнитного поля.

Многообразие методов, применявшихся в описанных исследованиях, открывает возможности для «внутреннего контроля» результатов. При помощи магнитометрического метода мы сумели не только выявить у рыб «магнитные» области тела, но и доказали, что SIRM, приобретаемая решетчатой костью в сильном постоянном поле, обусловлена не загрязнениями, очень мягкими и очень твердыми в магнитном отношении, а однодоменными кристаллами магнетита. Анализ микропроб показал, что кристаллы, обнаруженные у желтоперых тунцов, почти не содержат примесей, характерных для магнетитов геологического происхождения. Наконец, уникальная – отличная от октаэдра – форма этих кристаллов, видимая в просвечивающем электронном микроскопе (как известно, все другие магнетиты имеют кристаллы октаэдрической формы), свидетельствует об их биогенной природе (рис. 20.7).

Полученные нами данные о кристаллах магнетита, выделенных у желтоперого тунца, проливают также свет на процесс биоминерализации

магнетита. Судя по дифракционным спектрам, эти кристаллы являются очень чистыми, а это означает, что они формировались в условиях жесткого химического контроля. Кроме того, кристаллы очень однородны по форме и размерам. Такие особенности характерны для биогенных минералов, образующихся под контролем органического матрикса (Lowenstam, 1981; см. также гл. 1).

Единственные хорошо изученные примеры биоминерализации магнетита мы находим у хитонов и бактерий. Эти организмы, по-видимому, формируют «шаблон» из органического матрикса и биохимически осаждают в нем магнетит под ферментативным контролем (Kirschvink, Lowenstam, 1979; Balkwill et al., 1980; см. также гл. 16).

Механизм биоминерализации при участии матрикса, по-видимому, используется и при осаждении магнетита у рыб, так как он дает возможность контролировать величину, форму и состав кристаллов, что необходимо для магниторецепции. Выявление кристаллов и их локализация в интактных тканях животного могли бы способствовать пониманию как процесса их образования, так и их роли в явлении магниторецепции.

Процессы биоминерализации имеют длинную эволюционную историю. Широкое распространение весьма сходного процесса минерализации органического матрикса у многоклеточных организмов, используемого при образовании скелета со времен позднего докембрийского периода (Weiner et al., 1983), позволяет предположить его общее происхождение, датируемое ранним докембрием (Lowenstam, Weiner, 1983). Магнетит, образованный, по-видимому, путем минерализации матрикса, в настоящее время обнаружен у многих филогенетически далеких друг от друга групп многоклеточных. Исходя из аргументов, близких к тем, которые были выдвинуты ранее (Lowenstam, Weiner, 1983), можно предложить две гипотезы появления магнетита у этих групп животных. Возможно, биогенный магнетит у многоклеточных появился очень давно, в докембрийское время, т. е. в период, предшествующий дифференциации типов Metazoa; другая возможность состоит в том, что он появлялся многократно независимым путем уже в позднем докембрии, после того как многоклеточные разделились на несколько типов. Решение вопроса о происхождении биогенного магнетита у многоклеточных, по-видимому, зависит от возможности идентифицировать магнетиты метазойного происхождения в период, предшествующий позднему докембрию.

Ловенстам и Вейнер (Lowenstam, Weiner, 1983) предполагают, что способность к образованию магнетита возникла в раннем докембрии как механизм накопления железа в восстановительной среде того времени. У бактерий, обладающих кристаллами магнетита, способность передвигаться в определенном направлении благодаря магнитотаксису могла бы давать селективное преимущество еще до формирования среды, богатой кислородом. Для того чтобы объяснить происхождение магниторецепции у многоклеточных животных, вероятно, необходимо по-

стулировать отбор, благоприятствующий созданию связи между кристаллами магнетита и сенсорной системой. Это позволяет предположить, что магнетит играл в организме какую-то другую, возникшую в более далекие времена роль. В ряде работ сообщалось о наличии магнетита или магнитного материала, не имеющего явной магниторецепторной функции (Presti, Pettigrew, 1980), причем анемичные особи могли его утрачивать (Baker et al., 1983). Исследование таких отложений, их локализации и условий формирования может пролить свет на исходные функции магнетита у многоклеточных животных.

Благодарности. Большую помощь в ходе этого исследования принесло обсуждение наших данных с Х. А. Ловенстамом и А. Перри. Мы весьма обязаны Ч. Хэлси, Б. Х. Китингу, Ли Чунг Мингу и М. О. Гарсиа из Гавайского института геофизики (Гавайский университет) за возможность использовать оборудование палеомагнитной лаборатории и помощь в анализе данных рентгеновской дифракции и электронного микрозондирования. Ши-Бин Робин Чанг и Карла А. Петерсон провели исследование методом просвечивающей электронной микроскопии и участвовали в магнитометрических экспериментах в Калифорнийском технологическом институте. Исследование финансировалось юго-западным рыболовным центром лаборатории Гонолулу национальной службы морского рыболовства. Частично это исследование обеспечивалось финансированием аспирантской работы из восточно-западного центра Гонолулу и научной субсидией M. M. W. от Sigma Xi (grant No. 3938, отдел геологических и планетарных наук Калифорнийского технологического института).

Литература

Able K. P., 1980. Mechanisms of orientation, navigation, and homing. In: Animal Migration, Orientation, and Navigation (S. A. Gauthreaux, Jr., ed.), Academic Press, New York, p. 283–373.

Baker R. R., Mather J. G., Kennaugh J. H. (1983). Magnetic bones in human sinuses, Nature, **301**, 78–80.

Balkwill D. L., Maratea D., Blakemore R. P. (1980). Ultrastructure of a magnetotactic spirillum, J. Bacteriol., **141**, 1399–1408.

Beaugrand J. P. (1976). An attempt to confirm magnetic sensitivity in the pigeon, *Columba livia*, J. Comp. Physiol. A, **110**, 343–355.

Bitterman M. E., 1966. Animal learning. In: Experimental Methods and Instrumentation in Psychology (J. B. Sidowski, ed.), McGraw-Hill, New York, pp. 451–484.

Bitterman M. E., 1979. Discrimination. In: Animal Learning: Survey and Analysis (M. E. Bitterman, V. M. LoLordo, J. B. Overmier, and M. F. Rashotte, eds.), Plenum Press, New York, pp. 413–443.

Bookman M. A. (1977). Sensitivity of the homing pigeon to an earth-strength magnetic field, Nature, **267**, 340–342.

Carey F. G., Robison B. H. (1981). Daily patterns in the activities of swordfish, *Xiphias gladius*, observed by acoustic telemetry, U. S. Fish Bull., **79**, 277–292.

Cisowski S. (1981). Interacting vs. non-interacting single-domain behavior in natural and synthetic samples, Phys. Earth Planet Inter., **26**, 56–62.

Cope F. W. (1971). Evidence from activation energies for superconductive tunneling

in biological systems at physiological temperatures, Physiol. Chem. Phys., **3**, 403–410.

Cope F. W. (1973). Biological sensitivity to weak magnetic fields due to biological superconductive Josephson junctions? Physiol. Chem. Phys., **5**, 173–176.

Emlen S. T., 1975. Migration: Orientation and navigation. In: Avian Biology, Vol. V (D. S. Farner, J. R. King, and K. C. Parkes, eds.), Academic Press, New York, pp. 129–219.

Frankel R. B., Blakemore R. P. (1980). Navigational compass in magnetic bacteria, J. Magn. Mater., **15–18**, 1561–1564.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355–1356.

Gould J. L. (1980). The case for magnetic sensitivity in birds and bees (such as it is), Am. Sci., **68**, 256–267.

Gould J. L. (1982). The map sense of pigeon, Nature, **296**, 205–211.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Griffin D. R. (1982). Ecology of migration: Is magnetic orientation a reality? Q. Rev. Biol., **57**(3), 293–295.

Ising G. (1945). Die physikalische Möglichkeit eines tierischen Orientierungssinnes auf Basis der Erdrotation, Ark. Mat. Astron. Fys., **32A**(18), 1–23.

Jemison H. A., Dizon A. E., Walker M. M. (1982). An automatic feeder for liquids and wet or dry solids, Behav. Res. Methods Instrum., **24**(1), 54–55.

Jones D. S., MacFadden B. J. (1982). Induced magnetization in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Insecta, Lepidoptera), J. Exp. Biol., **96**, 1–9.

Jungerman R. L., Rosenblum B. (1980). Magnetic induction for the sensing of magnetic fields by animals – An analysis, J. Theor. Biol., **87**, 25–32.

Kalmijn A. J., 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. III/3 (A. Fessard, ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 147–200.

Kalmijn A. J., 1978. Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 347–353.

Kalmijn A. J. (1981). Biophysics of geomagnetic field detection, IEEE Trans. Magn. **Mag-17**, 113–1124.

Keeton W. T. (1969). Orientation by pigeons: Is the sun necessary? Science, **165**, 922–928.

Keeton W. T. (1971). Magnets interfere with pigeon homing, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **68**, 102–106.

Keeton W. T., 1972. Effects of magnets on pigeon homing. In: Animal Orientation and Navigation (S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, and R. E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 579–594.

Kirschvink J. L. (1981). The horizontal magnetic dance of the honeybee is compatible with a singledomain ferromagnetic magnetoreceptor, BioSystems, **14**, 193–203.

Kirschvink J. L., 1983. Biogenetic ferrimagnetism: A new biomagnetism. In: Biomagnetism: An Interdisciplinary Approach (S. Williamson, ed.), Plenum Press, New York, pp. 501–532.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biogenetic magnetite as a basic for magnetic field detection in animals, Biosystems, **13**, 181–201.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **44**, 193–204.

Kirschvink J. L., Walker M. M., Chang S.-B. R., Dizon A. E., Peterson K. A. (1985). Chains of single-domain magnetite particles in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, J. Comp. Physiol. A., in press.

Kling J. W., 1971. Learning: Introductory survey. In: Woodworth and Schlosberg's Experimental Psychology (J. W. Kling and L. A. Riggs, eds.), Holt, Rinehart and Winston, New York, pp. 551–613.

Kreithen M. L., Keeton W. T. (1974). Attempts to condition homing pigeons to magnetic stimuli, J. Comp. Physiol. A, **91**, 355–362.

Leask M. J. M. (1977). A physicochemical mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons, Nature, **267**, 144–145.

Lindauer M., Martin H., 1972. Magnetic effect on dancing bees. In: Animal Orientation and Navigation (S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacob, and R. E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 559–567.

Lins de Barros H. G. P., Esquivel D. M. S., Danon J., Oliveira L. P. H., 1981. Magnetotactic algae, Acad. Bras. Cienc. Notas Fis. CBPF-NF048/81.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Lowenstam H. A. (1981). Minerals formed by organisms, Science, *211*, 1126–1131.

Lowenstam H. A., Weiner S., 1983. Mineralization by organisms and the evolution of biomineralization. In: Biomineralization and Biological Metal Accumulation (P. Westbroek and E. W. de Jong, eds.), Reidel, Dordrecht, pp. 191–203.

Mackintosh N. J., 1974. The Psychology of Animal Learning, Academic Press, New York.

Martin M., Lindauer M. (1977). The effect of the earth's magnetic field on gravity orientation in the honey bee (*Apis mellifica*), J. Comp. Physiol., A, **122**, 145–187.

Meyer M. E., Lambe D. R. (1966). Sensitivity of the pigeon to changes in the magnetic field, Phychon. Sci., **5**(9), 349–350.

Moore B. R. (1980). Is the homing pigeon's map geomagnetic? Nature, **285**, 69–70.

Ossencopp K.-P., Barbeito R. (1978). Bird orientation and the geomagnetic field: A review, Neurosci. Biobehav. Rev., **2**, 255–270.

Phillips J. B. (1977). Use of the earth's magnetic field by orienting cave salamanders (*Eurycea lucifuga*), J. Comp. Physiol., A, **121**, 273–288.

Presti D., Pettigrew J. D. (1980). Ferromagnetic coupling to muscle receptors as a basis for geomagnetic field sensitivity in animals, Nature, **285**, 99–101.

Quinn T. P. (1980). Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry, J. Comp. Physiol., A, **137**, 243–248.

Quinn T. P., 1982. A model for salmon navigation on the high seas. In: Proceedings of the Salmon and Trout Migratory Behavior Symposium (E. L. Brannon and E. O. Salo, eds.), pp. 229–237.

Quinn T. P., Brannon E. L. (1982). The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts, J. Comp. Physiol., A, **147**, 547–552.

Quinn T. P., Merrill R. T., Brannon E. L. (1981). Magnetic field detection in sockeye salmon, J. Exp. Zool., **217**, 137–142.

Reille A. (1968). Essai de mise en évidence d'une sensibilité du pigeon au champ magnétique à l'aide d'un conditionnement nocicepttif, J. Physiol. (Paris), **60**, 85–92.

Russo F., Caldwell W. E. (1971). Biomagnetic phenomena: Some implications for the behavioral and neurophysiological sciences, Genet. Psychol. Monogr., **84**, 177–243.

Smith G. W., Hawkins A. D., Urquhart G. G., Shearer W. M., 1981. Orientation and energetic efficiency in the offshore movements of returning Atlantic salmon, Salmo salar L., Scott. Fish. Res. Rep. 21, ISSN 0308 8022.

Southern W. E., 1978. Orientation of ring-billed gull chicks: A reevaluation. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 311–317.

Tesch F.-W. (1974). Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels, Helgol. Wiss. Meeresunters., **26**, 382–395.

Walcott C. (1980). Magnetic orientation in homing pigeons, IEEE Trans. Magn., **Mag-16**, 1008–1013.

Walcott C., Green R. P. (1974). Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field, Science, **184**, 180–182.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L. (1979). Pigeons have magnets, Science, **205**, 1027–1029.

Walker M. M. (1984). Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, J. Comp. Physiol., A, **155**, 673–679.

Walker M. M., Kirschvink J. L., Chang S.-B. R., Dizon A. E. (1984). A candidate magnetic sense organ in the yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, Science, **224**, 751–753.

Weiner S., Traub W., Lowenstam H. A., 1983. Organic matrix in calcified exoskeleton. In: Biomineralization and Biological Metal Accumulation (P. Westbroek and E. W. de Jong, eds.), Reidel, Dordrecht.

Wiltschko R., Nohr D., Wiltschko W. (1981). Pigeons with a deficient sun compass use the magnetic compass, Science, **214**, 343–345.

Wiltschko W., 1972. The influence of magnetic total intensity and inclination on directions preferred by migrating European robins (*Eritacus rubecula*). In: Animal Orientation and Navigation (S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, and R. E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 569–577.

Woodward W. T., Bitterman M. E. (1974). A discrete-trials/fixed-interval method of discrimination training, Behav. Res., Methods Instrum., **6**, 389–392.

Yorke E. D. (1979). A possible magnetic transducer in birds, J. Theor. Biol., **77**, 101–105.

Yorke E. D. (1981). Sensitivity of pigeons to small magnetic field variations, J. Theor. Biol., **89**, 533–537.

Yuen H. S. H. (1970). Behavior of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, as determined by tracking with ultrasonic devices, J. Fish. Res. Board Can., **27**, 2071–2079.

Zoeger J., Dunn J. R., Fuller M. (1981). Magnetic material in the head of the common Pacific dolphin, Science, **213**, 892–894.

Глава 21
МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ И БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ МАГНЕТИТА У АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ

Э. Перри, Г. Бауэр, Э. Дайзон[1]

1. Введение

Многие амфибии и рептилии совершают сезонные миграции в места, пригодные для выведения потомства, добывания пищи или зимовки. Для этих животных характерны также небольшие направленные передвижения в пределах локальных участков. Молодые особи должны жить в местах, пригодных для роста и созревания, где условия зачастую совершенно иные, нежели в местах откладки яиц. Например, только что вылупившиеся из яиц морские черепахи, выкарабкавшись из песка, находят путь к берегу океана; головастики, напротив, проведя несколько недель в водной среде, превращаются в лягушек и выходят из родного пруда на сушу. Взрослые амфибии и рептилии ползают, прыгают или плавают в поисках пищи и убежища или спасаются от хищников.

Расстояния, на которые передвигаются амфибии и рептилии, обычно невелики (за некоторыми известными исключениями), и в большинстве случаев для выбора направления этим животным, вероятно, вполне достаточно зрения, обоняния, слуха и осязания. Для ориентировки в знакомой местности, где они обычно добывают пищу, спасаются от хищников и т. п., эти животные, очевидно, используют какие-то наземные отметки, направления на них, особенности топографии (Ferguson, 1971). С другой стороны, случайные более дальние вылазки на незнакомую территорию, необычные погодные или иные неблагоприятные условия среды, возрастные или сезонные миграции могут потребовать от животного использования самых различных сенсорных способностей. Исследования показали, что амфибии и рептилии в случае необходимости (когда, например, работа некоторых органов чувств затруднена) могут использовать необычные ориентиры и сенсорные механизмы (см. обзор Adler, 1982).

---

[1] *Anjanette Perry*, Department of Oceanography, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii 96822. *Gordon B. Bauer*, Department of Psychology, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii 96822.
Andrew E. Dizon, Southwest Fisheries Center La Jolla Laboratory, National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, California 92038.

Как было показано, многие другие позвоночные, такие, как почтовые голуби (Keeton, 1971), лососи (Quinn, 1980), пластиножаберные рыбы (Kalmijn, 1978), угри (Tesch, 1974) и некоторые мелкие грызуны (Mather, Baker, 1981), используют для ориентации информацию о магнитном поле. У амфибий и рептилий магниточувствительность как компонент системы ориентации исследовалась лишь в предварительных экспериментах. Магнитные ориентиры могли бы быть особенно важными для амфибий и рептилий в среде, где ограничено использование визуальных ориентиров, как, например, у двух обсуждаемых ниже животных – обитающей в пещерах саламандры и морской черепахи.

2. Амфибии

Обычно амфибии передвигаются на расстояния не более нескольких километров. При сезонных миграциях и передвижении в ограниченной местности амфибии хорошо ориентируются (Schmidt-Koenig, 1975) и, как показали эксперименты, обладают поразительной способностью к хомингу. Туитти и др. (Twitty, 1967) отвозили краснобрюхих тритонов на 8 км от родного участка ручья либо в другой участок того же ручья, либо в соседний ручей. Более 60% перемещенных тритонов находили дорогу домой – чаще всего к следующему сезону размножения. Для того чтобы объяснить такую точность хоминга у амфибий, исследователи изучали роль обоняния, зрения, экстраоптической рецепции, солнечных и небесных компасов, но мало кто пытался выяснить, не связан ли хоминг с магниторецепцией.

Филлипс (Phillips, 1977) продемонстрировал выработку направленной реакции на магнитные поля, эквивалентные земному, у пещерной саламандры *Eurycea lucifuga*. Он выяснял, могут ли животные, приученные проползать через находящиеся в специфических магнитных условиях узкие проходы, использовать в качестве ориентира информацию о направлении магнитного поля. Филлипс помещал две группы по 15 саламандр в два отдельных тренировочных коридора. Каждый коридор состоял из двух отсеков, заполненных кусочками известняка и связанных между собой затемненным центральным проходом. Один из двух отсеков поочередно смачивали, и это вынуждало животных ползти в другой отсек через центральный проход. Оба коридора были ориентированы вдоль одной и той же топографической оси, параллельной оси N – S геомагнитного поля. Коридор *а* был помещен в катушку, поворачивающую вектор магнитного поля на 90° по часовой стрелке; в коридоре *б* поле было нормальным. Таким образом, животные из группы *А* передвигались перпендикулярно оси N – S земного поля, а из группы *Б* – параллельно ей. Для проверки выработки направленной реакции ту и другую группы саламандр одновременно выпускали в центр лабиринта из двух тренировочных коридоров, соединенных в форме креста. Через 40 мин после этого регистрировали местоположение

каждой саламандры. Эксперимент проводили в условиях как естественного, так и искусственно измененного магнитного поля. В разных вариантах параллельно оси N–S располагался либо коридор *а*, либо коридор *б*.

В 6 из 16 испытаний наблюдалось значительное различие между группами в выборе коридора: животные группы *А*, двигавшиеся в процессе тренировки перпендикулярно оси N–S, в большинстве случаев сохраняли эту ориентацию и в эксперименте; аналогичным образом вели себя и саламандры группы *Б* (рис 21.1). Во всех случаях распределение животных зависело только от ориентации магнитного поля. Хотя в этих шести опытах направленная реакция на магнитные поля была четко выражена, в большинстве остальных испытаний распределение двух групп животных по отсекам различалось незначительно. По мнению Филлипса, эти расхождения могут быть обусловлены факторами, специфическими для каждой группы. На группу *А* могли оказывать влияние привычные вибрации, так как опыты проводились в том же месте, где эта группа обучалась. На точность ориентировки животных группы *Б*, по-видимому, влияли естественные колебания геомагнитного поля, с величиной которых коррелировало уменьшение этой точности.

Сходные опыты (Phillips, Adler, 1978) были поставлены на тритоне *Notophtalmus viridescens* с целью выяснить, способны ли эти животные к локомоторной или позиционной реакции на градиент магнитного поля. Тритонов тестировали индивидуально, помещая в аквариум, ориентированный вдоль оси N–S земного поля. Как и в экспериментах с саламандрами, в комнате поддерживалось слабое диффузное освещение, чтобы исключить влияние световых стимулов. Использовались три ситуации: 1) воздействие естественного магнитного поля; 2) тест Mag-N, в котором в 5 см от северного конца аквариума помещался горизонтально магнитный брусок; 3) тест Mag-S, в котором магнит находился на таком же расстоянии от южного конца аквариума. За животными в каждом случае наблюдали в течение 90 мин, регистрируя их местоположение, а также отмечая, находятся они на дне или карабкаются по стенке. Сравнив средние данные по координатам местонахождения шести животных на дне или на стенке (табл. 21.1) в зависимости от положения магнита, авторы пришли к выводу, что тритоны способны различать магнитные ориентиры и предпочитают места, где напряженность поля и его наклонение близки к естественным значениям.

Видимые признаки магниточувствительности у тритонов и пещерных саламандр позволяют предположить, что эта способность присуща всем хвостатым амфибиям (Phillips, Adler, 1978). Два изученных вида существенно различаются по условиям местообитания, поэтому их магниточувствительность, вероятно, не есть просто адаптация к специфическим условиям среды, непример к жизни в пещерах. В то время как сухопутные пещерные саламандры, по-видимому, непосредственно чувствуют магнитное поле, тритоны, как и прочие водные позвоночные, используют явление электромагнитной индукции. Поскольку изученные виды

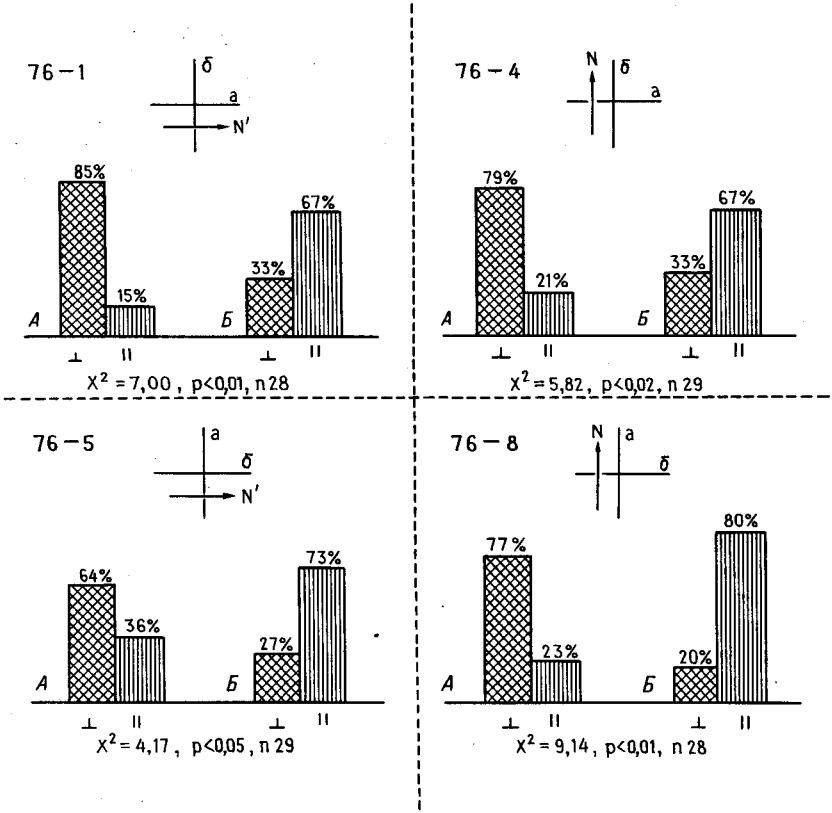


Рис. 21.1. Результаты опытов с саламандрами групп *А* и *Б*, предварительно обученными в тренировочных коридорах *а* и *б* соответственно. Опыты проводились при четырех возможных взаимных ориентациях вектора магнитного поля, направления коридора и топографической оси (указаны над гистограммами). На гистограммах показан процент животных в каждой группе, двигавшихся перпендикулярно или параллельно направлению естественного или искусственно измененного магнитного поля. Например, в опыте 76-1 животные из группы *А*, исходно обученные двигаться перпендикулярно линиям магнитного поля, предпочитали эту ориентацию (85%), даже если этому направлению соответствовал незнакомый для них коридор *б*; это предпочтительное направление движения совпадает также с топографической осью (представлена вертикальной осью на каждой схеме). При статистической обработке данных проверялось общее число животных групп *А* и *Б*, двигавшихся в ожидаемом направлении, относительно нулевой гипотезы, согласно которой распределение по двум перпендикулярным осям в обеих группах должно быть 50 : 50 (односторонний критерий χ-квадрат, одна степень свободы). (Phillips, 1977.)

Таблица 21.1. Усредненное положение тритонов при трех магнитных условиях[1)]

Последовательность опытов	Дата	A	B	C	D	E	F	Среднее для опыта
Mag-O-тесты								
1	14 июля	N 18,47	N 22,07	*N 22,10*	N 12,12	N 15,85	N 0,84	N 15,21
4	18 июля	N 9,02	S 4,75	*N 1,17*	*N 18,87*	S 2,54	1,27	N 3,43
7	21 июля	N 10,43	N 18,77	—	—	N 9,22	—	N 12,78
10	27 июля	N 23,06	*S 24,40*	*N 13,46*	S 22,23	*S 20,19*	N 1,35	S 4,83
Mag-N-тесты								
2	15 июля	S 0,43	N 8,46	*N 17,04*	N 9,07	N 0,97	N 5,08	N 6,68
5	19 июля	N 1,45	N 15,75	S 13,72	*S 2,06*	*S 13,54*	N 1,14	S 4,45
8	22 июля	N 6,02	S 11,18	N 0,18	S 13,64	*N 13,49*	*N 5,97*	N 0,15
11	29 июля	N 2,79	*S 22,10*	*S 6,02*	S 23,70	S 3,18	N 17,70	S 5,74
Mag-S-тесты								
3	16 июля	N 23,55	N 4,75	—	N 16,08	N 11,35	N 15,06	N 14,15
6	20 июля	N 6,81	N 18,47	*S 3,56*	S 9,96	N 16,69	*N 5,46*	N 5,66
9	25 июля	N 15,32	S 18,47	—	S 12,19	*N 23,29*	S 0,28	N 1,52
12	1 августа	X	X	N 13,84	—	—	S 8,89	N 2,49

[1)] Определялось положение шести тритонов (животные A – F) в аквариуме в отсутствие магнита (Mag-O), при поднесении магнита к северному (Mag-N) или южному (Mag-S) концу аквариума. В приведенных индивидуальных средних значениях не учитывались случаи, когда тритоны карабкались по стенке аквариума; когда число измерений было меньше 10, среднее исключалось совсем. Данные для животных, которые во время опыта находились на стенке в 10 и более случаях, выделены курсивом. Средние значения выражены в сантиметрах к северу (N) или к югу (S) от центра аквариума. Животные A и B по неизвестной причине погибли 1 августа. (Phillips, Adler, 1978.)

филогенетически довольно близки, весьма вероятно, что они обладают однотипными магниторецепторами, возможно на основе магнетита.

Две рассмотренные выше работы – это на данный момент все, что опубликовано о магниторецепции амфибий. Многие вопросы остаются еще без ответа. Воспринимают ли магнитное поле другие амфибии? Как эта чувствительность используется для ориентировки? Опосредуется ли восприятие магнитного поля у земноводных неким эндогенным магнитом или здесь действует какой-то иной сенсорный механизм? В настоящее время под руководством д-ра Дж. Б. Филлипса и д-ра К. Адлера ведется более детальное изучение магниторецепции у амфибий.

3. Рептилии

Передвижения большинства рептилий ограничены довольно узкими естественными границами, такими, как берег водоема (для водных черепах), или несколькими километрами пустынной или лесной местности (для сухопутных змей, ящериц и черепах). Лишь морские змеи, крокодилы, обитающие в эстуариях, и морские черепахи способны покрывать большие расстояния.

Об особенностях и механизмах миграций морских змей (Dunson, 1975) и крокодилов (Minton, Minton, 1973) мало что известно. Морские змеи лишены хорошо развитой мускулатуры и не способны к энергичному или продолжительному плаванию. По-видимому, эти змеи ведут почти «планктонный» образ жизни и пассивно дрейфуют по течению иногда на сотни и даже тысячи километров, если попадают в мощные океанические потоки. Крокодилы по сравнению со змеями, возможно, более активны в выборе своего маршрута, но их передвижения почти не исследованы. Конечно, миграции на большие расстояния отнюдь не доказывают способности рептилий чувствовать магнитное поле. Немигрирующие змеи, крокодилы, ящерицы и черепахи тоже могли бы использовать магнитное чувство для ориентировки, но исследований по этому вопросу пока не проводилось.

Среди рептилий лучше всего изучена зеленая черепаха (*Chelonia mydas*). Она способна совершать путешествия на расстояния до нескольких тысяч километров, хорошо ориентируясь в открытом океане. Было показано, что меченые особи из популяций, разбросанных по всему миру, мигрируют из богатых кормом прибрежных пастбищ к отдаленным островам, где строят гнезда и выводят потомство, каждый раз возвращаясь в одни и те же места (Carr, Carr, 1970; Pritchard, 1973; Balazs, 1976). Хёрт (Hirth, 1971) высказал предположение, что для навигации зеленые черепахи используют ряд различных ориентиров, в том числе, возможно, и геомагнитное поле, определяя его напряженность, полярность и наклонение. Морские черепахи могли бы также использовать для ориентировки магнитные аномалии, например полосчатую структуру магнитного поля океанического дна (результат непрерывного спрединга в условиях инверсий магнитного поля Земли), вулканические острова и

подводные горы, являющиеся центрами магнитных аномалий из-за высокого содержания железа в образующих их базальтовых лавах.

В нескольких пионерских работах на зеленой черепахе и другом мигрирующем представителе черепах – ложной каретте (*Caretta caretta*) был получен ряд результатов, которые могли бы указывать на высокую магниточувствительность этих животных.

3.1 Магниторецепция у морских черепах

Болдуин (Baldwin, 1972) изучал направление движения четырех снабженных радиопередатчиками зеленых черепах, к брюшным щиткам которых были прикреплены магниты. В качестве контроля использовались те же особи с немагнитными латунными брусками. В ясные дни или на мелководье никаких различий в направлении движения черепах до и после прикрепления магнита обнаружено не было. Однако в глубоких водах при облачной погоде, когда животное, вероятно, не могло видеть дно, ориентировка одной из черепах в присутствии магнита явно нарушилась. Автор высказал предположение, что в таких условиях магнитное поле может играть важную роль в ориентировке. Проведению дальнейших экспериментов с остальными животными помешали неблагоприятные погодные условия и трудности радиоприема, и этот результат так и не был повторен.

Для исследования магниторецепции у морских черепах мы провели предварительные эксперименты с обучением. Все они были выполнены в лаборатории Управления национального морского рыболовства в Гонолулу (Гавайские острова). Для начала мы проверили, смогут ли две годовалые зеленые черепахи отличить нормальное магнитное поле от измененного (Perry, 1982). Использовалась методика выработки условного рефлекса с дискретными пробами фиксированной продолжительности (Woodward, Bitterman, 1974). Эксперименты проходили в круглом бассейне диаметром 6 м из немагнитного материала, вокруг которого была намотана катушка Гельмгольца, состоявшая из 100 витков магнитной проволоки. Постоянный ток силой 1 А, пропущенный через катушку, создавал вертикальное поле от 0,30 Гс в центре до 0,50 Гс на периферии бассейна в дополнение к естественному магнитному полю 0,35 Гс. Черепах обучали многократно нажимать на педаль у края бассейна. По окончании 30-секундных проб животное вознаграждали небольшим куском рыбы. Перед началом каждой пробы экспериментатор, находящийся за ширмой, вручную опускал педаль в бассейн. Рычаг, прикрепленный под прямым углом к рукоятке педали, позволял экспериментатору опускать педаль, оставаясь вне поля зрения черепахи. Микровыключатель у основания педали, соединенный с автоматическим счетчиком, позволял регистрировать число нажатий педали за время одной пробы.

Для выработки навыка различения черепах вознаграждали за нажатие педали только при «положительном» стимуле C^+. Для одного

животного (А) таким стимулом было измененное магнитное поле, а для другого (Б) – нормальное. Каждое испытание начиналось после интервала случайной продолжительности от 20 до 60 с одновременным предъявлением педали и измененного или нормального магнитного поля. При стимуле C^+ вознаграждение давалось через 30 с после первого нажатия педали, а сама педаль убиралась. В пробах со стимулом C^- черепаха, нажавшая педаль за 30-секундный период, ничего не получала и в качестве наказания педаль не убиралась еще 20 с, отдаляя тем самым начало следующей пробы. Стимулы C^+ и C^- чередовались квазислучайным образом, не более трех однотипных стимулов подряд. Ежедневный сеанс состоял из 40 проб – по 20 с C^+ и с C^-.

После трех дней такого обучения частота реакций черепахи А в пробе с C^+ была значительно выше, чем в пробах с C^- на протяжении 5 дней (200 испытаний), если пользоваться *t*-критерием для попарных сравнений ($t_4 = 6{,}4$, $p < 0{,}01$). В последующих пробах, однако, доля правильных ответов черепахи А не превышала 50%, и эксперимент пришлось прекратить (рис. 21.2, *А*). Хотя постановка эксперимента с черепахой Б была такой же, как и с черепахой А, только подкреплялся другой из двух стимулов, черепаху Б так и не удалось научить отличать естественное магнитное поле от измененного (рис. 21.2, *Б*).

Эксперименты с обучением были проведены также со взрослым самцом ложной каретты в возрасте около 20–25 лет. Опыты проходили в одном колене U-образного бетонного бассейна. Был использован метод оперантного обусловливания со свободным режимом. Животное вознаграждалось за нажатие педали в присутствии добавочного магнитного поля и не вознаграждалось в отсутствие такого стимула. Звонок (вторичное подкрепление) и затем рыба (первичное подкрепление) подавались после каждого правильного нажатия педали, т. е. применялся режим постоянного оперантного подкрепления. Предъявление магнитного стимула и регистрация данных были полностью автоматизированы; пища выдавалась экспериментатором, не знавшим заранее, какой стимул предъявлялся. Таким образом во время опытов удалось избежать побочных сигналов, могущих привести к неверным ответам. Число проб с C^+ и с C^- было одинаково в сериях из 30 проб в опыте I и из 12 проб в опыте II. Необходимо отметить, что вариант C^+ не был эквивалентен естественному для Гавайских островов полю 0,35 Гс. Арматура из стальных стержней в стенках бассейна изменяла наклонение и уменьшала величину поля в месте нахождения педали до 0,27 Гс.

В эксперименте I небольшая катушка Гельмгольца помещалась перпендикулярно оси N–S аквариума. Это приводило к постепенному увеличению горизонтальной составляющей внешнего поля до 0,77 Гс в области педали. Для уменьшения вероятности акустических артефактов использовали постоянный ток, так как переменный вызывает вибрацию с частотой 60 Гц.

Как и в случае с зелеными черепахами, результаты этих экспериментов оказались неоднозначными. Через шесть дней, в которые было

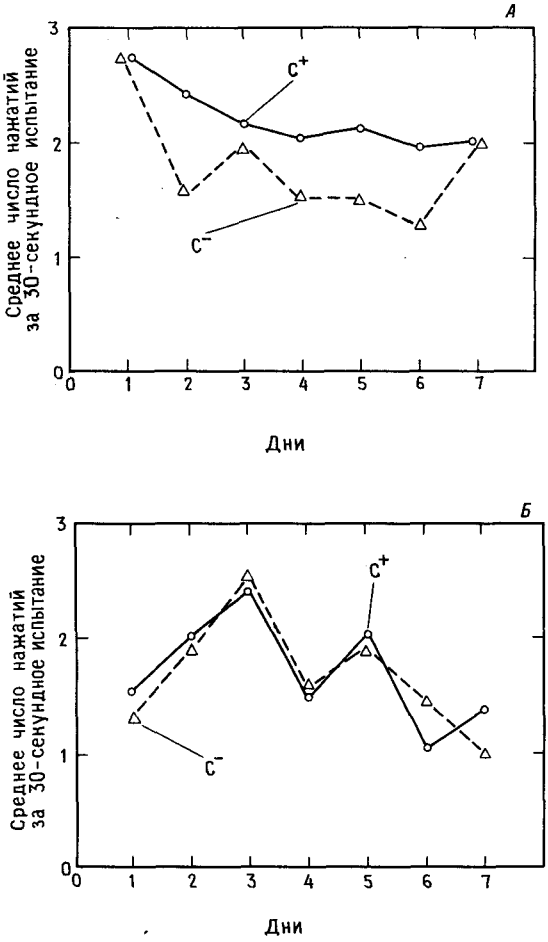


Рис. 21.2. Среднесуточная частота нажатий педали черепахой А (*вверху*) и Б (*внизу*) после первых трех дней испытаний на различение.

проведено 540 30-секундных проб, доля правильных ответов стабилизировалась на уровне 50%. В последующие четыре дня (по 90 проб в день) она превышала 50% в три из четырех дней (при разбросе от 48 до 54%). Отмечались некоторые признаки ухудшения результатов в конце каждого сеанса, возможно из-за ослабления мотивации. Если последние 30 проб в каждом сеансе не учитывать, то доля правильных реакций превысит 50% для всех четырех дней (разброс от 51 до 60%). Сопоставление данных по двум группам проб (15 проб с C^+ и 15 проб с C^-) при использовании t-критерия для попарных сравнений позволяет выявить значимое различие ($t_7 = 2{,}67$, $P < 0{,}05$).

В эксперименте II использовалась та же процедура свободного оперантного обусловливания, но катушка была расположена горизон-

тально над объектом. Генерируемое поле усиливало вертикальную составляющую внешнего поля до 0,58 Гс в районе педали. Поскольку черепахи в основном передвигаются в горизонтальной плоскости, мы полагали, что изменение вертикальной составляющей будет более стабильным стимулом при передвижении животного. Однако для 266 проб на различение доля правильных ответов оставалась на уровне около 50%. Другими словами, черепахи одинаково реагировали на стимулы C^+ и C^-; различия носили случайный характер.

Несмотря на разницу в наклонении и напряженности поля между двумя экспериментами с ложной кареттой и между экспериментами с кареттой и с зеленой черепахой, методологические недостатки исключают какую-либо разумную дискуссию о связанных с этими факторами различиях в наших результатах. Эти результаты неоднозначны по нескольким причинам.

1. В связи с большим временем двигательной реакции у ложной каретты животное просто не успевало отреагировать в период воздействия положительного стимула, что могло ухудшать результаты проб.
2. Методика свободного оперантного обусловливания, особенно при постоянном подкреплении, дает животному возможность отслеживать это подкрепление, т. е. сам акт вознаграждения за реакцию увеличивает вероятность повторной реакции независимо от того, какой из двух стимулов будет предъявлен. Другими словами, доля правильных ответов больше 50% может быть достигнута уже при использовании самого подкрепления, а не магнитного поля в качестве ориентира.
3. Эффект если и наблюдался, то был слишком мал.

В экспериментах с зеленой черепахой благодаря методическим особенностям удалось избежать недостатков, указанных в п. п. 1 и 2, однако эффект все равно оставался незначительным (54–58% правильных ответов) в опытах с черепахой А и вообще отсутствовал в опытах с черепахой Б. В подобных обстоятельствах возможно влияние каких-то неуловимых альтернативных ориентиров или случайных эффектов.

Если рассматривать эти эксперименты лишь как первый этап исследований, используемый подход можно расценивать как весьма многообещающий. Можно предложить целый ряд методических изменений, которые в будущем позволят получить более однозначные результаты.

1. Есть несколько методов, уменьшающих или вовсе устраняющих возможность использования подкрепления в качестве ориентира: режим минимального частичного подкрепления, тестирование в условиях угасания реакции (т. е. без подкрепления) и методика, применявшаяся в опытах с зеленой черепахой (Woodward, Bitterman, 1974; см. также гл. 20).

2. Показано, что наказание (например, отсрочка начала следующей пробы) эффективно уменьшает частоту ошибочных реакций при выработке дифференцировки у зеленых черепах (Manton et al., 1972) и тунцов (M. Walker, личное сообщение). Умеренное наказание (задержка удаления педали) уже использовалось в экспериментах с зеленой черепахой и

могло бы оказаться полезным при обучении ложной каретты и других черепах выбору магнитных стимулов.

3. Использование только одного или двух животных-испытуемых и режима двоичного выбора оставляет открытым вопрос о влиянии непредусмотренных ориентиров, отличных от магнитного поля, которые могут изменять частоту тех или иных ответов. Вклад побочных ориентиров в опытах с одним животным можно уменьшить, изменяя связь между реакцией и подкреплением. Например, сначала вознаграждаются ответы только в присутствии измененного магнитного поля; после достижения определенного процента правильных ответов условия подкрепления изменяют, вознаграждая только ответы в отсутствие измененного поля. Таким образом, ориентиры, которые могут сопровождать одни магнитные условия, но не проявляются в других, будут нивелироваться в ходе опыта. Другой способ – увеличить число животных и сделать условия подкрепления разными для различных групп, т. е. одну группу животных вознаграждать за ответ в присутствии магнитного стимула, другую – в его отсутствие.

4. Предъявляя корм только в определенном месте и полностью автоматизировав процедуру его подачи, можно избавиться от «эффекта экспериментатора», а также выбирать более адекватное время экспозиции стимула с учетом видовых особенностей реагирования на него.

5. Использование более «чистых» магнитных стимулов позволит получить большую достоверность их детектирования и более четко выяснить, какие именно параметры стимула существенны. Например, в экспериментах с ложной кареттой стальные стержни в стенках бассейна искажали естественное внешнее поле и изменяли градиент искусственного поля.

Некоторые результаты экспериментов с выработкой дифференцировки магнитных стимулов рассмотрены в гл. 24, посвященной китообразным (см. также Ossenkopp, Barbeito, 1978).

В настоящее время мы изучаем влияние магнитного поля на ориентацию зеленых черепах, находящихся в покое. Мы помещаем черепаху в небольшой резервуар, закрытый черной пленкой, чтобы исключить световые визуальные раздражители. Для изменения магнитного поля вокруг резервуара установлены катушки Гельмгольца. Черепах держат в резервуаре в течение ночи в полной темноте, лишь через каждые 20 мин прерываемой короткими вспышками для фоторегистрации положения животных. Изучается ориентационная реакция черепах на изменения горизонтальной и вертикальной составляющих магнитного поля. В аналогичных опытах на угрях (Tesch, 1974) было обнаружено заметное изменение ориентации тела при изменении горизонтальной составляющей поля. Мы надеемся, что результаты этих экспериментов будут более однозначны, чем полученные в наших опытах с обучением, и помогут выяснить, какие характеристики поля могли бы определять навигацию морских черепах во время их миграций.

3.2. Выделение и идентификация магнетита морских черепах

Помимо экспериментов с оперантным научением мы провели также магнитометрические исследования для выявления магнитного материала у *Chelonia mydas*. С помощью сквид-магнитометра измерялась остаточная намагниченность «новорожденных», ювенильных и взрослых особей зеленой черепахи. Во избежание загрязнения магнитометр тщательно очищали, а всю обработку и препарирование образцов производили только немагнитными стеклянными или деревянными инструментами. Только что вылупившихся особей и препараты тканей от животных любого возраста промывали водой, дистиллированной в стеклянном дистилляторе, замораживали в жидком азоте и намагничивали до насыщения в кобальт-самариевом магните в поле 3000 Гс. Затем изотермическую остаточную намагниченность насыщения (SIRM) измеряли на сквид-магнитометре. Для сравнения с намагниченностью ткани, а также для проверки магнитной чистоты измерителя периодически определяли величину фонового сигнала.

Остаточная намагниченность была обнаружена в головном отделе у всех обследованных черепах (четырех «новорожденных», трех ювенильных и двух взрослых особей; табл 21.2). Наибольшая концентрация магнитного материала оказалась в передней части твердой мозговой оболочки (dura mater), хотя диффузно он присутствовал и в лицевой мускулатуре. SIRM твердой оболочки у взрослых черепах составляла $9 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ, т. е. почти в 50 раз больше фона. Поэтому в других измерениях в первую очередь использовалась именно эта ткань.

Остаточная намагниченность была также найдена у целых экземпляров только что вылупившихся из яиц черепах, причем после препарирования она оказалась наибольшей у желудка. Вероятно, это связано с магнитными частицами, содержащимися в проглоченном черепахами песке и грунте. Намагниченность поверхностных тканей, например панциря, могла быть результатом загрязнения и поэтому не измерялась отдельно и не была предметом дальнейшего изучения.

Величина SIRM у черепах была того же порядка, что и у других позвоночных животных (гл. 20, 22, 24). Взрослые черепахи содержат больше магнитного материала, чем молодые; такое же соотношение наблюдается у желтоперых тунцов (гл. 20), пчел (Gould et al., 1978) и мелких грызунов (J. Mather, личное сообщение).

Как показало размагничивание в переменном поле, материал в твердой оболочке мозга – жесткий ферромагнетик. Величина магнитного поля, необходимого для размагничивания наполовину от исходного уровня намагниченности, составила примерно 225 Гс, что указывает на присутствие однодоменных кристаллов магнетита (Kirschvink, Lowenstam, 1979).

Для идентификации источника остаточной намагниченности тканей мы выделили магнитные частицы из взрослых и молодых черепах и

Таблица 21.2. SIRM для трех возрастных групп зеленых черепах

Материал	Ед. СГСМ
«Новорожденные» черепахи	
Целые особи	$3{,}8 \cdot 10^{-6}$
	$8{,}7 \cdot 10^{-6}$
	$1{,}3 \cdot 10^{-5}$
	$2{,}3 \cdot 10^{-5}$
Голова	$1{,}4 \cdot 10^{-6}$
	$1{,}6 \cdot 10^{-6}$
Шея	$7{,}0 \cdot 10^{-8}$
	$8{,}3 \cdot 10^{-8}$
Неполовозрелые особи	
Голова	$1{,}1 \cdot 10^{-6}$
	$3{,}0 \cdot 10^{-6}$
	$9{,}5 \cdot 10^{-6}$
Плавники:	
передний левый	$3{,}7 \cdot 10^{-7}$
передний правый	$2{,}8 \cdot 10^{-7}$
задний левый	$9{,}7 \cdot 10^{-7}$
задний правый	$6{,}3 \cdot 10^{-7}$
Взрослые животные	
Головной мозг	$3{,}2 \cdot 10^{-7}$
	$6{,}0 \cdot 10^{-7}$
Глазное яблоко	$6{,}3 \cdot 10^{-7}$
Кусочки ткани лицевой мускулатуры	
1 × 1 × 1 см	$4{,}4 \cdot 10^{-7}$
1 × 1 × 2 см	$5{,}5 \cdot 10^{-7}$
1 × 2 × 3 см	$4{,}4 \cdot 10^{-6}$
1 × 3 × 3 см	$6{,}1 \cdot 10^{-6}$
Твердая мозговая оболочка:	
задняя часть	$1{,}0 \cdot 10^{-6}$
задняя часть	$1{,}5 \cdot 10^{-6}$
передняя часть	$9{,}0 \cdot 10^{-6}$
передняя часть	$9{,}2 \cdot 10^{-6}$
Пустой держатель для проб	$4{,}2 \cdot 10^{-8}$–$2{,}3 \cdot 10^{-7}$

провели их анализ (методику выделения см. в гл. 5). Образцы частиц исследовали с помощью рентгеноструктурного анализа, электронно-микроскопического микрозондирования, энергодисперсионной рентгеновской спектроскопии (EDAX) и сканирующей электронной микроскопии.

Характер дифракции рентгеновских лучей на агрегированных частицах из dura mater черепах совпадал с ожидаемым для магнетита (рис. 21.3). Рассчитанный из этих данных параметр решетки оказался равным $0{,}8375 \pm 0{,}004$ нм; это хорошо согласуется с данными для магнетита (0,8396 нм) и свидетельствует о том, что выделенный из черепах препарат – очень чистый магнетит. Число и относительная интенсивность рефлексов, специфичные для каждого кристаллического типа, тоже близко совпадали со справочными значениями (Joint Committee on Powder Diffraction Studies, 1974).

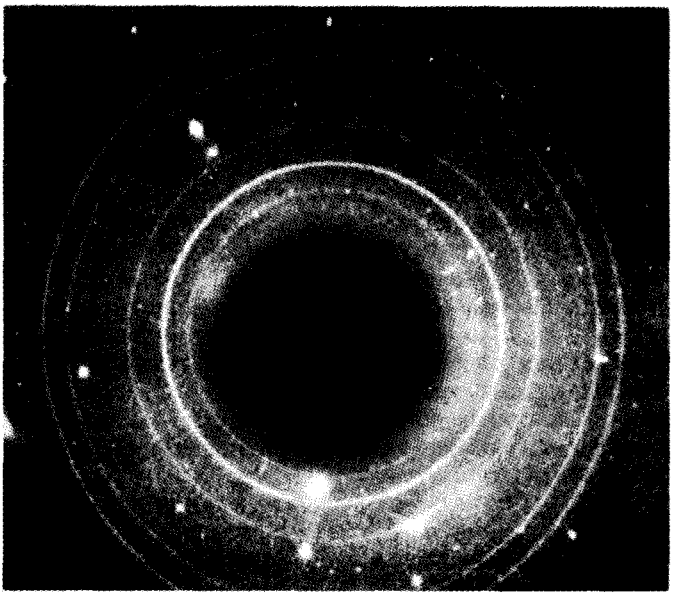


Рис. 21.3. Картина дифракции рентгеновских лучей на частицах магнетита, выделенных из твердой мозговой оболочки зеленой черепахи.

Из данных электронно-микроскопического микрозондирования следует, что выделенные частицы, как и магнетиты горных пород, очень богаты железом и практически не содержат титана и хрома. В отличие от геологического магнетита полученные кристаллы всегда содержали небольшое количество оксидов марганца и кальция (табл. 21.3). Присутствие в частицах этих оксидов может быть связано с остатками ткани, часто содержавшимися в препаратах кристаллов магнетита (гл. 5).

Таблица 21.3. Электронно-микроскипическое микрозондирование частиц магнетита, выделенных у зеленых черепах

Оксид	Содержание, % (по весу)	
	стандартный магнетит (NMNH 11487)	Магнетит, выделенный из черепах
FeO	90,9	85,5 ± 1,7
TiO_2	0,2	0,0 ± 0,0
Cr_2O_3	0,2	0,0 ± 0,0
MnO	0,0	0,3 ± 0,0
CaO	—	0,3 ± 0,1
Всего	91,3	86,1

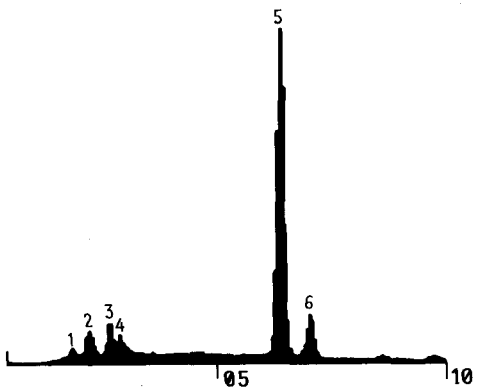


Рис. 21.4. Энергодисперсионный рентгеновский спектр образцов магнетита из твердой мозговой оболочки зеленой черепахи. Пронумерованные пики соответствуют следующим элементам: *1* – кремний (из материала покровного стекла, на котором помещался образец); *2* – золото (за счет напыления Au/Pd, сделанного, для последующего проведения сканирующей электронной микроскопии); *3* – хлор (за счет остатков отбеливающего вещества, используемого при выделении препарата из ткани); *4* – палладий (из-за напыления Au/Pd); *5* и *6* – железо.

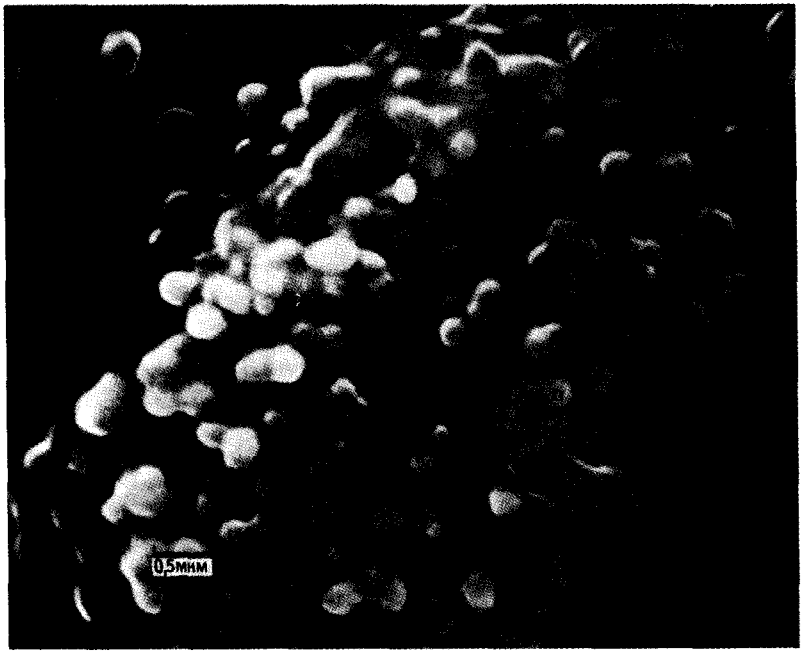


Рис. 21.5. Микрофотография (полученная на сканирующем электронном микроскопе) коллоидной кристаллической структуры образцов, выделенных из твердой мозговой оболочки зеленой черепахи.

Энергодисперсионный рентгеновский анализ подтвердил данные электронно-микроскопического микрозондирования: в полученном спектре наблюдались только пики железа, а полосы, характерные для обычных металлических примесей, содержащихся в магнетитах геологического происхождения, например никеля, отсутствовали (рис. 21.4).

Сканирующая электронная микроскопия выявила в образцах из твердой мозговой оболочки черепах два типа кристаллических структур: коллоидную (рис. 21.5) и сферическую (рис. 21.6). Коллоидные структуры, возможно, представляют собой кластеры из однодоменных кристаллов магнетита. Хотя видимые размеры отдельных узелков в кластере больше, чем можно ожидать для одиночного домена, это может быть связано с тем, что каждый кристалл окружен оболочкой из органического материала. Сферические частицы магнетита, одна из которых изображена на рис. 21.6, до сих пор не были найдены у живых организмов, хотя содержащие магнетит сферулы космического происхождения довольно обычны (Parkin et al.,1977). Возможно, обнаруженные в dura mater черепах сферические частицы – результат метеоритного загрязнения. Нам, однако, кажется более вероятной биологическая природа этих структур. В пользу этого есть несколько доводов. Наши препараты были получены в двух различных лабораториях в разное время, и, поскольку сферулы космического происхождения не относятся к обычным видам лабораторного загрязнения, вряд ли они могли

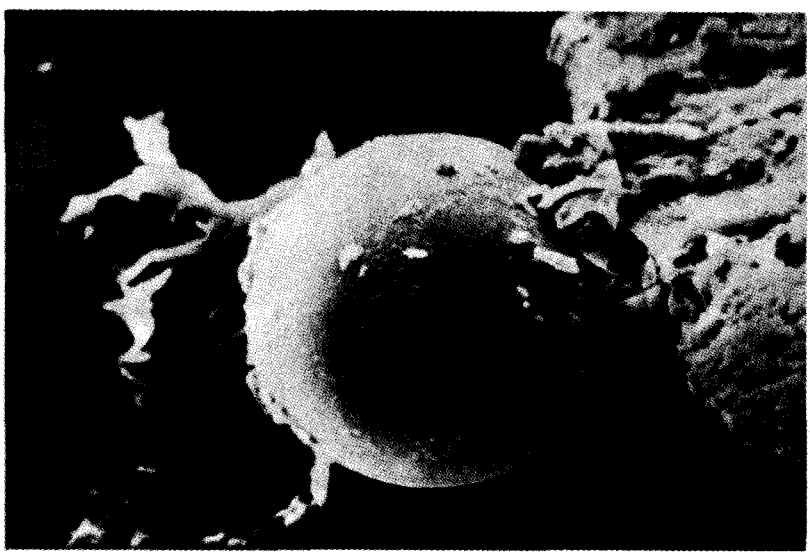


Рис. 21.6. Микрофотография (полученная на сканирующем электронном микроскопе) сферической частицы в препарате твердой мозговой оболочки зеленой черепахи.

случайно оказаться в обеих сериях препаратов. Далее, космические сферулы обычно содержат много марганца и никеля, а между тем ни тот ни другой элемент не были обнаружены в наших препаратах в заметных количествах. И самое главное: такие сферические частицы не встречались в контрольных пробах или в каких-либо других тканях, кроме твердой мозговой оболочки. Функция этих крупных (10–50 мкм) сферических образований пока неизвестна. Дж. Киршвинк предполагает, что они могут участвовать в рецепции геомагнитного поля (Cromie, 1982).

Зеленые черепахи – вид, находящийся под угрозой вымирания, поэтому мы использовали для магнитометрических исследований только экземпляры, погибшие от естественных причин. Когда будет получен новый материал, мы надеемся выделить больше сферических частиц из твердой мозговой оболочки и более детально изучить их свойства, а затем попытаться выяснить и их возможную роль в магниторецепции.

4. Заключение

Амфибии и рептилии представляют собой эволюционное промежуточное звено между низшими и высшими позвоночными, так что изучение магниторецепции и ее сенсорных механизмов у этих животных имеет особое значение. Сейчас накапливаются данные о магниторецепции и биоминерализации магнетита у рыб, млекопитающих и птиц. Недавние работы по магнитной чувствительности хвостатых амфибий и черепах и обнаружение магнетита у черепах – важный шаг к пониманию эволюции магниторецепторной способности у позвоночных животных. Как показано в этой главе, изучение магниторецепции у амфибий и рептилий только начинается. Для ясного понимания роли магнетита и значения магниточувствительности для позвоночных необходимы дальнейшие исследования.

Благодарности. Мы признательны Уильяму Гилмартину и Национальной службе морского рыболовства, предоставившим нам черепах и оборудование для работы. Джон Мак-Интош, Кэтлин Собон и Катрин Уехара, не считаясь со своим временем, помогали нам в проведении экспериментов по обучению животных. Персонал Института геофизики Гавайского университета любезно предоставил нам возможность работать в лаборатории палеомагнетизма и помощь в электронно-микроскопическом и дифракционном анализе. Джозеф Киршвинк объяснил, как пользоваться аппаратурой для палеомагнитных измерений в поисках магнетита у живых организмов и дал нам столь необходимые советы и инструкции. Фонды на исследования были великодушно предоставлены лабораторией юго-западного отделения Национальной службы морского рыболовства США в Гонолулу. Работы с ложной кареттой частично финансировались за счет средств Sea Grant Project NA79AA-D-00085.

Литература

Adler K. (1982). Sensory aspects of amphibian orientation and navigation, Vertebr. Hung., **21**, 7–18.

Balazs G.H. (1976). Green turtle migrations in the Hawaiian archipelago, Biol. Conserv., **9**, 125–140.

Baldwin H.R., 1972. Long-range radio tracking of sea turtles and polar bear: Instrumentation and preliminary results. In: Animal Orientation and Navigation (S.R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G.J. Jacobs, and R.E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 19–37.

Carr A., Carr M.H. (1970). Modulated reproductive periodicity in *Chelonia*, Ecology, **5**, 335–337.

Cromie W.J., 1982. Born to navigate, Mosaic July/August, 17–23.

Dunson W.A. (ed.), 1975. The Biology of Sea Snakes, University Park Press.

Ferguson D.E. (1971). The sensory basis of orientation in amphibians, Ann. N.Y. Acad. Sci., **188**, 30–36.

Gould J.L., Kirschvink J.L., Deffeyes K.S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Hirth H.F., 1971. Synopsis of Biological Data on the Green Sea Turtle (*Chelonia mydas* Linnaeus 1758), FAO Fish. Syn., No. 85.

Joint Committee on Powder Diffraction Studies, 1974, Selected Powder Diffraction Data for Minerals, Swathmore, Pa.

Kalmijn A.J., 1978. Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig, W.T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 347–353.

Keeton W.T. (1971). Magnets interfere with pigeon homing, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **68**, 102–106.

Kirschvink J.L., Lowenstam H.A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **44**, 193–204.

Manton M., Karr A., Ehrenfeld D.W. (1972). An operant method for the study of chemoreception in the green turtle, *Chelonia mydas*, Brain Behav. Evol., **5**, 188–201.

Mather J.G., Baker R.R. (1981). Magnetic sense of direction in woodmice for route-based navigation, Nature, **291**, 152–155.

Minton S.A., Jr., Minton M.R., 1973. Giant Reptiles, Schribner's, New York.

Ossenkopp K.-P., Barbeito R. (1978). Bird orientation and the geomagnetic field: A review, Neurosci. Biobehav., **2**, 255–270.

Pakkin D.W., Sullivan R.A.L., Andrews J.N. (1977). Cosmic spherules as rounded bodies in space, Nature, **266**, 515–517.

Perry A., 1982. Magnetite and magnetic sensitivity in the green turtle, *Chelonia mydas*, Master's thesis, Department of Oceanography, University of Hawaii, Honolulu.

Phillips J.B. (1977). Use of the earths magnetic field by orienting cave salamanders (*Eurycea lucifuga*), J. Comp. Physiol., A, **121**, 273–288.

Phillips J.B., Adler K., 1978. Directional and discriminatory responses of salamanders to weak magnetic fields. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W.T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 325–333.

Pritchard P.C.H. (1973). International migrations of South American sea turtles (Cheloniid and Dermochelidid), Anim. Behav., **21**, 18–27.

Quinn T.P. (1980). Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake sockeye salmon fry, J. Comp. Physiol., A, **137**, 243–248.

Schmidt-Koenig K., 1975. Migration and Homing in Animals, Springer-Verlag.

Tesch F.W. (1974). Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels, Helgol. Wiss. Meeresunters., **26**, 382–395.

Twitty V.C., Grant D., Anderson O. (1967). Initial homeward orientation after long-distance displacements in the newt *Taricha rivularis*, PNAS, USA, **57**, 342–348.

Woodward W.T., Bitterman M.E. (1974). A discrete-trials/fixed-interval method of discrimination training, Behav. Res. Methods Instrum., **6**, 389–392.

Глава 22

НАВИГАЦИЯ ПТИЦ, ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ГЕОМАГНИТНОМУ ПОЛЮ И БИОГЕННЫЙ МАГНЕТИТ

Дэвид Е. Прести[1]

1. Сенсорные предпосылки навигации птиц

Вопрос о том, каким образом птицы ухитряются находить дорогу домой, как бы далеко они от него ни находились, издавна волновал людей. В поисках пищи эти животные иногда удаляются от места своего постоянного обитания на 100 км и более. Кроме того, многие виды птиц совершают дальние перелеты от мест гнездования к местам зимовок и обратно, возвращаясь год за годом с исключительной точностью в одно и то же место. Расстояния, преодолеваемые ими во время таких миграций, обычно составляют в один конец от 1000 до 6000 км, а некоторые виды птиц ежегодно путешествуют на 30 000 км – от гнездовых участков в арктической области до зимовок в Антарктике или недалеко от нее. Птицы и другие животные, перемещающиеся на большие расстояния в поисках пищи и во время сезонных миграций, должны обладать выдающимися навигационными способностями.

Поскольку для таких животных наличие точной и надежной системы навигации жизненно необходимо, можно предположить, что эволюция благоприятствовала тем из них, которые могли использовать доступные источники полезной в навигационном отношении информации, имеющиеся в окружающей среде.

Хорошей иллюстрацией навигационных способностей птиц являются опыты, в которых дикие птицы (от воробьев до альбатросов), отловленные и увезенные из родных мест на расстояние до нескольких тысяч километров, безошибочно находили обратную дорогу (Griffin, 1944; Matthews, 1953b; Mewaldt, 1964; Keeton, 1974a). Подобное так называемое «хоминговое» поведение птиц наиболее интенсивно изучалось на почтовых голубях (Keeton, 1974b; Walcott, 1974). Эти современные птицы происходят от каменного голубя Старого Света (*Columba livia*) и были выведены специально с той целью, чтобы они как можно точнее находили свой дом, будучи увезены от него на большое расстояние.

[1] *David E. Presti*, Department of Biology and Psychology, University of Oregon, Oregon 97403.

Таких голубей доставляли за сотни километров от дома в условиях, при которых они не могли видеть, куда их везут, в место, где они никогда раньше не были, и тем не менее чистокровные и соответствующим образом мотивированные почтовые голуби уже через несколько минут после того, как их выпускали, выбирали нужное направление и летели к голубятне.

Долгое время считалось, что навигацию птиц можно объяснить на основе случайного (или преднамеренного) использования ими обычных зрительных ориентиров, а также, возможно, топографических особенностей местности (направление гор, береговая линия, реки) и расположения каких-либо небесных ориентиров (например, солнца во время восхода или заката). Многие объяснения навигационной способности птиц по меньшей мере несерьезны и не основываются на результатах тщательно спланированных экспериментов. Однако за последние примерно 30 лет был проведен ряд опытов как на перелетных птицах, так и на почтовых голубях, и эти опыты продемонстрировали наличие у них выдающихся навигационных способностей (Keeton, 1974a; Emlen, 1975a). Например, было обнаружено, что молодые голуби, никогда раньше не удалявшиеся от голубятни и увезенные на расстояние 100 км, ориентируются по направлению к ней в течение первой минуты после того, как они были выпущены (Wallraff, 1970). Этот результат указывает, что птицы при перелете могут не пользоваться зрительными ориентирами, поскольку в данном случае местность была им незнакома. Более того, почтовые голуби, снабженные матовыми контактными линзами, которые не позволяли им различать предметы, удаленные более чем на несколько метров, все же ориентировались по направлению к дому, когда их выпускали в отдаленных пунктах (Schmidt-Koenig, Schlichte, 1972; Schmidt-Koenig, Walcott, 1978). Еще более удивительно, что многие из этих птиц ухитрялись приблизиться к голубятне на расстояние около 1 км (рис. 22.1) и иногда приземлялись поблизости от нее. Это со всей очевидностью указывает, что у голубей имеется навигационная система, обладающая феноменальной точностью и вовсе не зависящая от зрительного восприятия объектов на местности.

В начале 50-х гг. Густав Крамер, пионер современного экспериментального исследования навигации птиц, высказал гипотезу, что навигацию лучше всего рассматривать как двухступенчатый процесс, состоящий из топографической и компасной компонент. В соответствии с этой гипотезой птица, принимая решение, каким путем она будет лететь, прежде всего должна установить, где она находится по отношению к цели своего путешествия. Определение местоположения животного в данный момент по отношению к цели представляет собой топографическую (позиционную) ступень в модели Крамера. Далее птица переходит на компасную (дирекциональную) ступень, чтобы определить, как направление к цели соотносится с геофизическими характеристиками окружающей обстановки. Эта топографически-компасная гипотеза, примененная для описания навигации птиц, основана на аналогии с навига-

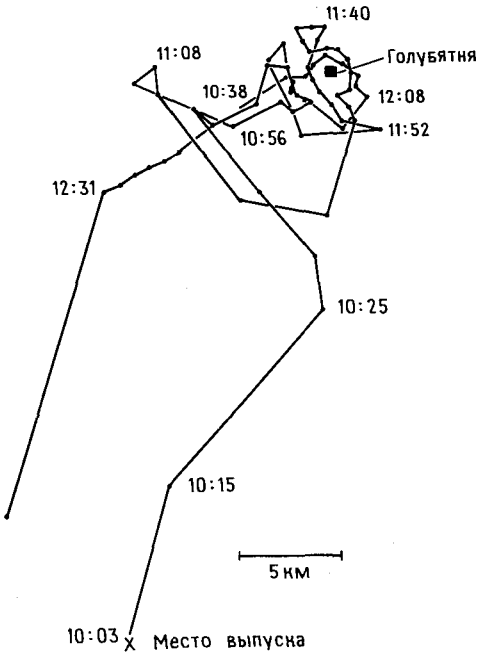


Рис. 22.1. Хоминговое поведение голубя с матовыми контактными линзами на глазах, не позволяющими ему различать зрительные ориентиры (Schmidt-Koenig, Walcott, 1978). Выпущенная птица полетела по направлению к голубятне и более часа кружилась вблизи места ее расположения, несколько раз приближаясь к ней на расстояние около 1 км. После неудачных попыток найти голубятню голубь полетел в обратном направлении – в то место, где его выпустили. Точки – местоположение птицы, определенное при помощи радиотелеметрии, цифры – время прилета птицы в некоторые участки трассы.

цией мореплавателей. Они тоже используют карту, чтобы сопоставить свое местонахождение с расположением цели, определяют относительное направление к цели на основании карты и затем используют компас (солнечный, звездный, геомагнитный или гравитационный), чтобы связать направление, полученное по карте, с направлением, которого надо придерживаться в окружающей обстановке.

В сериях прекрасных опытов, проведенных в 1950–1951 гг., Крамер показал, что в качестве источника дирекциональной информации птицы используют положение солнца на небе (Kramer, 1952). Он проанализировал предпочтительное направление двигательной активности у отдельных певчих птиц (европейский скворец, *Sturnus vulgaris*), которых в период весеннего и осеннего перелетов держали в круглых клетках. Крамер и его сотрудники разработали также схему опыта, по которой птиц обучали подходить к кормушке, расположенной в определенном компасном направлении, причем эта кормушка находилась среди многих идентичных кормушек по периферии круглой клетки. Манипулируя видимым положением солнца при помощи зеркал и используя искусственные источники света, эти ученые показали, что птицы определяли компасное направление, ориентируясь по солнцу. Чтобы эта операция была успешной, птицы должны точно знать время суток: только в этом случае они могут из положения солнца извлечь информацию о компасном направлении. Это обнаружение способности птиц использовать

солнце как компас явилось одним из своевременно полученных фактов, стимулировавших интерес к проблеме биологических часов в 50-е гг. В опытах, проведенных в последующие годы, было установлено, что перелетные птицы и почтовые голуби, у которых эндогенный ритм биологических часов был сдвинут по фазе путем выдерживания животных в условиях измененного чередования светлой и темной частей суток, ошибаются в выборе компасного направления (Hoffman, 1954, 1960; Schmidt-Koenig, 1960). Величина ошибки и ее характер соответствуют скорости передвижения солнца по небу в течение дня ($\sim 15°$ в 1 ч.). Такие опыты со сдвигом внутренних часов позволяют думать, что стратегия, используемая птицами при навигации, имеет четко выраженную компасную компоненту, на которую можно воздействовать, не влияя на способность птицы определять свое местоположение (топографическая компонента). Это согласуется с топографически-компасной гипотезой Крамера.

Многие птицы совершают перелеты по ночам; они не могут использовать солнце как источник дирекциональной информации и ориентируются по звездам. Такие птицы определяют компасное направление, устанавливая положение центра вращения звездного неба, который в северном полушарии указывает на север (Emlen, 1975a, b). Затем они «изучают» звездные скопления (вероятно, сходные с теми, которые люди назвали созвездиями), связанные с осью вращения, и далее при определении компасного направления полагаются на распознавание этих скоплений. Это дает им компасную точку отсчета, не зависящую от времени. Кроме того, имеются данные, что некоторые птицы, начинающие перелет в сумерках, используют в качестве источника компасной информации заходящее солнце (Moore, 1978, 1980).

Использование птицами небесных ориентиров для определения компасного направления не вызывает сомнений, но до сих пор остается совершенно непонятным, каким образом птицы в действительности узнают, где они находятся, т. е. что же представляет собой их «карта»? Давно известно, что положение солнца (Matthews, 1953a) и звезд (Sauer, 1957) в сочетании с точным хронометром может обеспечивать птиц и сведениями о том, где они находятся. Высота солнца над горизонтом зависит от широты. Таким образом, для того чтобы определить широту, птица может путем экстраполяции представить траекторию перемещения солнца по небу до его самой высокой точки (что бывает в местное полуденное время) и сравнить оцененную таким образом высоту солнца с той, которая должна быть в полдень в месте обитания птицы или в том месте, куда она направляется. Информацию о долготе можно получить, сравнив местное солнечное время с временем, которое, согласно внутренним часам птицы, должно быть в месте ее постоянного обитания. Как известно, мореплаватели для точного определения высоты положения солнца или звезд пользуются секстантом; эта информация в сочетании с показаниями хронометра позволяет им определить свое местоположение. Как бы привлекательно ни выглядела эта возможность в

случае навигации птиц, ряд опытов (например, опыты со сдвигом внутренних часов, о которых мы упоминали) показал, что птицы используют солнце и звезды не как источники топографической (позиционной) информации, а лишь как индикаторы компасного направления (Keeton, 1974a; Emlen, 1975a).

Навигация при помощи небесных ориентиров требует, разумеется, чтобы небо было достаточно свободно от облаков : только тогда можно определить положение солнца или звезд. Однако давно известно, что птицы могут ориентироваться и в облачную погоду, а наблюдения при помощи радаров указывают, что перелетные птицы хорошо ориентируются, даже если они летят в густом слое облаков (Griffin, 1972, 1973). Наконец, после десятков лет неверия в то, что почтовые голуби вообще способны ориентироваться в облачную погоду (это мнение было распространено в научных кругах, но отнюдь не среди любителей соревнований голубей), в серии опытов, проведенных в 1969 г., Китон со всей определенностью показал, что соответствующим образом обученные и мотивированные голуби могут ориентироваться по направлению к дому в незнакомой местности и в облачные дни. Тот же автор (Keeton, 1969) получил еще один результат, вызвавший огромный интерес у исследователей навигации птиц: смещение фазы внутренних часов не влияет на ориентацию птиц в облачную погоду, как это бывает в солнечную (рис. 22.2). Таким образом, способ, используемый этими птицами при ориентации в облачную погоду, не требует временно́й компенсации, как солнечный компас.

В результате этих исследований вместо старого представления о том, что в процессе навигации птицы используют исключительно зрительные ориентиры, была выдвинута гипотеза, согласно которой для успешной навигации имеют значение разные сигналы, поступающие из окружающей среды, и разные принципы обработки информации (Keeton, 1974a; Emlen, 1975a; Able, 1980). Хорошо известно, что птицы используют во время навигации солнце, звезды и ландшафтные ориентиры. Некоторые виды птиц способны воспринимать ультрафиолетовые лучи (Wright, 1972; Kreithen, Eisner, 1978; Goldsmith, 1980; Parrish et al., 1981) и различать характер поляризации света (Kreithen, Keeton, 1974b; Delius et al., 1976); возможно, поляризованный свет неба, наиболее интенсивный в ультрафиолетовой области, тоже помогает им при навигации (именно так обстоит дело у некоторых беспозвоночных) (von Frisch, 1967; Waterman, 1981). Кроме того, установлено, что голуби способны воспринимать звуки сверхнизкой частоты (0,1 Гц) (Yodlowski et al., 1977; Kreithen, Quine, 1979). Не исключено, что голуби используют постоянные источники таких звуков в окружающей местности (волны, разбивающиеся о морской берег, ветры над горной цепью), чтобы построить навигационную карту этой местности. Хотя такой низкочастотный источник звука нельзя локализовать обычным методом измерения бинауральной разности фаз и времен поступления звукового сигнала, его направление в принципе можно определить с помощью эффекта

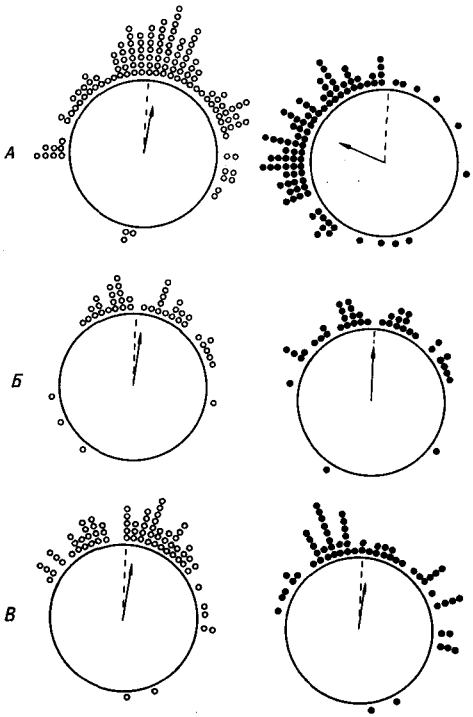


Рис. 22.2. Опыты со смещением суточного ритма у голубей (Keeton, 1974). Светлые кружки – направления полета контрольных птиц, находившихся в условиях естественного чередования дня и ночи; темные кружки – то же для птиц, у которых биологические часы были сдвинуты на 6 ч вперед при содержании их в условиях искусственного чередования светлого и темного периодов. Направление, в котором улетела птица, выпущенная в отдаленном от дома месте, определяли при помощи бинокля с точностью около 5°. Штриховая линия – направление к дому, стрелка – среднее направление полета; ее длина обратно пропорциональна величине разброса. Каждый светлый или темный кружок по периферии круга указывает направление полета одной птицы. *А* – птицы выпущены в солнечную погоду, *Б* – при сильной облачности в местах, которые они могли видеть раньше, *В* – при сильной облачности в незнакомых местах.

Доплера при полете в разных направлениях (Quine, Kreithen, 1981). Голуби способны воспринимать и исключительно слабые изменения давления окружающего воздуха, эквивалентные перепаду давления, возникающему при изменении высоты всего на 10 м (Kreithen, Keeton, 1974a). Индикаторами местоположения и направления могут служить также разносимые ветром обонятельные сигналы – предположение, которое в последнее время послужило стимулом к проведению целого ряда исследований и породило массу споров (Papi, 1976, 1982; Wallraff, 1980b; Gould, 1982; Wallraff et al., 1982).

В течение примерно тысячи лет мореплаватели использовали для определения направления магнитный компас. В принципе птицы, а также и другие животные могут извлекать дирекциональную информацию компасного типа из геомагнитного поля. Кроме того, магнитное поле Земли может снабжать их и сведениями топографического характера – о местоположении интересующего их объекта. Каждая точка на поверхности земли характеризуется определенной величиной и наклонением геомагнитного поля, и животные могут использовать эти параметры при навигации.

Очевидно, что сенсорная картина внешнего мира у разных животных

сильно отличается от нашей и многие стимулы окружающей среды, к которым мы нечувствительны, могут играть важную роль в их навигации.

2. Опыты по ориентации почтовых голубей

Гипотеза о том, что магнитное поле Земли может использоваться птицами в процессе навигации, появилась в научной литературе более 100 лет назад. Ее высказал в 1882 г. Вигюер, предположив, что птицы строят навигационную сетку на основании данных о величине и наклонении геомагнитного поля. Более 40 лет назад Игли (Yeagley, 1947) выдвинул предположение о том, что птицы используют в ходе навигации двухкоординатную сетку из пересекающихся линий магнитной широты (оцененной, например, по величине вертикальной составляющей геомагнитного поля) и географической широты (оцененной по величине силы Кориолиса, возникающей при вращении Земли). (Гипотеза об использовании силы Кориолиса в ходе навигации была впервые высказана шведским физиком Густавом Изингом в 1945 г.)

Предположение Игли о наличии двухкоординатной (геомагнитно-кориолисовой) системы навигации было основано на опытах с почтовыми голубями, начатых в 40-х гг. Игли укреплял небольшие магнитики на крыльях почтовых голубей одной группы и немагнитные медные пластинки примерно того же размера и веса на крыльях голубей другой группы. По его данным, хоминговая активность у птиц с магнитами была значительно слабее (Yeagley, 1947). В другой серии опытов птиц, выращенных и (или) обученных в голубятне, расположенной в Пенсильвании, перевозили на 1800 км к западу, в штат Небраска, в место, находящееся поблизости от «сопряженной» точки, где комбинация географической и магнитной широт была такой же, что и около голубятни. Оказалось, что, будучи выпущены в Небраске, эти птицы летели преимущественно по направлению к близко расположенной, хотя и незнакомой им «сопряженной» точке, а не в направлении своего дома (Yeagley, 1947, 1951). На этом основании было высказано предположение, что птицы оценивали географическую и магнитную широту и, будучи поблизости от «сопряженной» точки, сделали ошибку, заключив, что их дом находится рядом, а не в 1800 км к востоку.

Далее Игли предположил, что голуби и другие птицы могут оценивать напряженность геомагнитного поля по величине электрического напряжения, индуцируемого во время их полета в поле Земли. Однако такой механизм детекции геомагнитного поля вызвал серьезные возражения теоретического характера у нескольких ученых (см. Griffin, 1952). Кроме того, опыты других исследователей (Gordon, 1948; Matthews, 1951; van Riper, Kalmbach, 1952), а также последующие опыты самого Игли (Yeagley, 1951) не подтвердили данных об ухудшении навигационных способностей голубей с магнитами, укрепленными на крыльях (Griffin, 1952). Хотя идеи, высказанные Игли, породили бурные дискус-

сии, общее негативное отношение к ним, вероятно, способствовало тому, что в последующем в течение ряда лет роль геомагнитного поля в навигации птиц не рассматривалась сколько-нибудь серьезно. По-видимому, идея о роли геомагнитного поля в навигации животных опередила время.

2.1. Наложение внешнего магнитного поля во время полета

Через два десятилетия после первых публикаций Игли было сделано замечательное открытие: Китон обнаружил, что голуби хорошо ориентируются в плотных облаках (Keeton, 1969), причем на ориентацию не влияет сдвиг внутренних часов. Это привело к пересмотру представлений о возможности получения мигрирующими птицами информации о направлении от геомагнитного поля, по крайней мере в условиях, когда они не могли получить такой информации от солнца. Было показано также (Keeton, 1971), что у обученных почтовых голубей, на шее которых сзади были укреплены небольшие магниты, создававшие в голове птицы поле около 0,5 Гс, нарушалась ориентация, если их выпускали на расстоянии 27–50 км в условиях полной облачности. Такой дезориентации не наблюдалось, если птицы были выпущены на том же расстоянии в солнечную погоду (рис. 22.3, *А, Б*). Интересно отметить, что, хотя начальная ориентация птиц, снабженных магнитами, в облачную погоду существенно ухудшалась, тем не менее многие из них достигали цели, причем в некоторых случаях за то же время, что и контрольные птицы без магнитов. Следовательно, какие бы нарушения ориентации ни вызывал магнит, птицы способны относительно быстро компенсировать их, корректируя свой курс.

Уолкот усовершенствовал эти опыты, укрепив вокруг головы и шеи голубя пару катушек типа катушек Гельмгольца, через которые пропускался ток от миниатюрной батарейки; при этом в области головы и шеи создавалось магнитное поле около 0,6 Гс. Это искусственное поле в зависимости от направления пропускаемого тока могло иметь разную ориентацию. При любом направлении искусственного поля птицы, выпущенные в незнакомой местности в солнечную погоду, ориентировались по направлению к дому (Walcott, Green, 1974; Walcott, 1977). Однако, если их выпускали в условиях густой облачности, одна группа птиц (у которых искусственное поле было таким, что смотрящий на север конец компасной стрелки указывал вниз) ориентировалась в направлении к дому, а другая группа (у которой искусственное поле было таким, что тот же конец компасной стрелки был направлен вверх) улетала примерно в противоположном направлении (Walcott, Green, 1974; Visalberghi, Alleva, 1979) (рис. 22.4). Эти результаты соответствуют модели навигации по геомагнитному полю (Wiltschko, Wiltschko, 1972), которая будет рассмотрена в разд. 3; согласно этой модели, за направле-

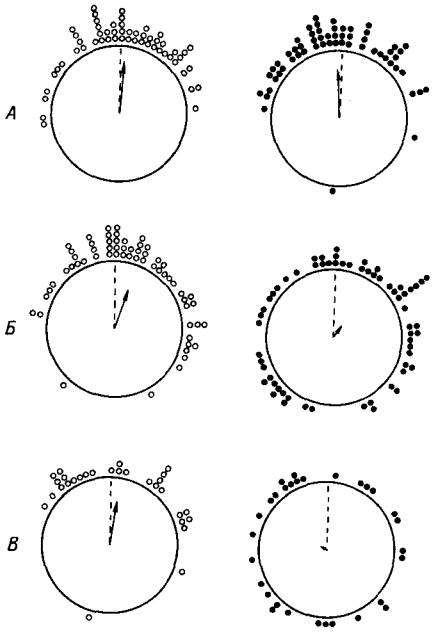


Рис. 22.3. Влияние постоянного магнитного поля на хоминговое поведение голубей (Keeton, 1974). Светлые кружки – направление полета контрольных птиц, к телу которых были прикреплены небольшие латунные бруски, темные кружки – то же для птиц с небольшими магнитными брусками. *А*. Обученные птицы были выпущены в солнечную погоду за 27–50 км от дома. *Б*. Обученные птицы были выпущены на том же расстоянии при сильной облачности. *В*. Молодые птицы, совершающие свой первый полет и выпущенные в солнечную погоду на расстоянии 27 км от дома.

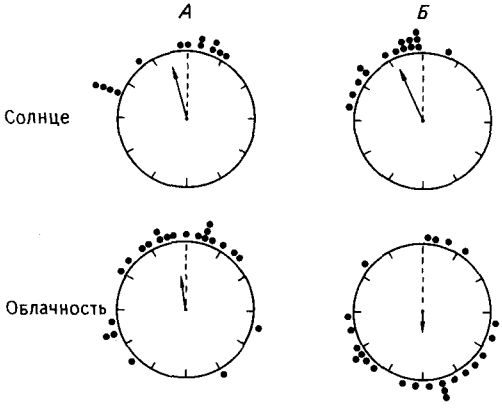


Рис. 22.4. Направление полета почтовых голубей (определенное радиотелеметрически), у которых к голове и шее были прикреплены небольшие катушки Гельмгольца (Walcott, Green, 1974). *А*. Поле, приложенное в области головы, таково, что стрелка компаса, указывающая на север, в этом поле направлена вниз. *Б*. Поле противоположной конфигурации, индуцируемое при изменении направления тока через катушку. Птицы, выпущенные в солнечную погоду, летели по направлению к дому независимо от конфигурации искусственного магнитного поля. Птицы, выпущенные в облачную погоду, выбирали направление к дому, если конфигурация поля была такой, как на рис. *А* (хотя разброс был бóльшим), и обратное направление при конфигурации поля, как на рис. *Б*.

ние на север принимается такое направление, в котором вектор магнитного поля образует минимальный угол с вектором силы тяжести. У птиц с конфигурацией искусственного магнитного поля, при которой северный полюс направлен вниз, вектор результирующего поля, образующегося в результате суммирования геомагнитного поля с искусственным, имел наиболее крутой градиент при перемещении в северном направлении, как и без наложения поля катушек. Напротив, у птиц с противоположной конфигурацией искусственного поля вектор результирующего поля имел наиболее крутой градиент при движении в южном направлении, т. е. противоположно тому, как это бывает в естественных условиях.

Влияние искусственного магнитного поля, создаваемого постоянными магнитами или катушками Гельмгольца, на начальную ориентацию почтовых голубей было наиболее выражено в облачную погоду, однако некоторое нарушение ориентации обученных птиц наблюдалось и в солнечные дни. Например, Китон (Keeton, 1971) сообщал, что прикрепление магнитиков влияло на направление полета и скорость хоминговой реакции обученных птиц, которых выпускали в солнечную погоду на большем, чем в описанных выше опытах, расстоянии (85 км вместо 27–50 км). В большой серии опытов, проведенных в начале 70-х гг., Уолкот обнаружил значительное увеличение разброса в направлении полета у голубей с катушками Гельмгольца, создававшими магнитное поле 0,1–0,6 Гс, даже в том случае, когда голубей выпускали в солнечную погоду (Walcott, 1977). Сходные результаты получены и другими исследователями (Visalberghi, Alleva, 1979). Эти данные указывают, что геомагнитный компас в какой-то степени все же используется и на него может быть оказано воздействие даже в случае обученных птиц и в условиях солнечной погоды; возможно также, что они свидетельствуют о взаимодействии искусственного магнитного поля с какими-то другими элементами навигационной системы птиц, скажем с геомагнитной картой.

Описанные выше опыты (Keeton, 1971) были поставлены на обученных почтовых голубях, выпускаемых в солнечную погоду на небольшом расстоянии (менее 50 км) от дома; у необученных же молодых птиц, в первый раз увезенных из голубятни, к телу которых также прикрепляли магнитики, наблюдалось нарушение ориентации даже в ясную погоду (рис. 22.3, *В*). В более поздних опытах было установлено, что голуби не имеют врожденного солнечного компаса, а приобретают его (Wiltschko et al., 1976; Wiltschko, Wiltschko, 1981). По-видимому, молодые птицы могут использовать в качестве компаса геомагнитное поле до тех пор, пока у них не разовьется способность к ориентации по солнцу (Wiltschko et al., 1981). Таким образом, у обученных птиц основным источником компасной информации является солнце (об этом свидетельствуют результаты опытов со сдвигом внутренних часов), а у молодых неопытных голубей первичным источником компасной информации, по-видимому, служит геомагнитное поле.

Вилчко и др. (Wiltschko et al., 1983) попытались выяснить, происходит

ли калибровка солнечного компаса по геомагнитному в ходе онтогенеза. Для этого они выращивали птенцов почтовых голубей в измененных магнитных условиях (горизонтальная составляющая поля была повернута на 65 или 120°). Голуби, выросшие в таких условиях и впервые выпущенные в солнечную погоду, улетали не в тех направлениях, в которых улетали контрольные птицы, выросшие в условиях нормального геомагнитного поля. При последующих выпусках различия в ориентации экспериментальных и контрольных птиц были неоднозначными. Результаты этого исследования указывают на то, что магнитный компас у голубей способствует формированию солнечного компаса, но механизм взаимосвязи между этими двумя системами пока неясен.

Стратегия, используемая птицами при обработке компасной информации, по-видимому, является гораздо более простой, если источником информации служит геомагнитное поле, не меняющееся во времени, и более сложной, если эта информация поступает от солнца, поскольку в этом случае нужно контролировать постоянно меняющееся положение солнца на небе и компенсировать это изменение при помощи эндогенных биологических часов. Возможно, эта дополнительная сложность, связанная с необходимостью компенсации времени, и является причиной перехода голубей от геомагнитного компаса к солнечному в процессе их онтогенетического развития.

2.2. Наложение магнитного поля во время транспортировки птиц

У ученых нередко возникал вопрос, зависит ли хоминговая реакция голубей от информации, которую они могли получить во время перемещения от дома до того удаленного места, где их выпускали. Например, голуби могли бы чувствовать изменение линейного ускорения в сочетании с изменением углового ускорения или же с изменением направления вектора геомагнитного поля и путем интегрирования этих изменений определять свое местоположение по отношению к начальной точке перемещения. Они могли бы воспринимать и другие особенности среды, окружающей их в ходе транспортировки, например местные запахи. Некоторые исследования последних лет указывают, что на ориентацию почтовых голубей может влиять магнитное поле, в котором они находятся во время перевозки от дома.

В опытах Папи и др. (Papi et al., 1978) и Бенвенути и др. (Benvenuti et al., 1982) голубей транспортировали в железных контейнерах, что уменьшало напряженность геомагнитного поля примерно до 0,5% его нормальной величины. Контрольных птиц перевозили в немагнитных алюминиевых контейнерах, в которых геомагнитное поле оставалось прежним, но возможные сигналы окружающей среды (зрительные, обонятельные, слуховые) были ослаблены. Контрольные птицы после того, как они были выпущены, хорошо ориентировались в направлении дома,

а голуби, находившиеся во время путешествия в железных контейнерах, ориентировались хуже и большинство из них начинали полет не в направлении к дому. Однако реализация хомингового поведения у контрольных птиц и птиц, находившихся во время перевозки в измененном магнитном поле, значимо не различалась, т. е. доля птиц, вернувшихся домой, и среднее время возвращения в обеих группах были сходными.

В опытах Бенвенути и др. (Benvenuti et al., 1982) голубей во время транспортировки помещали в измененное магнитное поле, генерируемое тремя парами катушек Гельмгольца, расположенными во взаимно перпендикулярных плоскостях. Направление и величина этого поля (0–0,6 Гс) менялись по синусоиде с периодом от 15 до 39 с, причем в разных катушках неодинаково. Когда птиц выпускали, контрольные птицы ориентировались в направлении к дому, а птицы, находившиеся в переменном магнитном поле, разлетались в разных направлениях. Однако реализация хоминговой реакции опять-таки существенно не изменялась.

Используя одну пару катушек Гельмгольца, Кипенхойер (Kiepenheuer, 1978 a, b) создавал у почтовых голубей во время их транспортировки магнитное поле, вертикальная составляющая которого имела противоположное по сравнению с нормальным геомагнитным полем направление. Он обнаружил небольшое влияние этой процедуры на направление полета как обученных, так и неопытных птиц: среднее направление полета смещалось примерно на 30° (по часовой стрелке) по сравнению с контрольными птицами. Хоминговая реакция изменялась очень слабо.

По данным Вилчко и Вилчко (Wiltschko, Wiltschko, 1982), чем меньше у птицы хоминговый опыт, тем выше вероятность нарушения ее ориентирования после транспортировки в условиях измененного магнитного поля. Помимо этого среди неопытных птиц более молодые (моложе, чем 11–12 нед) были сильнее подвержены дезориентирующему влиянию искусственного поля. Работая с молодыми (возраст менее 12 нед) необученными почтовыми голубями, эти авторы обнаружили сильное влияние на начальную ориентацию изменения магнитного поля во время перевозки птиц к месту выпуска (Wiltschko et al., 1978; Wiltschko, Wiltschko, 1978; Wiltschko, Wiltschko, 1981). Птицы, находящиеся в дополнительном горизонтальном магнитном поле, создаваемом парой катушек Гельмгольца, разлетались в разных направлениях, если их выпускали на расстоянии 65 км от дома (рис. 22.5, *А*). (В последней из этих работ было также обнаружено, что транспортировка неопытных почтовых голубей в условиях полной темноты и нормального геомагнитного поля тоже приводит к беспорядочному разлету птиц.) Хоминговые реакции при этом не оценивались, поскольку расстояние от дома было слишком велико, чтобы молодые необученные птицы могли его преодолеть. У птиц, которые во время перемещения от дома находились в нормальном геомагнитном поле, а в месте, где их

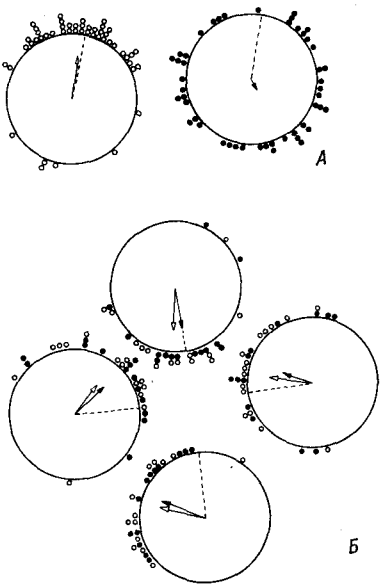


Рис. 22.5. Влияние условий транспортировки на начальную ориентацию необученных почтовых голубей. Светлые кружки – направления, в которых улетали контрольные птицы, темные кружки – то же для птиц, находившихся во время перевозки в измененном магнитном поле. Штриховая линия – направление к дому. *А*. Птицы находились в искусственном магнитном поле с большей, чем у геомагнитного поля, горизонтальной составляющей; каждый кружок – результат суммирования четырех опытов, в которых птиц выпускали в одном и том же месте на расстоянии 65 км от голубятни (голубей выпускали сразу же по прибытии на место). (Wiltschko, Wiltschko, 1981.) *Б*. Птиц транспортировали в закрытых контейнерах, внутри которых было создано искусственное магнитное поле с большей, чем у геомагнитного поля, горизонтальной составляющей. Контейнеры во время транспортировки вращали с частотой 1,5 об/с и подавали в них воздух из специальных баллонов. В таких условиях птицы не получали никакой информации (геомагнитной, зрительной, гравитационной, обонятельной), которую они могли бы использовать для навигации. Было проведено также четыре опыта, в которых птиц выпускали в разных местах, находившихся на расстоянии примерно 180 км от дома в направлении основных четырех стран света. Птиц выпускали не сразу, а на следующий день после прибытия на место. (Walraff, 1980a.)

собирались выпустить, помещались на 30 мин в измененное магнитное поле, ориентация не была нарушена.

Данные такого рода указывают, что почтовые голуби могут использовать информацию о геомагнитном поле, собранную во время их перемещения, для того, чтобы составить представление о положении того места, откуда они были увезены. Однако тот факт, что хоминговое поведение птиц, подвергавшихся во время транспортировки воздействию измененного магнитного поля, не было нарушено, свидетельствует,

что птицы очень быстро оценивают, где они находятся, и правильно определяют путь к дому. Таким образом, эти результаты позволяют предположить, что, по-видимому, существует временное влияние на геомагнитный компас подобно тому, как это бывает в случае укрепленного на теле птицы магнитика, нарушающего ее ориентацию в облачную погоду.

Представление о том, что информация, полученная во время перемещения, *не является* необходимой для хоминговой реакции голубей, было подтверждено в обширных сериях опытов (Wallraff, 1980 a; Wallraff et al., 1980). Необученных и обученных птиц перевозили к месту, где их выпускали, в специальном контейнере, устроенном так, чтобы исключить восприятие любых потенциально полезных для навигации сигналов. Контейнер был светонепроницаем и непрерывно и быстро (1,5 об./с) вращался. Две пары катушек Гельмгольца создавали дополнительное горизонтальное магнитное поле; в контейнер поступал воздух из специальных баллонов, чтобы во время далекого путешествия птицы не получали обонятельных сигналов. Направления вращения контейнера и конфигурация магнитного поля во время транспортировки изменялись случайным образом с интервалами от 0,5 до 9 мин. Контрольных птиц транспортировали в это же время снаружи контейнера, поэтому они получали всю зрительную, обонятельную, гравитационную информацию и находились в нормальном геомагнитном поле. По прибытии на место птицы, перевезенные во вращающихся контейнерах, находились в полном замешательстве, что совершенно естественно. Основным симптомом, который у них обнаруживался, было что-то похожее на тошноту. В отличие от опытов, описанных выше, в этом исследовании птицам давали отдохнуть (и, возможно, адаптироваться к новому месту) вплоть до следующего дня; только тогда их начинали выпускать по одной. Полученные данные были вполне определенными: различия в навигационном поведении птиц, подвергшихся различным воздействиям в ходе транспортировки, и контрольных птиц отсутствовали; это следует из визуальной оценки направления полета (рис. 22.5, *Б*), анализа хоминговых реакций и распределения случаев неточного возвращения. Эти данные убедительно показывают, что обученные и необученные голуби могут прекрасно находить путь к дому даже в том случае, если во время перевозки в отдаленные места у них не было возможности получить полезную для навигации геомагнитную, зрительную, обонятельную и гравитационную информацию.

3. Опыты по ориентации перелетных птиц

В одном из немногочисленных полевых исследований по влиянию магнитных полей на ориентацию птиц, проведенных не на почтовых голубях, анализировали направление полета только что оперившихся птенцов делаварских чаек (*Larus delawarensis*), выпущенных на расстоянии 29 км к западу от их колонии. Контрольные птицы в большинстве

случаев начинали лететь в южном или юго-восточном направлении, т. е. в направлении их осеннего перелета; в то же время птенцы, у которых на голове были укреплены небольшие магниты, разлетались случайным образом во всех направлениях (Southern, 1972 b). Нарушение ориентации под влиянием искусственного магнитного поля в этих опытах было выражено почти одинаково и в солнечную, и в облачную погоду. Аналогичное нарушение ориентации в солнечные дни наблюдалось у птенцов почтовых голубей, совершающих свой первый полет, у которых также были укреплены на голове небольшие магниты.

Методика, впервые предположенная Крамером для изучения ориентации птиц при помощи специальных клеток, была применена и для исследования геомагнитного поля как источника ориентационной информации у перелетных певчих птиц. Опыты, проведенные в 60-х гг. (Merkel, Wiltschko, 1965; Wiltschko, 1968), показали, что обыкновенная зарянка (*Erithacus rubecula*), совершающая перелеты в ночное время, обнаруживает ориентированную двигательную активность (Zugunruhe, или миграционное беспокойство) в направлении, соответствующем направлению сезонной миграции, если она находится в ночное время в клетке в условиях нормального геомагнитного поля, но изолирована от зрительной информации об окружающей обстановке (звезды, топографические ориентиры). Если направление горизонтальной составляющей геомагнитного поля изменяли при помощи катушек Гельмгольца, окружающих клетку, то соответствующим образом менялось и предпочтительное направление двигательной активности птиц. Вилчко (Wiltschko, 1972) сообщал также, что при искусственном ослаблении (до 0,34 Гс) или усилении (до 0,64 Гс и более) нормального (0,46 Гс) магнитного поля в клетке миграционная активность зарянок становилась беспорядочной. Однако, если птицы находились в измененном по интенсивности магнитном поле в течение 3 суток и более, у них восстанавливалась способность ориентироваться в соответствующем направлению перелета курсе как в условиях нормального, так и измененного по величине магнитного поля (Wiltschko, 1978). Интересно отметить, что птицы, адаптированные к повышенной величине поля до 1,5 Гс, правильно ориентировались в поле 1,5 и 0,46 Гс, но при промежуточной его величине (0,81 Гс) их ориентация нарушалась. Создается впечатление, что птицы обучаются использовать информацию об окружающем магнитном поле непривычной для них величины; при этом они, по-видимому, могут руководствоваться только той величиной, к которой они адаптировались в течение нескольких дней.

В серии изящно выполненных опытов Вилчко и Вилчко (Wiltschko, Wiltschko, 1972) изменяли контролируемым образом как полярность, так и наклонение магнитного поля, окружающего клетку. Было показано, что в отличие от магнитных компасов, которые применяют люди, в магнитном компасе, имеющемся у зарянки, не используется при определении направления такой показатель, как полярность магнитного поля. Более вероятно, что эти птицы получают дирекциональную

информацию путем измерения магнитного наклонения, причем за направление на север (в северном полушарии) принимается такое направление, при котором вектор напряженности магнитного поля образует минимальный угол с вектором сил гравитации (рис. 22.6). Такая стратегия становится невозможной, если вертикальная составляющая магнитного поля равна нулю, как это бывает на геомагнитном экваторе. Действительно, те же зарянки, помещенные в ориентационных клетках в магнитное поле с одной лишь горизонтальной составляющей, ориентировались случайным образом (рис. 22.6, *Д*). Авторы указывают, что во время перелета обыкновенные зарянки не пересекают геомагнитный экватор, поэтому в естественных условиях они не оказываются в этой обескураживающей обстановке. Те же птицы, которые совершают перелеты из одного полушария в другое, по-видимому, используют компасную информацию как от магнитного поля, так и от других источников, избегая при этом осложнений, связанных с пересечением геомагнитного экватора.

Далее были проведены исследования взаимодействия между звездной и геомагнитной компасными системами у обыкновенной зарянки и некоторых других видов певчих птиц, совершающих ночные перелеты: садовой славки, *Sylvia borin*, и серой славки, *S. communis* (Wiltschko, Wiltschko, 1975a, b, 1976). Во всех случаях было обнаружено, что геомагнитное поле является основным источником компасной информации. Звездный компас, как выяснилось, представляет собой вторичную систему ориентации, калибруемую с использованием информации о направлении, полученной от магнитного поля. При этом выявилось очень интересное различие между зарянками, которые мигрируют на относительно небольшие расстояния, в пределах северного полушария, и славками, совершающими дальние перелеты, причем большинство зимовок у них находится в южном полушарии. После искусственного изменения направления окружающего поля славки в первую же ночь отвечали соответствующим изменением ориентации их миграционной активности, несмотря на то что от звезд они получали дирекциональные сведения противоположного характера. С другой стороны, зарянкам требовалось две или три ночи для того, чтобы изменить ориентацию ночной миграционной активности после изменения окружающего магнитного поля. На протяжении этих двух или трех ночей они продолжали использовать в качестве ориентира звезды. Авторы предположили, что мигрирующие на дальние расстояния славки часто сверяют свой звездный компас по магнитному и поэтому быстро реагируют на изменение магнитного поля; напротив, зарянки, совершающие короткие перелеты, реже сверяют звездный компас с магнитным. Во время перелета зарянок многие звезды, которые находятся на небе в начале пути, остаются видимыми и в конце его, тогда как у славок картина звездного неба в начале и конце перелета может полностью измениться.

Исследование при помощи сходной методики других мигрирующих ночью птиц – фиолетовой овсянки (*Passerina cyanea*) (Emlen et al., 1976),

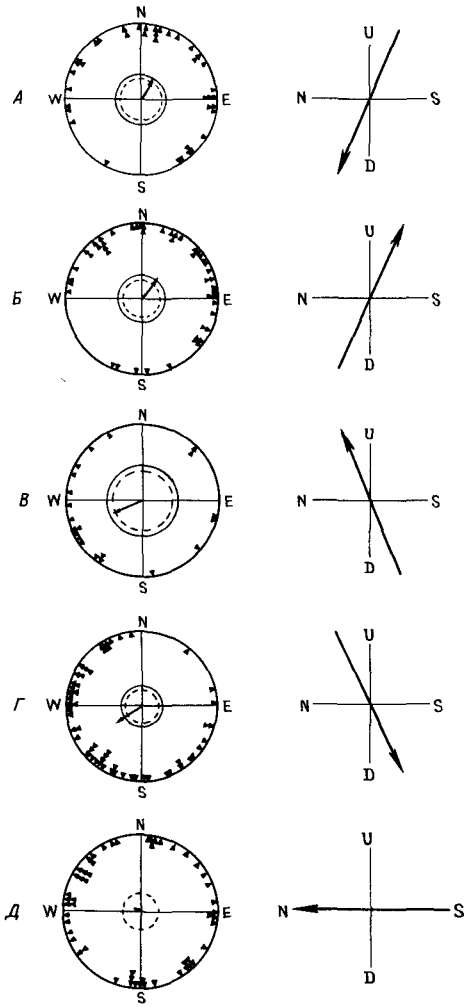


Рис. 22.6. Ориентационное поведение зарянок, помещенных в специальные клетки в период весеннего перелета (Wiltschko, Wiltschko, 1972). Слева – средние показатели двигательной активности (темные треугольники по периферии круга) отдельных птиц в ночное время. Стрелки – направление средних векторов; внутренние круги обозначают 5%-ный (штриховая линия) и 1%-ный (сплошная линия) уровни значимости по критерию Рэлея. Справа – конфигурации магнитного поля, получающегося в результате суммирования геомагнитного поля и поля, генерируемого катушками Гельмгольца, окружающими ориентационную клетку. N, S, U, D – направления на юг, север, вверх и вниз. Величина результирующего магнитного поля во всех случаях 0,46 Гс. *А*. Нормальное геомагнитное поле. *Б*. Поле, равное по величине геомагнитному, но с обратной полярностью. *В*. Поле с обращенной вертикальной составляющей геомагнитного поля. *Г*. То же, что на рис. *В*, но обратной полярности. *Д*. Магнитное поле, у которого вертикальная составляющая равна нулю.

славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) (Viehmann, 1979), саванной овсянки (*Passerculus sandwichensis*) (Bingman, 1981) и пестрой мухоловки (*Fidecula hypoleuca*) (Beck, Wiltschko, 1982) – обнаружило, что они также ориентируют свою миграционную акивность в соответствии с направлением магнитного поля.

В одной из серий опытов (Wiltschko, Gwinner, 1974; Gwinner, Wiltschko, 1978) было установлено, что по крайней мере у садовых славок компасное магнитное чувство является врожденным. Птенцов брали из гнезда до того, как у них открывались глаза, и выращивали

в отсутствие небесных ориентиров (звезды, солнце). Когда через несколько месяцев, в период первого осеннего перелета, птиц помещали в закрытые клетки, у них наблюдалась двигательная активность, ориентированная в соответствующем (юго-западном) направлении. Данный результат очень важен, поскольку эти птицы не имели возможности использовать небесные ориентиры. Кроме того, следует отметить, что такие потенциальные источники навигационной информации, как обонятельные стимулы или звуковые сигналы инфранизкой частоты, поступающие из окружающей среды, не могут быть врожденными; чтобы пользоваться ими, требуется стадия обучения. Таким образом, магнитное поле Земли было единственным источником дирекциональной информации, доступным этим птицам. Поскольку их ориентация, как об этом известно из других опытов, зависит от магнитного поля (Wiltschko, Wiltschko, 1975 a), проще всего объяснить эти результаты тем, что геомагнитное поле «снабжает» молодых славок необходимой для ориентирования точкой отсчета.

Гвиннер и Вилчко (Gwinner, Wiltschko, 1978) обнаружили также, что во второй половине периода осеннего перелета ориентация двигательной активности птиц в клетке смещается с юго-запада к юго-востоку. Это соответствует изменению в направлении полета, которое наблюдается у мигрирующих садовых славок во время их перелета из Европы в Африку (рис. 22.7). Более того, если птиц содержали в изоляции от небесных ориентиров при 12-часовом световом периоде и постоянной температуре в течение нескольких месяцев после осенней миграции, у них опять возникало миграционное беспокойство, ориентированное теперь на север, что совпадало с направлением их весеннего перелета (Gwinner, Wiltschko, 1980). Таким образом, врожденными у этих птиц являются не только способность к обработке магнитной компасной информации, но и программирование начала, длительности и направления движения во время миграции.

Были проведены также ориентационные опыты на саванных овсянках (Bingman, 1981) и пестрых мухоловках (Beck, Wiltschko, 1982), которые росли в условиях, когда они не видели небесных ориентиров. При изменении магнитного поля при помощи катушек Гельмгольца также наблюдалось изменение ориентации миграционной активности птиц. Как и у зарянок (Wiltschko, Wiltschko, 1972), ориентация мухоловок, по-видимому, зависела не от полярности, а от направления магнитного поля. При ослаблении магнитного поля с 0,46 до 0,32 Гс двигательная активность птиц становилась беспорядочно ориентированной (Beck, Wiltschko, 1982). Эти результаты служат еще одним веским доводом в пользу гипотезы о наличии врожденного запрограммированного магнитного компаса, по крайней мере у некоторых видов птиц.

Сравнительно недавно были проведены опыты (Alerstam, Högstedt, 1983), в которых горизонтальную составляющую магнитного поля в окрестности гнезда пестрой мухоловки поворачивали на 90°. Птенцы могли видеть небо, если они выглядывали из гнездовой коробки. У мо-

лодых птиц, выросших в таком магнитном поле, наблюдалось соответствующее отклонение на 90° направления двигательной активности в период миграционного беспокойства; испытания проводили в осеннее время в условиях нормального геомагнитного поля и вечернего неба. Эти результаты показывают, что молодые мухоловки способны находить соответствие между врожденно запрограммированным направлением магнитного поля и наблюдаемыми небесными ориентирами. Позже, во время перелета, перекалиброванная небесная компасная система, по-видимому, используется ими как основной навигационный ориентир.

Бингман (Bingman, 1983) выращивал саванных овсянок в условиях открытого неба и в магнитном поле, повернутом на 90°, а затем наблюдал за ними во время осенней миграции при нормальном геомагнитном поле и невидимом небе. По его данным, предпочтительное направление миграционной активности экспериментальных птиц отклонялось на 90° от ориентации контрольных птиц, выросших в нормальном геомагнитном поле. Поскольку эти птицы во время испытания не могли видеть небо, они, вероятно, ориентировались по геомагнитному полю. Таким образом, отклонение в ориентации у экспериментальных птиц свидетельствует о том, что они изменили свой магнитный компас в период, предшествовавший осеннему перелету, на основе сопоставления магнитных и небесных ориентиров.

Как отмечает Бингман (Bingman, 1983), для перелетных птиц, по-видимому, очень важно уметь перестраивать врожденный запрограммированный магнитный компас, сверяя его с таким надежным ориентиром географического направления, как ось вращения ночного неба. Геомагнитное поле столь сильно варьирует как в пространстве, так и во времени, что птицы не могут опираться при навигации на врожденный запрограммированный геомагнитный компас. Например, в местах гнездования саванных овсянок, простирающихся от Аляски до северо-восточных областей США, геомагнитное склонение варьирует в пределах 80° (Bingman, 1983). Другая проблема, связанная с использованием заданного при рождении направления магнитного компаса, – это инверсия магнитного поля Земли, происходящая приблизительно через каждые несколько сотен тысяч лет. Такие инверсии длятся, по-видимому, в течение нескольких тысяч лет, и в этот период происходит значительное изменение направления вектора геомагнитного поля. Таким образом, для сотен поколений животных геомагнитное поле не может быть стабильной точкой отсчета при определении направления. Проверяя магнитный компас по стабильному небесному ориентиру и соответственно перестраивая его, птицы могли в последующем использовать его для выбора и поддержания нужного географического направления и в отсутствие небесных ориентиров.

В опытах на саванных овсянках (Bingman, 1981, 1983) была обнаружена любопытная бимодальная структура ориентации с двумя преимущественными направлениями, различающимися на 180°. У отдельных птиц не наблюдалось двойной ориентации; по-видимому, бимодаль-

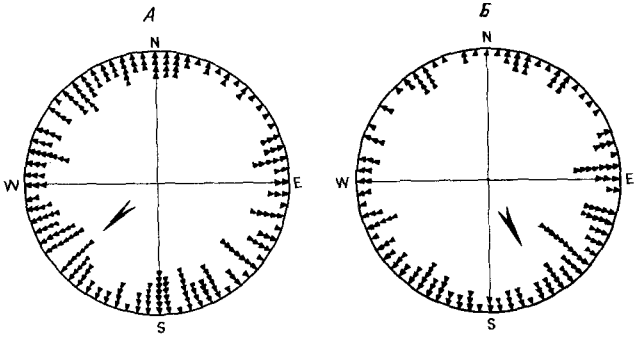
ное распределение является результатом суммирования данных по многим животным. Если горизонтальную составляющую магнитного поля поворачивали на 90°, оба направления преимущественной ориентации также сдвигались на 90°. Такое бимодальное распределение было характерно лишь для птиц, выросших в домашних условиях и не имевших опыта перелетов. У саванных овсянок, отловленных после сезона их первого перелета и испытанных в ориентационной клетке, наблюдалась унимодальная ориентация в направлении, соответствующем направлению перелета (Bingman, 1983). Это позволяет предположить, что овсянки, не имевшие опыта, должны прокалибровать каким-то образом абсолютное направление своего геомагнитного компаса во время полета.

4. Влияние небольших изменений магнитного поля на навигацию: могут ли птицы иметь геомагнитную карту?

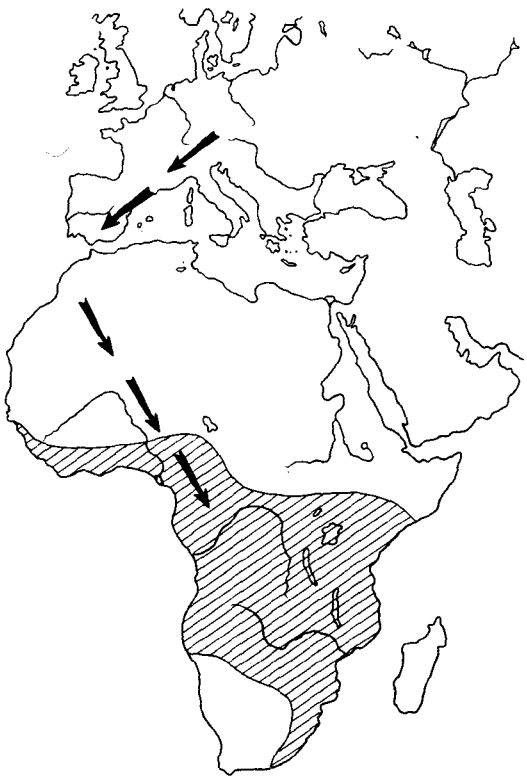
Величина и направление магнитного поля Земли испытывают относительно небольшие (менее 5%) флуктуации, обусловленные изменением солнечной активности. При повышенной солнечной активности значительно возрастает поток заряженных частиц, испускаемых Солнцем и достигающих Земли. При этом в ионосфере генерируются электрические токи, влияющие на величину и направление магнитного поля на поверхности земли. Нерегулярные изменения в средних широтах горизонтальной или вертикальной составляющих геомагнитного поля более чем на 40 нТл (1 нТл $= 1\gamma = 10^{-5}$ Гс) продолжительностью свыше 3 ч могут свидетельствовать о развитии магнитной бури. Сильные бури, которые бывают довольно часто, сопровождаются в средних широтах изменением величины поля на 120 нТл и более, а в редких случаях зарегистрированы изменения поля до 2500 нТл (5% средней интенсивности геомагнитного поля). В высоких широтах все эти величины существенно больше.

Наблюдения за делаварскими чайками, помещенными в ориентационные клетки, показали, что их преимущественная ориентация в

Рис. 22.7. Ориентационное поведение садовых славок во время осеннего перелета (Gwinner, Wiltschko, 1978). Круговые диаграммы иллюстрируют ориентацию двигательной активности славок, выращенных в домашних условиях и помещенных в ориентационные клетки в период первого в их жизни сезона миграций. Средние направления для отдельных птиц в ночное время (с точностью до 5°) обозначены темными треугольниками по периферии окружности; стрелки – направление среднего вектора. *А*. Результаты опытов, проведенных в августе и сентябре. *Б*. Результаты опытов, проведенных в октябре, ноябре и декабре. *В*. Карта, поясняющая направление осеннего перелета славок из центральной Европы к местам зимовок в Африке (заштрихованная область), определенное при помощи кольцевания.



В



направлении, соответствующем направлению перелета, нарушается во время магнитных бурь при изменении величины геомагнитного поля на 50 нТл или больше (Southern, 1971, 1972 а, 1978). Имеются данные о том, что направление, в котором улетали выпущенные почтовые голуби, во время магнитных бурь смещалось против часовой стрелки, причем это смещение было тем больше, чем сильнее была магнитная буря (Keeton et al., 1974; Larkin, Keeton, 1976). Степень отклонения птиц от курса зависела и от места, где их выпускали: в одном месте эффект был весьма значительным (рис. 22.8), в другом гораздо меньшим. В этих исследованиях флуктуации геомагнитного поля, по-видимому, не превышали 100 нТл; имеются указания, что начальная ориентация почтовых голубей нарушалась при изменении магнитного поля менее чем на ~ 30 нТл.

В другом исследовании, демонстрирующем влияние возмущений магнитного поля на навигацию птиц (Moore, 1977), была обнаружена

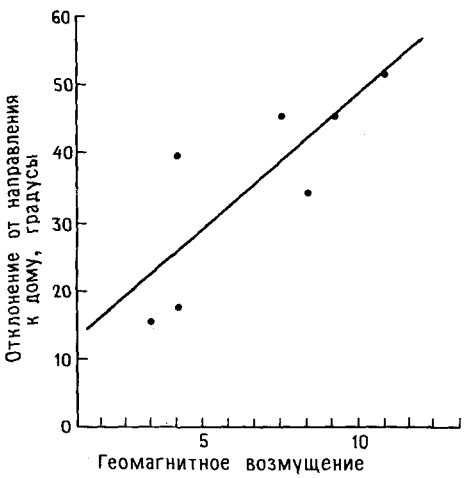


Рис. 22.8. Влияние геомагнитных бурь на начальную ориентацию почтовых голубей (Keeton, 1974). Обученных голубей выпускали в одном из пунктов шт. Нью-Йорк за 70 км от голубятни. В спокойные в магнитном отношении дни голуби обычно летели в направлении, отклоняющемся на 12° (против часовой стрелки) от направления на голубятню. Во время магнитных возмущений величина этого отклонения возрастала. Точки – среднее отклонение от направления на голубятню, оцениваемое по начальной ориентации голубей в семи опытах, проведенных в течение 1973 г. (число птиц, участвовавших в каждом опыте, неизвестно). Геомагнитное возмущение представлено как сумма четырех трехчасовых значений *K*-индекса для 12-часового интервала, оканчивающегося к моменту завершения выпуска. *K*-индекс характеризует интенсивность магнитных бурь за трехчасовой период. Так, суммарные значения *K*, равные 4 и 12, отвечают возмущениям геомагнитного поля 5–10 и 40–70 нТл соответственно. Интересно отметить, что 12-часовые суммарные оценки, по-видимому, представляют собой лучшие характеристики, чем шестичасовая сумма или отдельные трехчасовые значения *K* во время выпуска птиц.

корреляция между разбросом в направлении полета у мигрирующих ночью воробьиных птиц и активностью магнитных бурь. Ранее Игли (Yeagley, 1951) уже указывал на отрицательную корреляцию между временем хоминговой реакции, оцененным по результатам нескольких соревнований голубей на маршрутах длиной 100 и 300 км в Нью-Джерси, и количеством солнечных пятен. Шрайбер и Росси (Schreiber, Rossi, 1976) проанализировали результаты 18 соревнований голубей в период между 1932 и 1957 гг. на 736-километровом маршруте в Италии; они обнаружили сильную отрицательную корреляцию между количеством солнечных пятен и долей голубей, вернувшихся домой в тот же день после того, как их выпустили. Наконец, имеется сообщение о том, что сильная магнитная буря в США летом 1972 г., по-видимому, значительно повлияла на результаты соревнований почтовых голубей, летевших в направлении восток–запад, но не север–юг (Carr et al., 1982).

Было исследовано и ориентационное поведение почтовых голубей, выпущенных в местах с магнитными аномалиями на северо-востоке США (Walcott, 1978). В таких местах магнитное поле постоянно искажено из-за высокого содержания в породах магнитных материалов. У опытных голубей, выпущенных в солнечную погоду в этих местах, наблюдался гораздо больший разброс в ориентации по направлению к дому, чем у тех же голубей, которых выпускали в местах с нормальным магнитным полем. Более того, величина этого разброса коррелировала со степенью аномальности – максимальной вариабельностью поля в пределах первого километра полета по направлению к дому. Эта величина варьировала от 30 до примерно 3000 нТл. Таким образом, можно предположить, что голуби чувствительны уже к таким малым изменениям поля, как 30 нТл (рис. 22.9). Сходная корреляция между нарушением ориентации и степенью магнитной аномалии установлена и в опытах на почтовых голубях, которых выпускали в солнечную погоду на юге ФРГ (Kiepenheuer, 1982). Кроме того, показано, что голуби с прикрепленными к их телу магнитиками, которых выпускали в солнечную погоду в области магнитной аномалии, сбивались с курса так же, как птицы с немагнитными латунными брусочками. Таким образом, чувствительность этих птиц к искажениям поля в области магнитной аномалии сохраняется и в условиях довольно сильного (около 1 Гс) искусственного поля, создаваемого магнитами (Walcott, 1980). В то же время имеются данные, что магниты, по-видимому, подавляют влияние магнитных бурь на направление начальной ориентации почтовых голубей; другими словами, более сильное поле, создаваемое магнитами, вероятно, препятствует восприятию относительно слабых изменений поля во время магнитной бури (Larkin, Keeton, 1976).

Голуби, выпущенные далеко от дома, обычно вначале летят не прямо по направлению к нему, а значительно отклоняются от курса (Kramer, 1959; Wallraff, 1970, 1978; Keeton, 1973; Windsor, 1975). Это «отклонение в месте выпуска», или «предпочтительное компасное направление», относительно стабильно во времени и в какой-то мере характерно для

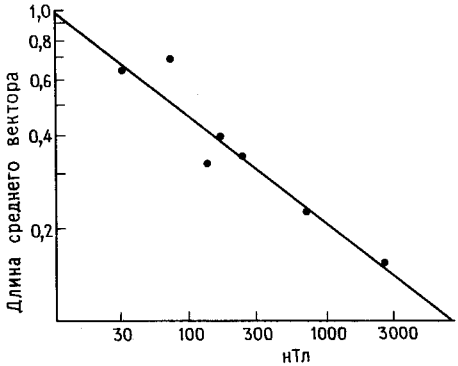


Рис. 22.9. Корреляция между интенсивностью магнитных аномалий и ориентацией почтовых голубей, выпущенных поблизости от аномалии (Walcott, 1978). Искажение геомагнитного поля в магнитной аномалии измеряется по максимальному изменению общей величины геомагнитного поля на протяжении 1 км по направлению к дому. Хоминговая ориентация характеризуется длиной среднего вектора направлений, в которых улетали выпущенные птицы. Если длина среднего вектора равна 1,0, это означает, что все птицы летели в одном и том же направлении (разброс отсутствовал). Если длина равна 0,0, это означает, что птицы летели в самых разных направлениях (разброс максимален). Эти векторы определяли путем усреднения направлений полета отдельных птиц, оцененному радиотелеметрическим методом (в одном месте выпускали от 23 до 44 голубей).

данного места. Китон (Keeton, 1973) установил, что оно не зависит от погодных условий (солнечной или облачной погоды), возраста и степени обученности птиц, от расположения родной голубятни и даже от вида птиц (голуби или ласточки), и пришел к выводу, что в некоторых местах, где выпускали птиц, определенным образом изменены какие-то признаки окружающей среды, существенные для навигационной карты птиц. Гоулд (Gould, 1980, 1982) предположил, что отклонения в месте выпуска связаны с вариациями геомагнитной топографии, и проанализировал такую возможность. Например, чтобы голуби могли использовать геомагнитное поле как карту, они должны, по-видимому, изучить характер изменений величины (а возможно, и направления) магнитного поля вблизи своей голубятни. Тогда птицы могли бы оценить направление и расстояние, на которое их перенесли, путем экстраполяции магнитной карты, исследованной в окрестностях своего дома. Следовательно, нелинейность градиентов локального магнитного поля может приводить к систематическим ошибкам, когда птицы сверяются с экстраполируемой магнитной картой того места, где их выпустили. По данным Вагнера и Фрея (Wagner, 1976; Frei, Wagner, 1976; Frei, 1982), почтовые голуби, выпущенные недалеко от магнитной аномалии в Швейцарии, проявляли тенденцию отклоняться от курса к дому в направлении, в котором величина магнитного поля изменялась наиболее сильно. Эти факты опять-таки свидетельствуют о том, что небольшие

изменения величины магнитного поля могут использоваться почтовыми голубями как навигационные ориентиры и подтверждают гипотезу о возможной связи между «отклонением в месте выпуска» и магнитной топографией местности.

Молодые почтовые голуби обычно практикуются в полете, летая вокруг голубятни. Во время таких учебных полетов они, вероятно, изучают структуру геомагнитного поля, которую впоследствии путем экстраполяции используют для построения навигационной карты. Однако опыты, начатые Крамером (Kramer, 1959) и продолженные Уолрофом (Wallaff, 1970, 1979), указывают, что голуби могут ориентироваться в направлении дома и сразу лететь к нему, даже если с самого рождения они находились в вольере и совсем не имели практики полетов поблизости от голубятни. Поскольку невозможно представить, какие сведения относительно распределения геомагнитного поля в пространстве можно приобрести, находясь в помещении размерами в несколько квадратных метров, можно думать, что при построении геомагнитной карты голуби пользуются не только экстраполируемой ими информацией о местном геомагнитном поле. В частности, они могут воспользоваться информацией, полученной во время перевозки к месту, где их выпускают, раз уж им не удалось создать карту, основанную на экстраполяции. Опыты, описанные в разд. 2.2, в которых птицы были лишены возможности приобрести какие-либо сведения в процессе транспортировки, до сих пор не проводились на птицах, содержавшихся с момента рождения в птичнике. Можно ожидать, что если геомагнитное поле является единственным источником компасной информации, то птицы, выросшие в помещении и не получившие никакой информации во время транспортировки, будут в полном замешательстве, оказавшись вдали от дома. Можно поставить и более строгие опыты, создав птицам во время возвращения такие условия, в которых они находились бы в искусственном магнитном поле, побуждающем их перемещаться в совершенно ином направлении.

Итак, имеющиеся данные о навигации птиц согласуются с гипотезой об использовании ими геомагнитного поля как источника информации для компасной (дирекциональной) и топографической (позиционной) навигации. Экспериментальные данные, свидетельствующие о наличии у птиц геомагнитного компаса, в высшей степени убедительны. Молодые необученные птицы, по-видимому, пользуются при определении направления геомагнитным компасом еще до того, как у них разовьется способность ориентироваться по солнцу. Более старшие, опытные птицы тоже иногда используют геомагнитный компас, особенно в отсутствие информации о положении небесных тел. Такое «компасное чувство», по-видимому, связано с определением ориентации вектора геомагнитного поля, а не его полярности. Заметим, что подобная стратегия остается более или менее пригодной и при инверсии, которую претерпевает магнитное поле Земли каждые несколько сотен тысяч лет.

Поскольку на ориентацию птиц влияют небольшие изменения маг-

нитного поля, вызываемые магнитными бурями и магнитными аномалиями, можно думать, что геомагнитное поле используется ими не только для извлечения компасной информации. Магнитная буря в 500 нТл может повернуть стрелку компаса не более чем на 1°, и, если бы геомагнитное поле служило лишь источником компасной информации, такая буря очень слабо повлияла бы на ориентацию птиц. Если же оно используется и для построения навигационной карты, то чувствительность к небольшим изменениям величины и направления поля оказывается уже существенной. Градиент величины геомагнитного поля составляет приблизительно 3–5 нТл/км. Таким образом, для объяснения точности хоминговой реакции у голубей с матовыми контактными линзами на глазах приходится предположить, что они чувствуют изменение поля порядка 10 нТл; эта величина сходна с той, которая была получена в опытах по выяснению влияния на ориентацию магнитных бурь и магнитных аномалий (Gould, 1980, 1982; Walcott, 1982). Значение опытов с матовыми контактными линзами трудно переоценить (Schmidt-Koenig, Schlichte, 1972; Schmidt-Koenig, Walcott, 1978). Птицы с такими линзами не могут при навигации использовать небесные ориентиры. Кроме того, наблюдаемую точность в 1–2 км вряд ли можно достичь, если использовать навигационные карты, основанные на восприятии обонятельных сигналов или инфразвуков. Если обонятельные ориентиры играют существенную роль в навигации птиц, то как объяснить их неспособность точно локализовать при помощи «характерного запаха» свою голубятню после того, как они оказались поблизости от нее (Schmidt-Koenig, Walcott, 1978)? Тем не менее необходимо отметить, что, хотя гипотеза о существовании навигационной карты, основанной на геомагнитной информации, представляется наиболее привлекательной при объяснении имеющихся данных, до сих пор нет *прямых* доказательств ее наличия ни у птиц, ни у каких-либо других животных. Высказывались и соображения о том, что крупномасштабные аномалии геомагнитного поля с амплитудой ~ 100 нТл, простирающиеся на многие километры, должны в принципе исключать возможность использования геомагнитного поля как источника информации при построении навигационной карты (Lednor, 1982).

5. Попытки измерить чувствительность птиц к магнитному полю в лабораторных условиях

В опытах по изучению навигации почтовых голубей их транспортировали на большие расстояния, выпускали и определяли направление полета, наблюдая за ними в бинокль или используя радиотелеметрию. Кроме того, следя за почтовыми голубями радиотелеметрически с борта самолета, удалось проследить всю траекторию их полета или по крайней мере бóльшую ее часть (Michener, Walcott, 1967). Перелетные птицы

менее пригодны для проведения навигационных исследований в полевых условиях, хотя с разными видами птиц все же были проведены опыты хомингового типа. Большинство же экспериментов по выяснению роли геомагнитного поля в навигации перелетных птиц выполнено с использованием ориентационных клеток, подобных тем, которые применял Крамер. Отдельные птицы, находящиеся в круглых или восьмиугольных клетках, проявляли миграционное беспокойство в те периоды, когда они должны были совершать перелет. Направление активности можно было регистрировать при помощи контактов, укрепленных на жердочках, расположенных по периферии клетки, или же путем применения клеток в форме трубы, в которых регистрируется направление прыжков птиц (Emlen, 1975 a). Опыты такого рода проводились для исследования влияния конфигурации магнитного поля на направление ориентации (разд. 3); при этом было высказано предположение, что магнитный компас имеется у птиц многих видов. Однако результаты подобных опытов были подвергнуты критике, поскольку наличие определенной ориентации в значительной мере зависит от особенностей геометрии клетки (так, радиальное расположение жердочек, по-видимому, способствует ориентации двигательной активности, чего не наблюдается при тангенциальном их расположении; у некоторых видов птиц ориентирующий эффект оказывает клетка в форме трубы, чего нельзя сказать о клетке с радиально расположенными жердочками), а также от способа анализа данных (Emlen, 1975 a). Бек и Вилчко (Beck, Wiltschko, 1983) сопоставили геометрию клетки и характер локомоторного поведения у некоторых видов птиц; например, пестрые мухоловки совершают прыжки таким образом, что их ориентацию лучше регистрировать в трубообразной клетке, чем в клетке с радиальными жердочками. По-видимому, при соблюдении надлежащих условий проведения эксперимента и анализа данных все же можно в этих опытах получать четкие и воспроизводимые результаты. Поскольку такого рода эффекты были обнаружены в нескольких лабораториях у разных воробьиных птиц, можно предположить, что магнитное поле, близкое к геомагнитному, действительно влияет на ориентацию птиц. Тем не менее для получения однозначных результатов необходимо провести длительные наблюдения за многими птицами в период их миграционной активности. Но даже и в этом случае отношение сигнал/шум (см. рис. 22.6 и 22.7) слишком мало, чтобы эти результаты можно было считать бесспорными. К сожалению, отношение сигнал/шум в опытах, подобных тем, какие проводятся в ориентационной клетке, по-видимому, принципиально нельзя существенно улучшить.

Чтобы более четко продемонстрировать магниторецепцию у птиц, некоторые исследователи пытались зарегистрировать ответ на магнитное поле в лабораторных условиях. Например, Гриффин (Griffin, 1952, 1982) ссылался несколько раз на различные лабораторные исследования, проводившиеся время от времени за последние четыре десятилетия и посвященные вопросу о том, могут ли птицы воспринимать магнитные

поля, близкие к геомагнитному. Один из подходов к решению этого вопроса состоял в том, что скворцов обучали в течение длительного времени летать в аэродинамической трубе (Torre-Bueno, 1976; Griffin, 1982). При помощи отрицательного подкрепления (электрическое раздражение) птиц обучали перемещаться в ту или другую сторону в ответ на наличие или отсутствие светового стимула, сочетающегося с магнитным стимулом (последний представлял собой изменение направления магнитного поля примерно на 45°). Результаты оказались отрицательными: если интенсивность света была ниже зрительного порога, само по себе магнитное поле не становилось для птиц сигналом к изменению направления полета.

В других опытах по формированию условного рефлекса на магнитные стимулы у птиц использовалась следующая схема: регистрировали увеличение частоты сердцебиений, вызванное электрическим раздражением, которому предшествовал исследуемый стимул. Этот способ оказался успешным при изучении восприятия многих сенсорных сигналов, в том числе световых, звуковых, обонятельных, а также барометрического давления. В одной серии опытов удалось сформировать условный рефлекс такого типа на изменение магнитного поля у почтовых голубей (Reille, 1968), однако попытки воспроизвести этот результат были неудачными (Kreithen, Keeton, 1974 c; Beaugrand, 1976). В первой из упомянутых работ (Kreithen, Keeton, 1974 c) магнитное поле изменяли на 10 с таким образом, что его величина и наклонение оставались примерно такими же, как и у нормального геомагнитного поля, а склонение изменялось на 90 и 120°. Рецепторы, чувствительные к направлению магнитного компаса, должны были бы отреагировать на такое изменение. Во второй работе (Beaugrand, 1976) изменялись и величина, и наклонение, и склонение магнитного поля, но амплитуда изменений не превышала естественных колебаний геомагнитного поля. В этом случае у почтовых голубей также не удалось сформировать условный рефлекс на изменение магнитного поля, длящееся примерно 10 с.

Во всех этих опытах длительность стимула была довольна мала – примерно 10 с, и, возможно, птицы просто не успевали на него отреагировать. Чтобы выпущенные голуби могли сориентироваться и определить направление полета к дому, им нужно несколько минут; есть и другие основания полагать, что обработка магнитной информации у птиц занимает несколько минут (Gould, 1982). Например, изучение поведения голубей вблизи магнитной аномалии указывает, что птицы не могут исправить ошибку в ориентации, вызванную аномалией, до тех пор, пока не проведут довольно значительное время вне этой аномалии; с другой стороны, голуби, выпущенные в месте с обычным магнитным полем, пролетают над магнитной аномалией почти без отклонений (Walcott, 1978).

Еще один недостаток описанных лабораторных исследований, в которых пытались определить чувствительность птиц к магнитному полю, заключается в том, что птицы, помещенные в центре устройства,

генерирующего магнитное поле, находились в неподвижном состоянии (это не касается опытов со скворцами в аэродинамической трубе). В то же время не исключено, что для восприятия магнитных стимулов они должны совершать какие-то движения. Весьма интересно сообщение о том, что голубей можно обучить различать случаи наличия и отсутствия магнитного поля той же величины, что и геомагнитное (0,5 Гс) (Bookman, 1977, 1978). В этих опытах птиц обучали ассоциировать одну из двух кормушек, находящихся в конце туннеля длиной 3,5 м, с одной из двух конфигураций магнитного поля. Результаты этих опытов указывают, что успешная дискриминация имела место только при определенном типе движения – когда длительные прыжки перемежались короткими перелетами. Если птицы просто шли по туннелю, сочетание той или иной кормушки с той или иной конфигурацией поля было у них случайным. Эти результаты согласуются с гипотезой о том, что для восприятия и (или) обработки информации о магнитном поле необходима определенная мышечная активность. Однако эти успешные опыты были выполнены на брачных парах, и наличие или отсутствие указанного типа движений, возможно, отражало различные мотивационные состояния птиц.

Совершенно очевидно, что пока не будут получены однозначные физиологические данные о чувствительности птиц к магнитному полю, мы не можем понять природу «магнитного чувства». Однако отрицательные результаты, полученные в крайне неестественных условиях и касающиеся сенсорных процессов, используемых обычно лишь при навигации, вряд ли могут рассматриваться как убедительные доказательства против существования таких процессов.

6. Наличие магнетита у птиц и возможные механизмы чувствительности к магнитному полю

В основе биологического детектора, способного реагировать на направление и (или) величину геомагнитного поля, должен лежать один из известных механизмов взаимодействия магнитного поля с веществом. Однако эти взаимодействия в случае полей, близких по величине к геомагнитному, относительно слабы, поэтому многие попытки построить гипотетический механизм, ответственный за чувствительность птиц к магнитному полю Земли, оказались тщетными. Например, взаимодействие диа- и парамагнетиков с геомагнитным полем слишком слабо, чтобы противостоять тепловым флуктуациям. Относительно недавно был предложен новый механизм магниторецепции, в основе которого лежит излучение поляризованного света молекулами, находящимися в триплетном состоянии, под действием магнитного поля. Однако серьезным недостатком такого механизма является крайне малая вероятность существования молекул с достаточно слабым рас-

щеплением триплетного уровня в отсутствие поля (Leask, 1977). В основе магниторецепции морских пластиножаберных рыб (акул и скатов), по-видимому, лежит электромагнитная индукция. Эти животные обладают исключительно высокоразвитыми электрорецепторными органами (Kalmijn, 1978, 1981). Их высокую чувствительность можно объяснить тем, что они используют низкое сопротивление морской воды, замыкающей электрическую цепь рецептора. У птиц из-за высокого сопротивления воздуха подобный рецептор не может существовать. Чтобы птицы могли воспринимать геомагнитное поле с помощью электромагнитной индукции, детекторное устройство должно располагаться целиком внутри тела животного. Оценки показывают (Jungerman, Rosenblum, 1980), что диаметр такого устройства должен составлять несколько миллиметров. В качестве возможного кандидата на роль детектора были предложены полукружные каналы внутреннего уха, но это могут быть и другие иннервированные структуры, имеющие форму петли.

С энергетической точки зрения наиболее простым биологическим детектором магнитного поля, близкого по величине к геомагнитному, а также небольших его изменений могли бы быть постоянно намагниченные частицы. Доналд Гриффин в статье о навигации птиц в 1944 г. отметил, что «восприятие такого слабого поля, как геомагнитное, исключительно маловероятно, поскольку в тканях живых организмов, насколько это известно, не содержится никаких ферромагнитных веществ (таких, как металлическое железо, магнетит, никель или кобальт), которые могли бы быть ответственны за появление заметных механических сил в магнитном поле Земли». Вскоре после этого появилось сообщение, что, по данным магнитометрического анализа, в организме птиц не содержится никаких магнитных материалов (Ising, 1945), и Изинг выдвинул гипотезу о навигации птиц, основанной на восприятии сил Кориолиса. Магнетит биосинтетического происхождения впервые был обнаружен около 20 лет назад в наружном слое зубцов у хитонов (Lowenstam, 1962). Ловенстам даже высказал предположение, что подобный магнитный материал может опосредовать предполагаемую чувствительность различных организмов к слабым магнитным полям. Несмотря на это открытие, серьезным поводом к обсуждению вопроса о том, что для детектирования геомагнитного поля животные используют постоянные магниты, послужило обнаружение в 1975 г. бактерий, обладающих магнитотаксисом (Blakemore, 1975). В 1978 г. для исследования пчел, чье ориентационное поведение подвержено влиянию магнитных полей того же порядка, что и геомагнитное, были впервые использованы сквид-магнитометры (Gould et al., 1978). Авторы обнаружили в организме пчел мелкие гранулы магнитного материала и на основании измерения температуры Кюри определили, что это магнетит. Применяя ту же методику, Уолкот и др. (Walcott et al., 1979) выявили отложения магнетита в черепе почтовых голубей. Затем мелкие гранулы богатого железом магнитного материала были найдены в области головы и шеи у

почтовых и диких голубей, белоголовых воробьиных овсянок (*Zonotrichia leucophrys*) и других видов птиц (Presti, Pettigrew, 1980). У некоторых овсянок и почтовых голубей старшего возраста (несколько лет) скопления магнитного материала содержались в мышцах шеи и их фасциях. Какова функция этих аморфных структур в мышечной ткани птиц, совершенно неясно. Мало вероятно, что они выполняют сенсорную функцию. Как было установлено, индуцированная остаточная намагниченность в голове птиц связана в основном с костями черепа, причем она распределена здесь довольно равномерно (Presti, Pettigrew, 1980). Индуцированная остаточная намагниченность наблюдается и в других тканях птиц, например в сердечной мышце. Продолжаются исследования областей головы голубя, в которых содержится железо, при помощи микроскопии с использованием специфичных к железу красителей.

Обнаружение в тканях большого количества магнитных частиц – вероятно, биогенного магнетита – имело очень важные последствия для изучения чувствительности птиц к магнитному полю. Использование постоянных магнитов в качестве основы детекторов магнитного поля позволяет сконструировать устройства с достаточно высокой чувствительностью, чтобы объяснить имеющиеся поведенческие данные (Yorke, 1979, 1981; Presti, Pettigrew, 1980; Kirschvink, Gould, 1981). Вероятно, наиболее простой способ создания детектора магнитного поля из отдельных мелких магнитиков мог бы состоять в сопряжении их с одним из чувствительных механорецепторов, обнаруженных у животных, таких, как волоски, рецепторы давления или растяжения. Был предложен и ряд хитроумных устройств другого рода (Kirschvink, Gould, 1981). Совершенно очевидно, что после обнаружения гранул магнетита в тканях животных мы уже не можем отрицать возможности восприятия ими слабых магнитных полей лишь на том основании, что не имеем представления о том, какой сенсорный механизм ответствен за это восприятие.

Гипотетический механизм магниторецепции у животных, основанной на использовании магнетита, предполагает упорядочивающее действие магнитного поля на магнетитные гранулы. Детектирование нервной системой средней ориентации этих структур могло бы служить основой «компасного чувства», а оценка вариабельности этой ориентации – основой для восприятия напряженности магнитного поля и, следовательно, основой «чувства карты». Для точного определения компасного направления, вероятно, достаточно всего лишь 10^2 магнетитных гранул, а для конструирования чувствительного детектора напряженности их нужно значительно больше: 10^6–10^7 (Yorke, 1981; Kirschvink, Gould, 1981; Kirschvink, 1982). Величина остаточной намагниченности тканей птиц согласуется с этими оценками (Walcott et al., 1979; Presti Pettigrew, 1980).

Степень упорядочения однодоменных гранул в магнитном поле зависит не только от напряженности, но и от температуры среды. Чем больше напряженность, тем меньше вариабельность ориентации, и чем выше температура, тем эта вариабельность больше. При постоянной

температуре разброс в ориентации гранул будет зависеть только от изменений напряженности магнитного поля. Если же температура среды, в которой находится магнитная сенсорная система, непостоянна, то отличить эффекты, связанные с изменением температуры, от эффектов, обусловленных изменением напряженности магнитного поля, невозможно (если только детектор не снабжен каким-либо механизмом коррекции температуры). Отношение сигнал/шум в системе магнитной детекции можно повысить, просуммировав ответы многих магнетитных гранул или усреднив их по времени (Yorke, 1979, 1981; Kirschvink, Gould, 1981). Такое суммирование и усреднение не могут устранить зависимость детектируемого сигнала от изменений температуры и напряженности поля, хотя влияние температурных флуктуаций при этом усредняется.

Средняя упорядоченность однодоменных частиц магнетита с моментом μ в магнитном поле B может быть представлена как среднее значение величины θ, подчиняющейся больцмановскому распределению (θ – угол между векторами μ и B):

$$\langle \cos\theta \rangle = \frac{\int (\cos\theta) \exp[\mu B \cos\theta / kT]\, d\Omega}{\int exp[\mu B \cos\theta / kT]\, d\Omega} = \\ = \coth[\mu B/kT] - [kT/\mu B] = L[\mu B/kT].$$

Здесь k – константа Больцмана, T – абсолютная температура, L – функция Ланжевена, введенная французским физиком Полем Ланжевеном при описании ансамбля молекул, обладающих магнитным дипольным моментом (Langevin, 1905 a, b). Дисперсия этого среднего равна

$$\sigma = [\langle \cos^2\theta \rangle - \langle \cos\theta \rangle^2]^{1/2} = [1 - 2LkT/\mu B - L^2]^{1/2}.$$

Для однодоменных частиц относительная зависимость этого показателя от температуры и магнитного поля определяется отношением $[\partial\sigma/\partial B]/[\partial\sigma/\partial T]$, которое оказывается равным просто $-T/B$ и, таким образом, не зависит от магнитного момента однодоменной частицы. Получается, что при температуре 41°C (примерно равной температуре тела птицы) и индукции поля 0,5 Гс эффект изменения температуры на 0,1°C будет неотличим от эффекта изменения магнитного поля на 16 нТл.

У птиц и млекопитающих, являющихся гомойотермными животными, температура тела тщательно контролируется. Хотя в начале полета может происходить быстрое увеличение температуры тела, в частности мозга птицы, на 1–4°C, во время самого полета она поддерживается на относительно постоянном уровне (Torre-Bueno, 1976; Bernstein, 1982). Если контроль температуры у истинно гомойотермных животных осуществляется с точностью около $\pm 0{,}1$°C, то это может играть важную роль в ограничении чувствительности гипотетического детектора величины геомагнитного поля. Пределы чувствительности, определенные таким путем, находятся в интервале 10–30 нТл, что согласуется с результатами опытов по ориентации птиц, описанных в разд. 4.

У пойкилотермных животных (насекомых, амфибий, рептилий и некоторых рыб) температура тела может изменяться на много градусов. Это должно было бы ограничивать способность таких животных извлекать детальную топографическую информацию из геомагнитного поля. Оказывается, однако, что некоторые рыбы (например, тунцы) и насекомые (пчелы), подобно птицам и млекопитающим, обладают разными механизмами регуляции температуры тела, что позволяет в определенных условиях поддерживать ее на относительно постоянном уровне.

Тот факт, что гранулы магнетита содержатся в самых разных тканях животных, дает основание предполагать, что магнетит выполняет разнообразные функции. При этом, вероятно, используется одно или несколько уникальных его свойств – ферромагнетизм, высокая плотность, твердость и электрическая проводимость. Что касается возможного применения птицами и другими животными биогенного магнетита для детектирования геомагнитного поля, то полезно вспомнить, что сказал полвека назад и в другом контексте, касающемся электромагнетизма, Дирак: «В таких обстоятельствах было бы удивительно, если бы Природа оставила его без употребления» (Diras, 1931).

Благодарности. Я благодарен проф. Даналлу Гриффину и анонимному рецензенту за высказанные ими ценные замечания.

Литература

Able K. P., 1980. Mechanisms of orientation, navigation, and homing. In: Animal Migration, Orientation, and Navigation (S. A. Gauthreaux, Jr., ed.), Academic Press, New York, pp. 283–373.

Alerstam T., Högstedt G. (1983). The role of the geomagnetic field in the development of birds' compass sense, Nature, **306**, 463–465.

Beaugrand J. P. (1976). An attempt to confirm magnetic sensitivity in the pigeon, *Columba livia*, J. Comp. Physiol., **110**, 343–355.

Beck W., Wiltschko W. (1982). The magnetic field as a reference system for genetically encoded migratory direction in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas), Z. Tierpsychol., **60**, 41–46.

Beck W., Wiltschko W. (1983). Orientation behavior recorded in registration cages: A comparison of funnel cages and radial perch cages, Behaviour, **87**, 145–156.

Benvenuti S., Baldaccini N. E., Ioalé P., 1982. Pigeon homing: Effect of altered magnetic field during displacement on initial orientation. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 140–148.

Bernstein M. H., 1982. Temperature regulation in exercising birds. In: A Companion to Animal Physiology (C. R. Taylor, K. Johansen, and L. Bolis, eds.), Cambridge University Press, London, pp. 189–197.

Bingman V. P. (1981). Savannah sparrows have a magnetic compass, Anim. Behav., **29**, 962–963.

Bingman V. P. (1983). Magnetic field orientation of migratory savannah sparrows with different first summer experience, Behaviour, **87**, 43–53.

Blakemore R. P. (1975). Magnetotactic bacteria, Science, **190**, 377–379.

Bookman M. A. (1977). Sensitivity of the homing pigeon to an earth-strength magnetic field, Nature, **267**, 340–342.

Bookman M. A., 1978. Sensitivity of the homing pigeon to an earth-strength

magnetic field. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 127–134.

Carr P. H., Switzer W. P., Hollander W. F. (1982). Evidence for interference with navigation of homing pigeons by a magnetic storm, Iowa State J. Res., **56**, 327–340.

Delius J. D., Perchard R. J., Emmerton J. (1976). Polarized light discrimination by pigeons and an electroretinographic correlate, J. Comp. Physiol., Psychol., **90**, 560–571.

Dirac P. A. M. (1931). Quantised singularities in the electromagnetic field, Proc. R. Soc. London, Ser. A, **133**, 60–72.

Emlen S. T., 1975a. Migration: Orientation and navigation. In: Avian Biology, Vol. 5 (D. S. Farner and J. R. King, eds.), Academic Press, New York, pp. 129–219.

Emlen S. T. (1975b). The stellar-orientation system of a migratory bird, Sci. Am., **233(2)**, 102–111.

Emlen S. T., Wiltschko W., Demong N. J., Wiltschko R., Bergman S. (1976). Magnetic direction finding: Evidence for its use in migratory indigo buntings, Science, **193**, 505–508.

Frei U., 1982. Homing pigeons' behaviour in the irregular magnetic field of western Switzerland. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 129–139.

Frei U., Wagner G. (1976). Die Anfangsorientierung von Brieftauben im erdmagnetisch gestörten Gebiet des Mont Jorat, Rev. Suisse Zool., **83**, 891–897.

Goldsmith T. H. (1980). Hummingbirds see near ultraviolet light, Science, **207**, 786–788.

Gordon D. A. (1948). Sensitivity of the homing pigeon to the magnetic field on the earth, Science, **108**, 710–711.

Gould J. L. (1980). The case for magnetic sensitivity in birds and bees (such as it is), Am. Sci., **68**, 256–267.

Gould J. L. (1982). The map sense of pigeons, Nature, **296**, 205–211.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Griffin D. R. (1944). The sensory basis of bird navigation, Q. Rev. Biol., **19**, 15–31.

Griffin D. R. (1952). Bird navigation, Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., **27**, 359–393.

Griffin D. R., 1972. Nocturnal bird migration in opaque clouds. In: Animal Orientation and Navigation (S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, and R. E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 169–188.

Griffin D. R. (1973). Oriented bird migration in or between opaque cloud layes, Proc. Am. Philos. Soc., **117**, 117–141.

Griffin D. R. (1982). Ecology of migration: Is magnetic orientation a reality? Q. Rev. Biol., **57**, 293–295.

Gwinner E., Wiltschko W. (1978). Endogeneously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin*, J. Comp. Physiol., **125**, 267–273.

Gwinner E., Wiltschko W. (1980). Circannual changes in migratory orientation of the garden warbler, *Sylvia borin*. Behav. Ecol. Sociobiol., **7**, 73–78.

Hoffmann K. (1954). Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung, Z. Tierpsychol., **11**, 453–475.

Hoffmann K. (1960). Experimental manipulation of the orientational clock in birds, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **25**, 379–387.

Ising G. (1945). Die physikalische Möglichkeit eines Tierischen Orientierungsinnes auf Basis der Erdrotation, Ark. Mat. Astron. Fys., **32A**, 1–23.

Jungerman R. L., Rosenblum B. (1980). Magnetic induction for the sensing of magnetic fields by animals – An analysis, J. Theor. Bio., **87**, 25–32.

Kalmijn A. J., 1978. Experimental evidence of geomagnetic field orientation in elasmobranch fishes. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 347–353.

Kalmijn A. J. (1981). Biophysics of geomagnetic field detection, IEEE Trans. Magn. **Mag-17**, 1113–1124.

Keeton W. T. (1969). Orientation by pigeons: Is the sun necessary? Science, **165**, 922–928.

Keeton W. T. (1971). Magnets interfere with pigeon homing, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **68**, 102–106.

Keeton W. T. (1973). Release-site bias as a bossible guide to the "map" component in pigeon homing, J. Comp. Physiol., **86**, 1–16.

Keeton W. T. (1974a). The orientation and navigation basis of homing in birds, Adv. Stud. Behav., **5**, 47–132.

Keeton W. T. (1974b). The mystery of pigeon homing, Sci. Am., **231(6)**, 96–107.

Keeton W. T., Larkin T. S., Windsor D. M. (1974). Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation, J. Comp. Physiol., **95**, 95–103.

Kiepenheuer J. (1978a). Pigeon navigation and magnetic field: Information collected during the outward journey is used during the homing process, Naturwissenschaften, **65**, 113–114.

Kiepenheuer J., 1978b. Inversion of the magnetic field during transport: Its influence on the homing behavior of pigeons. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 135–142.

Kiepenheuer J., 1982. The effect of magnetic anomalies on the homing behaviour of pigeons: An attempt to analyse the possible factors involved. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 120–128.

Kirschvink J. L. (1982). Birds, bees and biomagnetism: A new look at the old problem of magnetoreception, Trends Neurosci., **5**, 160–167.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals, BioSystem, **13**, 181–201.

Kramer G. (1952). Experiments on bird orientation, Ibis. **94**, 265–285.

Kramer G. (1959). Recent experiments on bird orientation, Ibis, **101**, 399–416.

Kreithen M. L., Eisner T. (1978). Ultraviolet light detection by the homing pigeon, Nature, **272**, 347–348.

Kreithen M. L., Keeton W. T. (1974a). Detection of changes in atmospheric pressure by the homing pigeon, J. Comp. Physiol., **89**, 73–82.

Kreithen M. L., Keeton W. T. (1974b). Detection of polarized light by the homing pigeon, *Columba Livia*. J. Comp. Physiol., **89**, 83–92.

Kreithen M. L., Keeton W. T. (1974c). Attempts to condition homing pigeons to magnetic stimuli, J. Comp. Physiol., **91**, 355–362.

Kreithem M. L., Quine D. B. (1979). Infrasound detection by the homing pigeon: A behavioral audiogram, J. Comp. Physiol., **129**, 1–4.

Langevin P. (1905a). Magnétisme et théorie des électrons, Ann. Chim. Phys., **8(5)**, 70–127.

Langevin P. (1905b). Sur la théorie du magnétisme, J. Phys. (Paris), **4(4)**, 678–693.

Larkin T. S., Keeton W. T. (1976). Bar magnets mask the effect of normal magnetic disturbances on pigeon orientation, J. Comp. Physiol., **110**, 227–231.

Leask M. J. M. (1977). A physiochemical mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons, Nature, **267**, 144–145.

Lednor A. J., 1982. Magnetic navigation in pigeons: Possibilities and problems. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 109–119.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Matthews G. V. T. (1951). The experimental investigation of navigation in homing pigeons, J. Exp. Biol., **28**, 508–536.

Matthews G. V. T. (1953a). Sun navigation in homing pigeons, J. Exp. Biol., **30**, 243–267.

Matthews G. V. T. (1953b). Navigation in the manx shearwater, J. Exp. Biol., **30**, 370–396.

Merkel F. W., Wiltschko W. (1965). Magnetismus and Richtungsfinden zugunruhiger Rotkehlchen, *Erithacus rubecula*, Vogelwarte, **23**, 71–77.

Mewaldt L. R. (1964). California sparrows returns from displacement to Maryland, Science, **146**, 941–942.

Michener M. C., Walcott C. (1967). Homing of single pigeons – Analysis of tracks, J. Exp. Biol., **47**, 99–131.

Moore F. R. (1977). Geomagnetic disturbance and the orientation of nocturnally migrating birds, Science, **196**, 682–684.

Moore F. R. (1978). Sunset and the orientation of a nocturnal migrant bird, Nature, **274**, 154–156.

Moore F. R. (1980). Solar cues in the migratory orientation of the savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis*, Anim. Behav., **28**, 684–704.

Papi F. (1976). The olfactory navigation system of the homing pigeon, Verh. Dtsch. Zool. Ges., **69**, 184–205.

Papi F., 1982. Olfaction and homing in pigeons: Ten years of experiments. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 149–159.

Papi F., Ioalé P., Fiaschi V., Benvenuti S., Baldaccini N. E., 1978. Pigeon homing: Cues detected during the outward journey influence initial orientation. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 65–77.

Parrish J., Banjamin R., Smith R. (1981). Near-ultraviolet reception in the mallard, Auk, **98**, 627–628.

Presti D., Pettigrew J. D. (1980). Ferromagnetic coupling to muscle receptors as a basic for geomagnetic field sensitivity in animals, Nature, **285**, 99–101.

Quine D. B., Kreithen M. L. (1981). Frequency shift discrimination: Can homing pigeons locate infrasounds by Doppler shifts? J. Comp. Physiol., **141**, 153–155.

Reille A. (1968). Essai de mice en évidence d'une sensibilité du pigeon au champ magnétique á l'aide d'un conditionnement nociceptif, J. Physiol. (Paris), **60**, 85–92.

Sauer E. F. (1957). Die Sternenorientierung nächlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, borin und curruca), Z. Tierpsychol., **14**, 29–70.

Schmidt-Koenig K. (1960). Internal clocks and homing, Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **25**, 389–393.

Schmidt-Koenig K., Schlichte H. J. (1972). Homing in pigeons with impaired vision, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **69**, 2246–2247.

Schmidt-Koenig K., Walcott C. (1978). Tracks of pigeons homing with frosted lenses, Anim. Behav., **26**, 480–486.

Schreiber B., Rossi O. (1976). Correlation between race arrivals of homing pigeons and solar activity, Boll. Zool., **43**, 317–320.

Southern W. E. (1971). Gull orientation by magnetic cues: A hypothesis revisited, Ann. N. Y. Acad. Sci., **188**, 295–311.

Southern W. E. (1972a). Influence of disturbances in the earth's magnetic field on right-billed gull orientation, Condor, **74**, 102–105.

Southern W. E. (1972b). Magnets disrupt the orientation of juvenile ring-billed gulls, Bioscience, **22**, 476–479.

Southern W. E., 1978. Orientational responses of ring-billed gull chicks: A re-evaluation. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 311–317.

Torre-Bueno J. R. (1976). Temperature regulation and heat dissipaton during flight in birds, J. Exp. Biol., **65**, 471–482.

Van Riper W., Kalmbach E. R. (1952). Homing not hindered by wing magnets, Science, **115**, 577–578.

Viehmann W. (1979). The magnetic compass of blackcaps (*Sylvia atricapilla*), Behaviour, **68**, 24–30.

Viguier C. (1882). Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme, Rev. Phil., **14**, 1–36.

Visalberghi E., Alleva E. (1979). Magnetic influences on pigeon homing, Biol. Bull., **156**, 246–256.

von Frisch K., 1967. The Dance Language and Orientation of Bees, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Wagner G. (1976). Das Orientierungsverhalten von Brieftauben im erdmagnetisch gestörten Gebiete des Chasseral, Rev. Suisse Zool., **83**, 883–890.

Walcott B., Wallcott C., 1982. A search for magnetic field receptors in animals. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 338–343.

Walcott C. (1974). The homing of pigeons, Am. Sci., **62**, 542–552.

Walcott C. (1977). Magnetic fields and the orientation of homing pigeons under the sun, J. Exp. Biol., **70**, 105–123.

Walcott C., 1978. Anomolies in the earth's magnetic field increase the scatter of pigeon's vanishing bearings. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 143–151.

Walcott C. (1980). Homing-pigeon vanishing bearings at magnetic anomalies are not altered by bar magnets, J. Exp. Biol., **86**, 349–352.

Walcott C., 1982. Is there evidence for a magnetic map in homing pigeons? In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 99–108.

Walcott C., Green R. P. (1974). Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field, Science, **184**, 180–182.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L. (1979). Pigeons have magnets, Science, **205**, 1027–1029.

Wallraff H. G. (1970). Über die Flugrichtungen verfrachteter Brieftauben in Abhängigkeit vom Heimatort und vom Ort der Freilassung, Z. Tierpsychol., **27**, 303–351.

Wallraff H. G., 1978. Preferred compass directions in initial orientation of homing pigeons. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 171–183.

Wallraff H. G. (1979). Goal-oriented and compass-oriented movements of displaced homing pigeons after confinement in differentially shielded aviaries, Behav. Ecol. Sociobiol., **5**, 201–225.

Wallraff H. G. (1980a). Does pigeon homing depend on stimuli perceived during displacement? I. Experiments in Germany, J. Comp. Physiol., **139**, 193–201.

Wallraff H. G. (1980b). Olfaction and homing in pigeons: Nerve-section experiments, critique, hypotheses, J. Comp. Physiol., **139**, 209–224.

Wallraff H. D., Foá A., Ioalé P. (1980). Does pigeon homing depend on stimuli perceived during displacement? II. Experiments in Italy, J. Comp. Physiol., **139**, 203–208.

Wallraff H. G., Benvenuti S., Papi F., Gould J. L. (1982). The homing mechanism of pigeons, Nature, **300**, 293–294.

Waterman T. H., 1981. Polarization sensitivity (H. Autrum, ed.), In: Handbook of Sensory Physiology, Springer-Verlag, Berlin, pp. 281–469, Vol. VII/6B.

Wiltschko R., Wiltschko W. (1978). Evidence for the use of magnetic outward-journey information in homing pigeons, Naturwissenschaften, **65**, 112–113.

Wiltschko R., Wiltschko W. (1981). The development of sun compass orientation in young homing pigeons, Behav. Ecol. Sociobiol., **9**, 135–141.

Wiltschko R., Wiltschko W., Keeton W. T., 1978. Effect of outward journey in an altered magnetic field on the orientation of young homing pigeons. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 152–161.

Wiltschko R., Nohr D., Wiltschko W. (1981). Pigeons with a deficient sun compass use the magnetic compass, Science, **214**, 343–345.

Wiltschko W. (1968). Über den Einfluss statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), Z. Tierpsychol., **25**, 537–558.

Wiltschko W., 1972. The influence of magnetic total intensity and inclination on directions preferred by migrating European robins (*Erithacus rubecula*), In: Animal Orientation and Navigation (S. R. G. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, and R. E. Belleville, eds.), NASA SP-262, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 569–578.

Wiltschko W., 1978. Further analysis of the magnetic compass of migratory birds. In:

Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W.T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 302–310.

Wiltschko W., Gwinner E. (1974). Evidence for an innate magnetic compass in garden warblers, Naturwissenschaften, **61**, 406.

Wiltschko W., Wiltschko R. (1972). Magnetic compass of European robins, Science, **176**, 62–64.

Wiltschko W., Wiltschko R., (1975a). The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. I. Autumn experiments with European warblers (genus *Sylvia*), Z. Tierpsychol., **37**, 337–355.

Wiltschko W., Wiltschko R. (1975b). The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. II. Spring experiments with European robins (*Erithacus rubecula*), Z. Tierpsychol., **39**, 265–282.

Wiltschko W., Wiltschko R. (1976). Interrelation of magnetic compass and star orientation in night-migrating birds, J. Comp. Physiol., **109**, 91–99.

Wiltschko W., Wiltschko R. (1981). Disorientation of inexperienced young pigeons after transportation in total darkness, Nature, **291**, 433–434.

Wiltschko W., Wiltschko R., 1982. The role of outward journey information in the orientation of homing pigeons. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 239–252.

Wiltschko W., Wiltschko R., Keeton W.T. (1976). Effects of a "permanent" clock-shift on the orientation of young homing pigeons, Behav. Ecol. Sociobiol., **1**, 229–243.

Wiltschko W., Wiltschko R., Keeton W.T., Madden R. (1983). Growing up in an altered magnetic field affects the initial orientation of young homing pigeons, Behav. Ecol. Sociobiol., **12**, 135–142.

Windsor D.M. (1975). Regional expression of directional preferences by experienced homing pigeons, Anim. Bahav., **23**, 335–343.

Wright A.A. (1972). The influence of ultraviolet radiation on the pigeon's color discrimination, J. Exp. Anal. Behav. **17**, 325–337.

Yeagley H.L. (1947). A preliminary study of a physical basis of bird navigation, J. Appl. Phys. **18**, 1035–1063.

Yeagley H.L. (1951). A preliminary study of a physical basis of bird navigation, Part II, J. Appl. Phys., **22**, 746–760.

Yodlowski M.L., Kreithen M.L., Keeton W.T. (1977). Detection of atmospheric infrasound by homing pigeons, Nature, **265**, 725–727.

Yorke E.D. (1979). A possible magnetic transducer in birds, J. Theor. Biol., **77**, 101–105.

Yorke E.D. (1981). Sensitivity of pigeons to small magnetic field variations, J. Theor. Biol., **89**, 533–537.

Глава 23

ОСТАТОЧНАЯ НАМАГНИЧЕННОСТЬ У ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

Эдвард Р. Бухлер, Питер Дж. Василевски[1]

1. Введение

За последние сорок лет накопился значительный объем данных, свидетельствующих о том, что многие виды летучих мышей умеренной зоны мигрируют. Они точно находят места своих летних ночевок и укрытий для зимней спячки. Кроме того, летучие мыши достаточно успешно возвращаются в места обитания, будучи вывезены оттуда (Griffin, 1970; Baker, 1978). Несмотря на обилие сообщений о такого рода поведении летучих мышей, пока у нас нет приемлемого объяснения, как они делают это. Очевидно, что одной только эхолокации здесь недостаточно. Зрительные способности летучих мышей гораздо более совершенны, чем обычно считают (Childs, Buchler, 1981; Buchler, Childs, 1982), и все же представляется более вероятным, что им доступны и какие-то иные способы ориентации, потому что ослепленные летучие мыши, запутанные целым рядом перемещений, тем не менее благополучно возвращаются в места обитания (Mueller, 1966, 1968; Davis, Barbour, 1970). Недавние исследования, в особенности посвященные ориентации способных к хомингу голубей (гл. 22), вдохновили нас на исследование вопроса о том, могут ли летучие мыши в принципе использовать для ориентации при хоминге или миграциях помимо других ориентиров магнитное поле Земли. Прежде чем переходить к сложным и длительным экспериментам, необходимым для выявления восприятия магнитного поля летучими мышами, мы решили установить наличие магнитного материала в организме этих животных.

2. Методы

Измерения проводили на криогенном сквид-магнитометре, находящемся в Годдардовском центре космических полетов, в Гринбелте, штат Мэриленд. Прибор может регистрировать намагниченность $\sim 10^{-8}$ ед.

---

[1] *Edward R. Buchler, ORI,* Inc., Rockville, Maryland 20850. *Peter J. Wasilewski,* NASA, Goodward Space Flight Center, Greenbelt, Maryland 2077i.

СГСМ. Когда живого бурого кожана (*Eptesicus fuscus*) помещали в трубку из майлара и вносили в магнитометр, прибор показывал наличие существенного магнитного момента. Однако вероятность загрязнений требует более строгого подхода к методике эксперимента. Поэтому в дальнейшем перед измерением остаточной намагниченности тушки летучих мышей четырех видов и других мелких животных двух видов тщательно препарировали, используя только пластиковые и стеклянные инструменты. Шкурку и пищеварительный тракт удаляли, чтобы свести к минимуму загрязнения, поступающие с поверхности тела животного и из перевариваемой пищи. Передние и задние конечности отделяли в области коленного и локтевого суставов, чтобы исключить загрязнения с пальцев. Каждую тушку промывали деионизованной, деминерализованной, трижды дистиллированной водой, взвешивали и замораживали в отдельном пластиковом мешочке. Чтобы измерить естественную остаточную намагниченность (NMR), образцы помещали головой вниз в предварительно размагниченный цилиндр из майлара. Величину слабой остаточной намагниченности цилиндра всегда вычитали из величины намагниченности образца в цилиндре. Измеряемую при помещении образца в магнитометр NMR регистрировали с помощью аналогового и цифрового считывания. Определяли суммарный магнитный момент и магнитные моменты по осям x, y и z. Фронтальная плоскость тела животного соответствовала плоскости $x-y$ поля магнитометра. Индуцированную остаточную намагниченность насыщения (SIRM) измеряли во всех образцах сразу после насыщения в постоянном магнитном поле 10 кЭ. Каждую тушку располагали относительно поля одинаковым образом. После насыщения почти все тушки размагничивали и регистрировали оставшийся магнитный момент после каждого этапа размагничивания в переменном поле со следующими величинами: 50, 100, 200, 300, 500, 700, 1000 Э. В некоторых случаях кривую размагничивания снимали, начиная с величины NMR, а не SIRM. Пытаясь определить локализацию магнитного материала, мы декапитировали после намагничивания две тушки *E. fuscus* и определили магнитный момент частей; затем их вновь подвергли намагничиванию и опять измерили магнитный момент.

Поскольку в эритроцитах содержится железо в составе молекул гемоглобина, мы поинтересовались также влиянием крови на измеряемую намагниченность. Была определена намагниченность двух образцов цельной крови мыши, одного свежего, другого замороженного; объем образцов по 0,5 $см^3$ соответствовал количеству крови в пятиграммовой тушке.

Наконец, мы количественно оценили загрязнение образца, обусловленное пищеварительным трактом. Известно, что ряд видов насекомых, не говоря уже о пчелах, обладает существенной NMR (Gould et al., 1978; гл. 12). Имея это в виду, мы предположили, что пищеварительный тракт насекомоядных летучих мышей мог оказаться серьезным источником ошибок.

В опытах были использованы перечисленные ниже животные.

1. Шесть взрослых особей бурых кожанов (*Eptesicus fuscus*). Эти животные обычно не мигрируют на значительные расстояния, но способны к хомингу, о чем имеется много убедительных сообщений.

2. Шесть взрослых особей бурой ночницы (*Myotis lucifugus*). Этот вид хорошо известен своими относительно дальними миграциями и способностью к хомингу.

3. Две взрослые особи *Lasiurus seminolus*. Несмотря на малоизученность сезонных перемещений этих летучих мышей, обитающих на юго-востоке США, известно, что они могут мигрировать на короткие расстояния.

4. Одна взрослая особь красного кожана (*Lasiurus borealis*). В среднем этот вид совершает миграции на бóльшие расстояния, чем другие североамериканские летучие мыши.

5. Пять молодых особей белой лабораторной мыши (*Mus musculus*, штамм Р-57 джексоновской лаборатории). Этот вид был выбран как возможный «контроль» до того, как в печати появилось сообщение о его чувствительности к магнитному полю и наличии магнитного материала в другом грызуне, европейской лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) (Mather, Baker, 1981).

6. Одна взрослая особь короткохвостой бурозубки (*Blarina brevicauda*). Это немигрирующая землеройка, которая, подобно исследуемым летучим мышам, питается насекомыми.

3. Результаты

У всех животных обнаружена NMR; наличие суммарного магнитного момента указывает на упорядоченную (неслучайную) ориентацию магнитных доменов. После насыщения в магнитном поле величина SIRM во всех образцах существенно превышала величину NMR. Величина SIRM может служить показателем общего количества магнитного материала (табл. 23.1).

Эксперименты с декапитацией *E. fuscus* указывают на значительно большее содержание магнитного материала в туловище по сравнению с головой. Сама по себе декапитация снижает суммарную намагниченность головы и туловища примерно наполовину относительно интактной тушки. Сумма магнитных моментов головы и туловища после намагничивания приблизительно соответствовала исходному магнитному моменту для каждой тушки (табл. 23.2).

График для нахождения коэрцитивной силы, характеризующей магнитные частицы в одном экземпляре *E. fuscus* (зависимость намагниченности от напряженности приложенного поля), пересекает ось абсцисс в точке, соответствующей 350 Э. Отсюда следует, что магнитным материалом являются частицы магнетита размером в несколько микрометров.

Как можно было предвидеть, свежая кровь не обладает остаточной

Таблица 23.1. Сводка данных по измерениям остаточной намагниченности

Вид	*N*	Средний вес тушки, г (диапазон)	Средний магнитный момент $\cdot 10^{-6}$, ед. СГСМ		
			NRM (диапазон)	SIRM (диапазон)	Остаточная намагниченность после размагничивания (диапазон)
Eptesicus fuscus	6	7,8 (6,5–9,0)	0,98 (0,21–2,7)	15 (8,6–21)	2,2 (1,4–2,8)
Myotis lucifugus	6	3,4 (2,9–3,7)	0,42 (0,15–0,91)	6,5 (1,8–19)	1,8 (0,77–4,4)
Lasiurus seminolus	2	4,9 (3,9–5,8)	2,8 (2,3–3,2)	18 (14–21)	2,7 (2,5–2,9)
Lasiurus borealis	1	4,8 —	0,66 —	20 —	— —
Mus musculus	5	5,5 (5,3–5,7)	0,68 (0,45–0,88)	2,1 (0,96–3,2)	0,79 (0,41–1,2)
Blarina brevicauda	1	8,0 —	1,2 —	21 —	— —

Таблица 23.2. Измерения значений SIRM головы и туловища *Eptesicus fuscus*

№	Средний магнитный момент $\cdot 10^{-6}$, ед. СГСМ									
	интактная тушка	голова после декапитации		туловище после декапитации		сумма	голова после насыщения		туловище после насыщения		сумма
1	9,5	0,7	+	4,3	=	5,0	0,9	+	10	=	10,9
2	21	1,3	+	5,6	=	6,9	6,5	+	11	=	17,5

намагниченностью. Тем не менее в замороженных образцах крови, где NMR отсутствует, величина SIRM равна $1{,}6 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ. Такого значения намагниченности достаточно, чтобы объяснить в основном небольшой прирост магнитного момента при намагничивании тушек мышей, однако существенное увеличение магнитного момента при намагничивании тушек животных остальных видов не может быть обусловлено вкладом замороженной крови.

Величина NMR пищеварительного тракта *E. fuscus*, заполненного насекомыми, составляет $3{,}8 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ; она больше, чем у тушек того же вида. Величина SIRM пищеварительного тракта, равная $1{,}5 \cdot 10^{-5}$ ед. СГСМ, примерно равна средней величине SIRM тушек *E. fuscus*. Измерения остаточной намагниченности пищеварительного тракта короткохвостой бурозубки (*B. brevicauda*), животного насекомоядного вида, дали аналогичные результаты: величина NMR составляла $2{,}3 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ, а величина SIRM $1{,}1 \cdot 10^{-5}$ ед. СГСМ.

4. Обсуждение

Полученные в настоящей работе значения остаточной намагниченности мелких животных очень близки к соответствующим значениям для способных к хомингу голубей по данным Уолкота и др. (Walcott et al., 1979). По сообщению этих авторов, величины NMR и SIRM для голубей составляют $10^{-7} - 10^{-6}$ ед. СГСМ и $10^{-6} - 10^{-5}$ ед. СГСМ соответственно. Остаточная намагниченность того же порядка характерна для медоносных пчел (Gould et al., 1978) и головы лесной мыши (Mather, Baker, 1981).

Тем не менее эксперименты с декапитацией свидетельствуют о различиях (возможно, существенных) в локализации магнитного материала у летучих мышей, с одной стороны, и голубей и лесных мышей – с другой. У животных двух последних таксонов этот материал находится, по-видимому, в одном или нескольких участках внутри головы, тогда как у *E. fuscus*, согласно измерениям, бóльшая часть этого материала локализована в туловище, хотя некоторое его количество имеется и в голове. К настоящему времени не известно, каким образом этот материал (вероятно, магнетит) организован – в виде одного или нескольких дискретных скоплений или диспергирован диффузно. Даже если в туловище содержится бóльшая часть магнитного материала, в голове его все же более чем достаточно для обеспечения функционирования очень чувствительной магниторецепторной системы (Yorke, 1981).

Регистрация значительных величин SIRM, но не NMR в образце замороженной крови позволяет предположить, что часть суммарной величины SIRM, измеряемой в замороженных организмах с кровью, содержащей гемоглобин, может быть обусловлена железом эритроцитов. Здесь может быть скрыт потенциальный источник существенной ошибки, если содержание крови (и, следовательно, гемоглобина) в замороженном образце относительно высоко, а содержание другого

намагничиваемого материала низко. Поскольку настоящее сообщение о наличии SIRM замороженной крови первое и измерения проводили только для одного образца, достоверность результатов оставляет место для сомнений; здесь не исключена возможность случайного загрязнения. Факт высокого значения намагниченности пищеварительного тракта, содержащего насекомых, наглядно иллюстрирует важность как учета естественных источников загрязнений, так и выбора методики при подготовке образца к такого рода измерениям.

Выявление намагничиваемого материала является только первым этапом в серии экспериментов, призванных обнаружить способность летучих мышей к использованию магнитного материала для восприятия магнитного поля Земли и ориентации. Пока нам не удалось показать, что летучие мыши чувствуют магнитное поле. В одной серии лабораторных экспериментов мы безуспешно пытались заставить двух неподвижных, заключенных в тесное пространство особей *E. fuscus* ассоциировать смену полярности окружающего магнитного поля (близкого по величине к геомагнитному), генерируемого с помощью катушек Гельмгольца, с последующим ударом электрическим током.

Возможно, магнитное поле ощущается летучими мышами только в полете, поэтому в следующей серии экспериментов мы вели наблюдение за перемещениями пяти особей *E. fuscus*, каждой в отдельности, в свободном полете внутри большой затемненной Г-образной комнаты. Они имели возможность летать приблизительно по часу в день в течение нескольких недель и у них установились предпочтительные маршруты перемещений. Когда летучие мыши двигались по более узкому колену комнаты, они пролетали через катушку Рубенса размером 2 × 2 × 2 м (Rubens, 1945), которая генерировала постоянное магнитное поле ~ 0,5 Гс по горизонтальной оси. Пока животное летало в дальнем конце комнаты, катушку Рубенса включали или выключали случайным образом, а когда летучая мышь оказалась вблизи и пролетала через катушку, мы наблюдали за ней, ожидая каких-либо перемен в поведении животного, подтверждающих рецепцию поля. Поведение летучих мышей существенно не различалось в зависимости от того, генерировалось ли катушкой магнитное поле или нет. Возможно, что ключевым вопросом в этих экспериментах является вопрос мотивации. В предыдущей серии экспериментов мог быть слишком велик стресс от заключения в тесное пространство, а в последующей отсутствовала необходимость следить за невыраженным ориентиром.

Методологические подходы в исследованиях, направленных на выявление магниторецепции у летучих мышей, необходимо развивать по двум направлениям: получение электрофизиологических доказательств рецепции и получение предсказуемого поведенческого ответа на магнитное поле. Первое означает, что требуется установить локализацию материала и детали его иннервации. Осуществление второго потребует от экспериментатора контроля над всеми многочисленными акустическими и визуальными ориентирами, которым следуют летучие мыши в

полете в естественной среде. Мы думаем, что в результате тщательных исследований удастся показать, что наличие магнитного материала, а также ориентация и миграция с его помощью являются общим свойством многих животных.

Благодарности. Это исследование было обеспечено ассигнованием Национального научного фонда Эдварду Б. Бухлеру в период его пребывания на Зоологическом факультете университета шт. Мэриленд, Колледж Парк.

Литература

Baker R. R., 1978.The Evolutionary Ecology of Animal Migration, Holmes and Meier, New York, pp. 556–603.

Buchler E. R., Childs S. B. (1982). Use of the post-sunset glow as an orientation cue by big brown bats (*Eptesicus fuscus*), J. Mammal., **63**, 243–247.

Childs S. B., Buchler E. R. (1981). Perception of simulated stars by *Eptesicus fuscus* (Vespertilionidae): A potential navigational mechanism, Anim. Behav., **29**, 1028–1035.

Davis W. H., Barbour R. W. (1970). Homing in blinded bats (*Myotis sodalis*), J. Mammal., **51**, 182–184.

Griffin D. R., 1970. Migrations and homing of bast. In: Biology of Bast, Vol. I (W. A. Wimsatt, ed.), Academic Press, New York, pp. 233–264.

Gould J. L, Kirschvink J. L, Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Mather J. G., Baker R. R. (1981). Magnetic sense of direction in woodmice for route-based navigation, Nature, **291**, 151–155.

Mueller H. C. (1966). Homing and distance-orientation in bats, Z. Tierpsychol., **23**, 403–421.

Mueller H. C. (1968). The role of vision in vespertionid bats, Am. Midl. Nat., **79**, 524–525.

Rubens S. M. (1945). Cube-surface coil for producing a uniform magnetic field, Rev. Sci. Instrum., **16**, 243–245.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L (1979). Pigeons have magnets, Science, **205**, 1027–1029.

Yorke E. D.(1981). Sensitivity of pigeons to small magnetic field variations. J. Theor. Biol., **89**, 533–537.

Глава 24
МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ И БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ МАГНЕТИТА У КИТООБРАЗНЫХ

Гордон Б. Бауэр, Мишель Фуллер, Анджанетт Перри, Дж. Роберт Данн, Джон Цогер[1]

1. Введение

Современные китообразные разделяются на два подотряда: Mysticeti (усатые киты) и Odontoseti (зубатые киты). Виды, которые мигрируют на дальние расстояния, есть в обеих группах (см. обзор Kinne, 1975; Baker, 1978). Однако более предсказуемыми в своих перемещениях и совершающими более далекие миграции являются усатые киты. Хотя многое относительно видовых миграционных маршрутов еще остается неясным, можно почти с уверенностью сказать, что большинство усатых китов мигрируют сходным образом. Летом они кормятся в полярных и приполярных водах, а зимой размножаются в водах умеренных или тропических широт. Исключениями, вероятно, являются только гренландский кит, обитающий преимущественно в арктической зоне, и полосатик Брайда, вид в основном тропический. Масштабы миграций между местами кормежки и размножения могут быть весьма значительны; например, серый кит преодолевает расстояние 5000 миль (Pike, 1962). Кроме того, вызывает удивление исключительная навигационная точность китообразных. Так, горбатые киты, двигаясь от Аляски на юг, находят Гавайские острова после путешествия в открытом океане в несколько тысяч миль (Baker et al., 1982; Darling, Jurasz, 1983: Darling, Mc Sweeny, 1983). Миграции зубатых китов не так впечатляют, но все же и эти животные покрывают немалые расстояния в океане.

Без сомнения, китообразные используют в навигации многочисленные ориентиры, воспринимаемые сенсорными системами, однако, прямых указаний на конкретные способы ориентации немного (Kinne, 1975; Baker, 1978; Madsen, Herman, 1980). В принципе китообразные могут ориентироваться по свету, звуку, запаху (только усатые), вкусу, градиен-

[1] *Gordon B. Bauer*, Department of Psychology, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii 96822. *Michael Fuller and J. Robert Dunn*, Department of Geological Science, University of California, Santa Barbara, California 93106. *Anjanette Perry*, Department of Oceanography, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii 96822. *John Zoeger*, Los Angeles Country Museum of Natural History, Los Angeles, California 90007.

ту температуры, ветру и течению. Наблюдения над дельфином-белобочкой (*Delphinus delphis*) в Средиземном море показали, что утром животные плывут на восток, а вечером – на запад, используя, вероятно, в качестве ориентира солнце (Busnel, Dziedzic, 1966; Pilleri, Knuckey, 1968). «Разведывательные прыжки», во время которых киты вертикально поднимают голову над водой, позволяют предположить, что животные руководствуются и надводными ориентирами (Gilmore, 1960). Эванс (Evans, 1971) обнаружил тесную корреляцию между движением стаи *Delphinus* и топографией морского дна (максимальная глубина 260 м).

Несмотря на разнообразия сенсорных систем китообразных, в пелагиали, где число доступных ориентиров минимально, перед животными встают особые навигационные проблемы. Добин (Dawbin, 1966) считает, что миграционные маршруты горбатых китов не обязательно связаны с топографией дна, направлением океанских течений или свойствами водных масс. Над поверхностью воды можно различить немногое, а дно зачастую слишком далеко, чтобы его топография могла обеспечить животных отчетливыми ориентирами. В пасмурную погоду недоступны и ориентиры на небе. По-видимому, в океане, где число ориентиров для навигации весьма ограниченно, животные могли бы получать необходимую информацию с помощью магнитного поля Земли. Уже показано, что ряд морских позвоночных способен к восприятию магнитного поля (гл. 20). Недавно появились данные о том, что китообразные выбрасывались на берег Великобритании всегда в зонах с минимальным значением магнитного поля (Klinowska, в печати). Эти данные являются весомым аргументом в пользу предположения о том, что китообразные способны воспринимать магнитное поле и использовать его для выбора пути при миграциях.

Наши исследования по восприятию магнитного поля китообразными развивались в двух направлениях. Систематизируя данные о поведении животных, мы попытались сделать предварительное заключение о взаимосвязи между геомагнитной обстановкой и миграциями китообразных, а также случаями их выброса на берег. Основные усилия, однако, мы сконцентрировали на разнообразных экспериментах по выработке условного рефлекса с целью выявления способности к восприятию магнитного поля у двух афалин.

Далее, в поисках гипотетического магниторецептора, мы провели анатомические исследования среди обширной группы объектов: четырех видов зубатых китов и одного вида усатых. Мы изучали два вида дельфинов – дельфина-белобочку (*D. delphis*) и афалину (*T. truncatus*), пелагический (неприбрежный) и прибрежный вид соответственно, представителя крупных пелагических животных – кювьерова клюворыла (*Ziphius cavirostris*), прибрежный вид – белокрылую морскую свинью (*Phocoenoides dalli*) и единственный вид усатых китов – горбатого кита (*Megaptera novaeangliae*).

2. Исследования поведения китообразных

2.1 Анализ корреляции между поведением китообразных и состоянием магнитного поля

Влияние геомагнитного поля на поведение китообразных можно, по-видимому, выявить при анализе случаев выброса животных на сушу. К настоящему времени обнаружена множественность причин этого феномена: болезни, повышенная плотность популяции; акустические помехи, социальные связи, бегство от хищника и возврат к примитивному поведению (Geraci, St. Aubin, 1979). Еще одним фактором может быть влияние геомагнитных аномалий и магнитных бурь.

Все случаи выброса на сушу китообразных в британских водах тщательно документированы, их описания начиная с середины 1913 г. хранятся в Британском Музее (истории естествознания). Эти записи были использованы для установления связи между выбросами и геомагнитной обстановкой (Klinowska, в печати). Случаи, которые были описаны достаточно подробно, разделили на две группы: когда выброшенные животные были мертвы и когда они были живы. Локализация мертвых животных коррелировала с характером приливных и других течений; следовательно, животные были пассивно вынесены на берег. Вместе с тем места выброса живых китообразных не имели никаких общих океанографических или географических характеристик. Выбросы живых китообразных происходили только в зонах с минимальным значением магнитного поля. Кроме того, Клиновска (Klinowska, в печати) приводит ряд случаев, свидетельствующих о том, что китообразные, по-видимому, неохотно пересекают области с аномально высоким магнитным полем. Анализ частоты выбросов в зависимости от вида китообразных показал, что они чаще всего случаются у пелагических животных.

Киршвинк и соавторы (Kirschvink et al., 1984) проанализировали 212 случаев выброса живых китообразных на восточном побережье США. Информация о выбросах была получена из компьютеризованного банка данных Смитсоновского института [Smithsonian Scientific Event Network (SEAN)]. Киршвинк и соавторы обнаружили четкую корреляцию между выбросами живых китообразных неприбрежных видов и локальными минимумами магнитного поля [и (или) его понижением]. Корреляция подтвердилась при обработке данных по методу Монте-Карло. Корнуэлл-Хастон (Cornwell-Huston, личное сообщение, 1984) независимо проанализировал 296 случаев выбросов на Восточном побережье, информацию о которых он получил из того же банка данных, что и Киршвинк с соавторами, и пришел к аналогичному заключению, а именно: выброс живых китообразных происходит в зонах с минимальным значением магнитного поля. Однако, Дайзон и Бауэр (Dizon, Bauer,

неопубликованные данные) не смогли установить никакой корреляции между магнитными бурями (выделенными по *K*-индексу) и выбросами китообразных на Гавайских островах. Корнуэлл-Хастон также (личное сообщение) не смог обнаружить никакой связи между магнитными бурями и выбросами на побережье Новой Англии.

Предварительный анализ наблюдений за некоторыми видами дельфинов и полосатиками в открытом океане, проведенный Киршвинком и соавторами (Kirschvink et al., 1984), показал, что животные передвигаются по областям со слабым магнитным полем. Эти авторы выдвинули гипотезу, объясняющую связь между перемещениями китообразных и минимумами магнитного поля относительной непрерывностью зон со слабым магнитным полем по сравнению с зонами с сильным магнитным полем, которые располагаются в океане более дискретно. Такая непрерывность зон со слабым магнитным полем, по-видимому, обеспечивает китообразных относительно постоянным навигационным ориентиром.

Циклические изменения магнитного поля Земли, например, его напряженности, могут служить ориентирами для сезонных миграций некоторых китообразных. Предварительный анализ корреляции между миграциями китов и месячным индексом геомагнитной возмущенности (*Ap*-индексом) подводит под эту гипотезу экспериментальную базу (Mayaud, 1980). Добин (Dawbin, 1956) опубликовал данные о миграции горбатых китов через пролив Кука в Новой Зеландии в промежутке между 1914 и 1955 гг. (за исключением 1919 и 1921–1925 гг.). Корреляция Пирсона между числом животных, еженедельно появляющихся в проливе, и *Ap*-индексом указывает на некоторую связь между этими величинами (Bauer, неопубликованные данные). Характерно, что чем выше *Ap*-индекс для месяцев, предшествующих прибытию китов, тем раньше они входят в пролив. Миграция через пролив происходит, в основном, в июне-июле. Добин (Dawbin, 1966) предположил, что горбатые киты мигрируют со скоростью 15° широты в месяц. Самой южной границей зоны кормежки он взял шестидесятую параллель южной широты. Если киты плывут от этой границы к проливу Кука (40° ю. ш.) со скоростью 15° в месяц, то отсюда следует, что время их отбытия должно быть одним-двумя месяцами ранее их появления в проливе, т. е. приходится на апрель–июнь. Корреляция между *Ap*-индексом и числом прибывающих китов должна быть наиболее четкой именно для этих месяцев, когда должен действовать временной ориентир миграционных перемещений. Время начала сезонных миграций у горбатых китов варьирует от года к году, смещаясь до трех недель за трехлетний период (Nishiwaki, 1960; Baker, Herman, 1981) и до восьми недель за сорокалетний (Dawbin, 1956). Все предшествующие попытки найти корреляцию между этими сдвигами и такими изменениями внешней среды, как продолжительность дня, температура воды и лунные циклы, потерпели неудачу (Whitehead et al., 1982; Baker et al., 1985). Не исключено, что временным ориентиром для мигрирующих китов являются изменения

магнитного поля, и ими можно объяснить, по крайней мере частично, вариации времени начала миграций.

Немаловажный вклад в разрешение проблемы магниторецепции и ориентации внесло выявление связи между выбросами китообразных на сушу и передвижениями их в открытом океане, с одной стороны, и геомагнитными минимумами – с другой. Полученные данные позволяют предположить использование пелагическими китообразными для навигации магнитных ориентиров. Остается, однако, неизвестным, могут ли так же воспринимать магнитное поле и прибрежные виды китообразных; вероятно, эти животные больше полагаются на другие сенсорные системы, такие как эхолокация и зрение, более эффективные для обнаружения мелей у побережья. Несмотря на обнадеживающие выводы, подобные результаты корреляционного анализа следует интерпретировать с большой осторожностью. Необходимо досконально исследовать альтернативные возможности объяснения приведенных выше явлений, такие как использование китообразными для навигации топографических особенностей и метеорологических условий. Не исключено также, что на передвижение китообразных влияют маршруты миграций рыб, использующих магнитные ориентиры. Существование корреляции между *Ap*-индексом и миграциями китов – пока предварительный результат, и его необходимо подтвердить. Для этого надо провести аналогичный анализ и показать отсутствие корреляции между миграционным поведением и какими-либо другими факторами среды, как это было сделано при анализе выбросов. Следует также отметить, что на скорости миграций могут сказываться различия китообразных по возрасту и полу, а это в свою очередь могло бы вести к ложной корреляции с уровнем магнитного поля. В дальнейших исследованиях было бы полезно воспользоваться банком данных независимо от китобойного промысла. Кроме того, при анализе следует пользоваться более подробными измерениями магнитного поля, т. е. ежедневными, а не недельными или месячными.

2.2. Лабораторные эксперименты

Корреляционный анализ магнитных аномалий и выбросов китов на сушу сам по себе еще не устанавливает причинно-следственной связи. Он только позволяет предположить способность к восприятию магнитного поля, но не является строгим ее доказательством. Чтобы доказать эту способность, необходимы экспериментальные исследования. Такие исследования поведенческого ответа при предъявлении магнитного стимула были проведены на двух самках атлантической афалины *T. truncatus*. Обеим самкам, Акеакамаи и Феникс, было примерно по шесть лет, и ко времени исследований они находились в неволе четыре года. Эти животные уже принимали участие в экспериментальных проектах по изучению познавательных способностей дельфинов. Они обитали в цементном бассейне, диаметром 50 метров, в Кевало Бэйсин (Лабора-

тория морских млекопитающих Гавайского университета). В связи с задачей настоящих экспериментов важно отметить, что бассейн был укреплен железной решеткой, которая вносила некоторые искажения в окружающее магнитное поле.

Первые эксперименты по изучению поведения были поставлены аналогично опытам Калмийна (Kalmijn, 1978). С помощью маленькой индукционной катушки он создавал локальное магнитное поле в бассейне. Было обнаружено, что леопардовые акулы (*Treakis semifaciata*) при попадании в зону наведенного поля поворачивают и плывут к центру бассейна. Аналогичные эксперименты, выполненные нами на афалинах, не дали таких эффектных результатов. Мы помещали индукционную катушку в разные места у стенок резервуара таким образом, чтобы она изменяла горизонтальную составляющую окружающего поля. Ни в одном положении катушки не было отмечено явных поведенческих ответов, указывающих на восприятие магнитного поля.

Затем мы провели серию экспериментов по выработке условного рефлекса. Во всех случаях через метровую катушку, подвешенную над бассейном, пропускали постоянный ток; катушка генерировала магнитное поле, складывающееся с вертикальной компонентой окружающего поля, величиной 0,37 Гс ($3{,}7 \cdot 10^{-5}$ Тл). При такой установке катушки дельфины попадали в зону с градиентами поля, общая величина которого в максимуме была $\sim 0{,}6$ Гс.

Мы испробовали несколько экспериментальных подходов и ни в одном не получили никаких указаний на восприятие магнитного поля. Краткое описание четырех серий экспериментов состоит в следующем. 1) *Методика альтернативного выбора:* проплывая под индукционной катушкой, животное должно было нажать на одну педаль в случае локальной магнитной аномалии (через катушку пропущен ток) или на другую, отличную по форме и расположению, когда локальная магнитная аномалия отсутствует. 2) *Методика альтернативного выбора с акустическим сигналом.* Эксперименты ставили так же, как и в предыдущей серии, но магнитный стимул сочетали с акустическим сигналом или «окликом». Постепенно акустический сигнал уменьшали и оставался только магнитный стимул. Такой подход с использованием затухающего стимула базируется на методике межмодального переноса (Herman, 1980). Показано, что, применяя эту методику, экспериментатор может преодолеть трудности при обучении животного какому-то действию, обусловленные модальностью сенсорной системы. Суть методики состоит в сопряжении рецепторных систем с лимитирующей и доминантной модальностями. Например, *Tursiops*, несмотря на хорошую остроту зрения, с трудом справляются с задачами на распознавание, если надо различать статические изображения. Такие же задачи, но с использованием акустического сигнала, не представляют трудности для животных. Если подавать некоторый акустический сигнал одновременно с предъявлением изображения, а потом этот сигнал постепенно заглушать, то выполнение задач с визуальными стимулами значительно

облегчается. Мы решили, что такая экспериментальная методика могла бы оказаться полезной при выявлении способности к магниторецепции. 3) *Задача «действие/бездействие» с визуальным (световым) сигналом.* В этой постановке в эксперименте использовали только одну педаль. Предполагалось, что животное будет нажимать на педаль при появлении локальной магнитной аномалии и воздержится от нажима в отсутствие наведенного поля. С магнитным стимулом сочетали световой; последний постепенно исключали. 4) *Задача «действие/бездействие» с визуально-акустическим сигналом:* та же методика, что и в 3), но предъявляемый стимул обеспечивал животное как визуальной, так и акустической (с помощью эхолокации) информацией. Под индукционную катушку помещали один из двух обручей, сделанных из полихлорвиниловой трубки. При наличии локальной магнитной аномалии обруч был из трубки большего диаметра, а в отсутствие поля предъявляли обруч из более тонкой трубки. Разницу в диаметрах трубок постепенно нивелировали, пока толщина обоих обручей не становилась одинаковой, тогда в качестве единственного указателя на правильный ответ оставался только магнитный стимул.

Мы испробовали множество модификаций описанных методик: варьировали величину локального поля, изменяли направление движения объекта (так, например, в некоторых экспериментах афалины двигались в бассейне вдоль оси «север–юг», а в других «восток–запад»), увеличивали перемещение объекта относительно катушки. В последнем случае увеличивали и общее расстояние при пересечении области локального поля, и скорость, но от дельфинов всегда требовали движения по прямой.

Когда результаты экспериментов не подтверждают рабочей гипотезы, но и не опровергают ее, как правило, прибегают к нулевой гипотезе[1], хотя и ее нельзя доказать. В нашем случае, однако, можно найти ряд веских доводов против поспешного заключения об отсутствии магниторецепции у китообразных. Для голубей, например, в экспериментах с наведенным полем получены веские аргументы в пользу существования у них способности к восприятию магнитного поля (Keeton, 1974; гл. 22), однако, в лабораторных условиях эксперименты по выработке условного рефлекса чрезвычайно редко подтверждают эту гипотезу (Reille, 1968; Bookman, 1978). Оказалось, что немногие удачные эксперименты в этом направлении воспроизвести очень трудно. Когда результаты многочисленных опытов не подтверждают данные, полученные с помощью других подходов, неизбежно встает вопрос: верна ли методология? Одна из возможных причин неудач состоит в неадекватности стимула. Например, показано большое значение величины наводимого магнитного поля: она не должна выходить за рамки нормальных вариаций магнитного поля Земли (Wiltschko, 1978). Многие

[1] Гипотеза, объясняющая результаты экспериментов случайным распределением событий.– *Прим. перев.*

эксперименты были проведены с соблюдением этого условия и тем не менее закончились неудачей. Букмен (Bookman, 1978), которому удалось выработать условный рефлекс на магнитный стимул, предположил, что ключевым моментом здесь может быть свобода передвижений. Он указал на то, что в экспериментах, выполненных ранее, объект был ограничен в своих перемещениях. И в рамках его собственных опытов частота правильного поведенческого ответа превышала случайное совпадение только в тех случаях, когда объект проявлял повышенную двигательную активность («трепыхался»). Китон (Keeton, 1974) отметил, что наиболее неудачные исследования были проведены с использованием кратковременных импульсов, и предположил, что, по-видимому, необходимо более длительное воздействие магнитного поля.

Трудно обсуждать эксперименты с отрицательными результатами; по понятным причинам о них обычно не сообщают, а если и сообщают, то, как правило, описывают кратко, не останавливаясь на подробностях методики, тогда как такие описания могли бы быть полезны для выбора более перспективных направлений работы. К счастью, в двух обзорных статьях изложены многочисленные эксперименты по выработке условного рефлекса у птиц и других животных многих видов, включая голубей, крыс и беличьих обезьян (de Lorge, Marr, 1974; Sheppard, Eisenbud, 1977), результаты которых оказались отрицательными. В обоих обзорах указано, что в большинстве экспериментов методика не позволяла объекту свободно передвигаться.

Примером конструктивного подхода являются две серии успешных экспериментов по выработке условного рефлекса у саламандр (Phillips, 1977; Phillips, Adler, 1978) и желтоперых тунцов (гл. 20). Несмотря на различия в постановке, эти опыты обладают тремя общими чертами: 1) объект пользовался значительной свободой передвижений; 2) объект оставался в наведенном поле в течение относительно большого периода времени; 3) воздействующее поле было относительно однородно (в экспериментах с тунцами весь резервуар с рыбами был внутри катушки, при этом градиент поля существовал лишь у краев резервуара, а основной его объем располагался в области однородного поля). Нам неизвестен механизм магниторецепции, и мы нередко забываем о соответствующей ориентационной реакции организма, необходимой для адекватного восприятия. Экспериментальная методика, ограничивающая объект во времени и пространстве, возможно, накладывает существенные ограничения и на соответствующую ориентацию. К тому же имеются некоторые указания на то, что сенсорный механизм достаточно медленно реагирует на изменения магнитного поля (Wiltschko, 1978). Вместе с тем эмпирические наблюдения не противоречат тому, что животные ощущают магнитное поле не непосредственным, а каким-либо косвенным образом – нельзя исключить возможность восприятия через магнитную индукцию. В таком случае объект должен чувствовать электрический ток, генерируемый при движении в магнитном поле. Не исключено, что эволюция механизма магниторецепции протекала таким

образом, что его функционирование оказывается возможным только в движущемся организме. Возможно, это обусловлено свойствами как рецептора, так и системы обработки информации (когнитивной системы). Это рассуждение применимо как к организмам с непосредственной рецепцией поля, так и к организмам, обладающим индукционным механизмом восприятия.

Соблюдение обсуждавшихся выше требований к методике эксперимента (однородность поля, продолжительность воздействия и подвижность объекта) важно постольку, поскольку при этом повышается экологическая достоверность экспериментальной ситуации, т. е. объект приближается к природным условиям, в которых эволюционировал магниторецептор. Нам не известно ни одной модели магниторецепции, которая запрещала бы восприятие поля, имеющего градиент. Тем не менее представляется вероятным, что когнитивный аппарат животных устраняет реакцию на магнитное поле, обладающее определенными характеристиками. Результаты исследований торможения и специализации в процессах научения и запоминания (Shettleworth, 1972; Seligman, Hager, 1972; Hinde, Stevenson-Hinde, 1973; Herman, 1980) позволяют отчасти объяснить трудности, возникающие при попытках обучения животных реакции на магнитный стимул. Многие годы исследователи поведения животных работали, руководствуясь предпосылкой эквипотенциальности: считалось, что основные процессы обучения возможны у всех животных и что специфика организма, подкрепление, реакция и стимул не так уж важны. [См. обзор по торможению при научении и магниторецепции у птиц (Ossenkopp, Barbeito, 1978, p. 263).] Это теоретическое направление было достаточно четко охарактеризовано Тейтелбаумом (Teitelbaum, 1966, p. 567): «...в любой оперантной ситуации стимул, реакция и подкрепление полностью произвольны и взаимозаменяемы. Ни то, ни другое, ни третье не обладает какими-либо биологическими фиксированными, «встроенными» связями между собой». В последние годы было опубликовано значительное количество работ, результаты которых противоречат предпосылке эквипотенциальности. Они указывают на эволюцию когнитивных свойств, так же как и морфологических, при естественном отборе. По-видимому, процесс эволюции состоит в адаптации систем обработки информации животных к специфической экологической нише. Афалины обитают в такой среде, где видимость зачастую ограничена; огромный выигрыш здесь дает акустическое восприятие среды с помощью эхолокации и пассивного прослушивания. Если же исходить из предпосылки эквипотенциальности, то следует ожидать, что при свойственной дельфинам высокой остроте слуха и зрения они с равным успехом были бы способны к обработке информации обеих модальностей. Однако это не так (Herman, 1980). Когда предъявляются акустические стимулы, дельфины справляются с заданиями относительно легко, тогда как распознавание статических визуальных стимулов вызывает у них серьезные затруднения. Похоже, что в данном случае происходит торможение смысловой

обработки визуальных стимулов, которые, возможно, не имеют большого значения в естественной среде обитания.

Многочисленные эксперименты подтверждают значительное влияние среды обитания животного на адекватность восприятия стимулов, подкреплений и реакций, используемых в лабораторных экспериментах. Если предположить, что первичная функция гипотетического магниторецептора состоит в восприятии магнитного поля для навигации, то следует планировать опыты таким образом, чтобы характеристики наведенного поля по возможности максимально приближались к характеристикам геомагнитного. Уже показано, что такие соображения справедливы в отношении величины поля (Wiltschko, 1978), так что есть основания предполагать их справедливость и для других параметров, в том числе для однородности поля. Возможно, те животные, которые воспринимают в лабораторных экспериментах локальное неоднородное поле, такие как пластиножаберные рыбы (Kalmijn, 1978), пользуются своей способностью к магниторецепции для обнаружения отдаленных объектов, например добычи. Однако ни при каких обстоятельствах методики с использованием неоднородного поля и ограничением перемещений объекта не приводили к положительным результатам при выработке условных рефлексов у дельфинов. Стратегия проб и ошибок предполагает в таком случае смену методики. Еще один путь модификации экспериментов состоит в использовании пелагических животных вместо прибрежного вида *Tursiops*, которому более доступны ориентиры суши и мелководья. Прибрежная среда вряд ли предъявляет высокие требования к магниторецепции дельфинов. Корреляционный анализ выбросов китообразных на сушу выявил, что им подвержены преимущественно пелагические виды. Выбор экспериментального объекта разумно осуществлять на основании имеющихся указаний на его магниточувствительность. Кроме того, согласно высказанному Кинном (Kinne, 1975) соображению, животные могут терять навигационные способности в неволе. Возможно, в опыт надо брать животных, отловленных относительно недавно.

3. Анатомические исследования

Рядом авторов было выдвинуто предположение, что в аппарат восприятия магнитного поля может входить магнетит (Yorke, 1979, 1981; Kirschvink, Gould, 1981). Справедливость этого высказывания установлена для магниточувствительных бактерий (Frankel et al., 1979). В более сложных организмах функция магнетита остается гипотетической, несмотря на заманчивые возможности для построения гипотез.

Поиск магнитного материала в тканях китообразных осложняется в некоторой степени уникальной проблемой, не возникающей при работе с менее крупными животными: сложность состоит в получении чистых в магнитном отношении препаратов. В связи с колоссальным размером усатых и многих зубатых китов препарирование необходимо проводить

in situ. Из-за толстых слоев китового жира, мышц и костей трудно проникнуть в черепную коробку, не внося магнитных загрязнений. Мы постоянно развивали и совершенствовали методику, добиваясь повышения чистоты анатомирования. Дальнейшее изложение построено в соответствии с хронологией наших исследований. Мы последовательно излагаем модификации в технике препарирования, которые, очевидно, помогают избегать искажения результатов вследствие загрязнений. Ана-

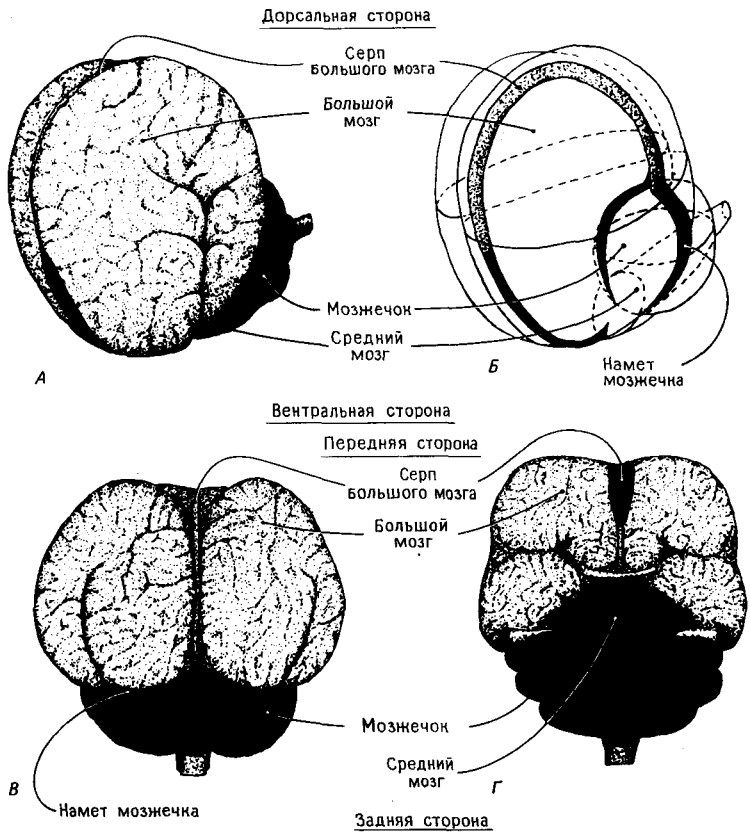


Рис. 24.1. Четыре положения мозга китообразных с интактной твердой мозговой оболочкой (dura mater). *А*. Ростролатеральное. *Б*. Ростролатеральное; показаны два выроста мозговой оболочки. *В*. Дорсальное. *Г*. Вентральное. Сплошным черным цветом показано относительное распределение магнитного материала в dura mater взрослых китообразных. У единственного исследованного экземпляра усатых китов, молодой особи горбача, нет никаких различий в концентрации магнитного материала в задних областях мозговой оболочки (то же относится и к ювенильной особи белокрылой морской свиньи).

томическую работу проводили на заранее замороженных головах животных. Все измерения намагниченности выполнены на сверхпроводящем квантовом интерференционном магнитометре (Goree, Fuller, 1976).

Структура черепа и мозга китообразных уникальна; она чрезвычайно сильно отличается от соответствующей структуры других млекопитающих (Morgane, Jacobs, 1972). Поэтому дать схему расположения мозга китообразных относительно осей симметрии, как это обычно делают, оказалось непросто. На рис. 24.1 представлено стилизованное изображение мозга китообразных в разных ориентациях с интактной dura mater. Опущены обонятельные луковицы, имеющиеся у усатых, но отсутствующие у зубатых китов. Dura mater – это толстая неэластичная оболочка мозга, состоящая из двух слоев: внутреннего, менингиального, и внешнего, периостельного (Millen, Wollam, 1962). Мы рассматриваем всю оболочку как единое целое. Оболочка имеет два выроста: falx cerebri (серп большого мозга) и tentorium cerebelli (намет мозжечка). Формально это происходящие из менингиального слоя ткани, которые разделяют полушария головного мозга и отделяют их от мозжечка соответственно. Мы не очень строго пользуемся указанными терминами, обозначая ими область шириной 0,5 см, прилегающую к выростам оболочки (рис. 24.1). Твердая мозговая оболочка обильно иннервирована и васкуляризована.

3.1. Дельфин-белобочка (*D. delphis*)

Первое сообщение об обнаружении магнетита у китообразных и, по-видимому вообще у млекопитающих относится к дельфину-белобочке. *D. delphis* (Zoeger et al., 1981). С помощью пилы Страйкера для аутопсии мы делали срезы головы параллельно сначала плоскости венечного шва, а затем сагиттальной плоскости. Для анализов удовлетворительным образом было отпрепарировано четыре дельфина. Во всех образцах тканей была обнаружена естественная остаточная намагниченность (NMR), однако особенно большой магнитный момент зарегистрировали в dura mater возле места соединения falx cerebri и tentorium cerebelli. Магнитный момент тканей этой зоны составлял приблизительно $2 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3 или $2 \cdot 10^{-8}$ А·м^2 (1 Гс·см^3 = 10^{-3} А·м^2). Характер намагничивания и размагничивания после насыщения образцов указывает на магнитную мягкость материала, т. е. многодоменность. Материал практически полностью размагничивается при напряженностях поля порядка 10^{-2} Э (1 Э $\simeq$ 80 А/м). Из одного дельфина была выделена частица, подвергнутая в дальнейшем анализу. Оказалось, что она состоит преимущественно из железа без заметных следов никеля или хрома. Низкотемпературный тест на магнетит (Kobayashi, Fuller, 1968) показал, что исследуемый материал представляет собой многодоменный магнетит. С помощью сканирующей электронной микроскопии вокруг магнитных частиц были обнаружены многочисленные волокна, которые, по мнению авторов,

являются нервами. Это маловероятно, потому что при получении образца ткани сильно разрушались.

Многодоменный магнетит не обнаружен в головном мозгу других организмов, например рыб (гл. 20), черепах (гл. 21) и голубей (Walcott et al., 1979). Некоторые авторы считают такие частицы индикатором загрязнений (гл. 5). Однако частица, о которой шла речь, была глубоко погружена в ткань. Более того, отсутствие хрома и никеля свидетельствует против ее экзогенного происхождения – от пилы Страйкера или скальпеля из нержавеющей стали, примененных при анатомировании. Тем не менее, чтобы хотя бы отчасти разрешить проблему потенциального загрязнения, впоследствии металлическими инструментами старались не пользоваться.

3.2. Кювьеров клюворыл (*Z. cavirostris*)

Анатомирование *Ziphius* проводили на открытом воздухе в Национальной лаборатории морских рыб, Гонолулу, Гавайи. Ворвань, мышцы и другие ткани, покрывающие череп, снимали стальными ножами, а чтобы получить доступ в черепную коробку, пилой Страйкера удаляли часть затылочной кости. Мозговую оболочку отделяли пластиковыми и стеклянными ножами. Других тканей для анализа не брали. Мозговую оболочку промывали в водопроводной воде и хранили в этаноле. Перед анализом ткани промывали дистиллированной водой. Для регистрации изотермической остаточной намагниченности насыщения (SIRM) сначала отделяли большие фрагменты оболочки, а затем фрагменты поменьше, чтобы точнее локализовать магнитный материал. Значительный магнитный момент был обнаружен в узкой полоске из передней части falx cerebri (табл. 24.1). В дорсальном направлении магнитный момент

Таблица 24.1. Распределение SIRM в твердой мозговой оболочке *Ziphius cavirostris* ($\cdot 10^{-6}$ Гс·см^3)[1),2)]

	Слева	Середина	Справа
Передняя вентральная область (орбитальные доли)	НИ[3)]	19,10	0,91
Передняя область (орбитальные доли)	НИ	14,00 3,12	0,95
Дорсальная область (теменные, затылочные, височные доли)	НИ	0,57	3,72
Задняя область (мозжечок)	43,70	18,40	НИ
Задняя вентральная область (средний мозг)	4,29	12,6	1,25

[1)] Уровень шума 0,48–1,0 $\cdot 10^{-7}$ Гс·см^3.
[2)] Образец затылочной кости имеет SIRM = 9,01 $\cdot 10^{-6}$ Гс·см^3.
[3)] НИ – не измеряли.

постепенно убывает. Основной магнитной зоной является полоса длиной 2–3 см в передне-вентральной части falx cerebri, обладающая магнитным моментом $2{,}91 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3. Бóльшая часть латеральной и дорсальной областей мозговой оболочки, покрывающих кору головного мозга, не обладает способностью к намагничиванию. В оставшейся части оболочки, покрывающей заднюю и вентральную области мозга, включая мозжечок, задний мозг и средний мозг, обнаружена SIRM, аналогичная намагниченности передней части falx cerebri. Один срез (сухой вес 0,2 г) обладал магнитным моментом $1{,}84 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3 или в расчете на единицу массы $9{,}2 \cdot 10^{-5}$ (Гс·см^3)/г или А·м^2/кг (1 Гс·см^3/г = А·м^2/кг). Маленький кусочек затылочной кости из области средней линии имел магнитный момент $9{,}01 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3.

При сравнении кривых размагничивания тканей, намагниченных до насыщения, видно, что для разных участков мозговой оболочки, а также отдельных фрагментов затылочной кости они различаются, т. е. эти участки и фрагменты обладают разной коэрцитивной силой (табл. 24.5). Коэрцитивная сила передней полоски много больше, чем областей задней части. При размагничивании в переменном поле среднее значение размагничивающего поля для передней области оболочки находится в диапазоне 200–275 Э, тогда как для задней области оболочки и затылочной кости это значение составляет 100–125 Э.

Полученные результаты были скорректированы с учетом явных загрязнений; на одной крупной частице магнетита, обнаруженной до промывания, были найдены прикрепленные диатомеи. Хотя впоследствии при промывании все крупные частицы, очевидно, были ликвидированы, тем не менее загрязнения все еще остаются причиной для беспокойства. Загрязнения могут попадать в препараты различными путями, например с потоком воздуха при анатомировании вне лаборатории или с наружной поверхности кита. Кроме того, еще одним потенциальным источником загрязнений является пила, применяемая для удаления части затылочной кости. Все же имеется ряд соображений, которые позволяют допустить, что наши данные, несмотря на все сложности, адекватно отражают реальное состояние дел. Во-первых, фрагменты кости, вырезанные пилой, относительно малы. Во-вторых, попадание частиц, источником которых является пила, исключено для большинства областей мозговой оболочки, обладающих значительной намагниченностью, кроме зоны над дорсальной поверхностью мозжечка. И, в-третьих, зоны с различной намагниченностью и коэрцитивной силой располагаются сходным образом у китообразных и других позвоночных, например рыб (гл. 20), черепах (гл. 21) и голубей (Walcott et al., 1979). Более точные данные можно получить с помощью других методов, таких как микрозондирование посредством дифракции рентгеновских лучей.

3.3. Горбатый кит (*M. novaeangliae*)

Молодую самку кита примерно двухмесячного возраста анатомировали на открытом воздухе, там же, где и *Ziphius*. Методика была точно такая же, за исключением того, что ткани сохраняли в забуференном формалине. Во всех фрагментах твердой оболочки мозга, на которых проводили измерения, была обнаружена заметная остаточная намагниченность (табл. 24.2). Намагниченность тканей обонятельных луковиц была пренебрежимо мала. Магнитный момент в тканях твердой оболочки мозга находился в диапазоне $1{,}14 \cdot 10^{-7} - 1{,}93 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3. Самым большим магнитным моментом обладали фрагменты передней части falx cerebri, где значения SIRM располагались в интервале $2{,}5 \cdot 10^{-5} - 1{,}0 \cdot 10^{-4}$ Гс·см^3/г. В противоположность исследованиям на взрослых

Таблица 24.2. Распределение NRM в твердой мозговой оболочке *Megaptera novaeangliae* ($\cdot 10^{-6}$ Гс·см^3)[1]

	Слева	Середина	Справа
Передняя вентральная область (орбитальные доли)		0,53	
		0,76[2]	
Передняя область (орбитальные доли)	1,93	2,13[3]	
		1,79	
Дорсальная область (теменные, затылочные, височные доли) Задняя область (мозжечок) Задняя вентральная область (средний мозг)	Все остальные зоны обладали слабой равномерно распределенной остаточной намагниченностью в диапазоне 0,15–0,48		

[1] Уровень шума вычтен из результатов измерений.
[2] SIRM = $3{,}3 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3.
[3] SIRM = $2{,}6 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3.

особях других китообразных, но аналогично данным, полученным на ювенильной особи *Phocoenoides*, которые обсуждаются ниже, в задней части оболочки мозга *M. novaeangliae* не обнаружено значительной намагниченности (SIRM = $1{,}0 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3/г), хотя образцов было отобрано довольно много. Кроме того, в отличие от других исследованных видов у горбатого кита коэрцитивная сила передних зон твердой мозговой оболочки оказалась небольшой: значение среднего размагничивающего поля лежит между 100 и 150 Э. Однако есть указания на сильные эффекты взаимодействия. Намагничивание одного образца из передней части мозговой оболочки давало среднее значение индуцирующего поля 700 Э; после насыщения размагничивание в переменном поле дает значение среднего размагничивающего поля 150 Э. Результирующая остаточная коэрцитивная сила была 325 Э. Показано (Cisowski, 1981), что взаимодействие плотно упакованных однодоменных

зон затормаживает намагничивание, приводя к завышению оценки коэрцитивной силы, тогда как размагничивание благодаря SIRM ускоряется, приводя к занижению оценки коэрцитивной силы. Судя по измеренным значениям коэрцитивной силы магнитные свойства образцов обусловлены однодоменными гранулами скорее всего магнетита, по размеру и форме сходными с магнетитом в зубцах радулы хитонов. Низкотемпературный тест на магнетит (Kobayashi, Fuller, 1968) выявил переход, характерный для однодоменных гранул магнетита. Термоостаточная намагниченность тканей (TRM) при 50 Э по существу исчезает при 575 Э. Это также указывает на то, что магнитным материалом является однодоменный магнетит (Lowrie, Fuller, 1971).

И в данном случае остается проблема загрязнения. В образцах были обнаружены крупные гранулы, обладающие существенным магнитным моментом. Они непрочно держались на поверхности оболочки мозга и, вероятнее всего, являлись загрязнениями из воздуха. Тщательное промывание дистиллированной водой приводило к их удалению. Большое сходство магнитных свойств материала, обнаруженного в оболочке мозга, и магнетита биологического происхождения, а также отчетливая фронтальная локализация наиболее интенсивной намагниченности позволяют предположить, что магнитные свойства образцов не обусловлены загрязнениями. Этот вопрос может быть разрешен с помощью дифракции рентгеновских лучей, позволяющей определять чистоту препарата. Более гомогенный, нежели в геологических находках состав образцов свидетельствовал бы в пользу биогенного происхождения магнетита (гл. 20, 21).

3.4. Атлантическая афалина (*T. truncatus*)

Большие размеры *Ziphius* и *Megaptera* сильно усложняют работу с животными этих видов в связи с загрязнениями, попадающими из среды. Проблема «пляжных включений» оказалась достаточно серьезной, и мы перестроили работу, когда появилась возможность вести исследования на животных меньших размеров. Афалину мы получили молодую неизвестного пола. Анатомирование проводили в помещении. Чтобы удалить жир и мышцы с поверхности черепа, пользовались стальными ножами. Впоследствии металлические инструменты не применяли. Черепную коробку вскрывали, разрушая кости вокруг затылочного мыщелка резиновым молотком. Все разрезы выполняли только неметаллическими инструментами. Для промывания использовали только дистиллированную воду.

Заметная намагниченность насыщения была обнаружена в твердой оболочке мозга, а также в некоторых мышечных и костных тканях (табл. 24.3). Намагниченность образцов затылочно-теменной области мозговой ткани практически отсутствовала. В твердой мозговой оболочке высокими значениями SIRM характеризовались область над мозжечком ($3{,}82 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3/г сырого веса) и передне-вентральная зона

Таблица 24.3. Распределение SIRM в твердой мозговой оболочке *Tursiops truncatus* ($\cdot 10^{-6}$ Гс·см.^{3}/г сырого веса)[1),2)]

	Слева		Середина	Справа	
Передняя вентральная область (орбитальные доли)	1,73	7,43	6,99	13,07	3,5
Передняя область (орбитальные доли)	4,43		2,41		10,66
Дорсальная область (теменные, затылочные, височные доли)	4,61	2,20	1,43	2,34	3,92
Задняя область (мозжечок)	Результаты не достоверны		8,34	38,23	
Задняя вентральная область (средний мозг)			Результаты не достоверны		

[1)] Необходимо отметить, что в этой таблице данные приведены в единицах магнитного момента, отнесенных к единице массы. Уровень шума вычтен из результатов измерений.
[2)] SIRM для коры головного мозга: $0{,}01–0{,}06 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3/г, мышц: $6{,}22 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3/г, затылочной кости: $3{,}96 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3/г.

falx cerebri ($6{,}99 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3/г), особенно в правой части ($1{,}31 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3/г). Бóльшая часть дорсальной области твердой мозговой оболочки, покрывающей кору мозга, обладает значительно меньшим магнитным моментом ($0{,}51 \cdot 10^{-6} – 2{,}34 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3/г). Было установлено, что существенной намагниченностью насыщения обладают краниальные мышцы ($1{,}28 – 6{,}22 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3/г) и затылочный мыщелок ($5{,}65 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3/г), причем следует иметь в виду, что именно эти зоны контактировали со стальными ножами и именно для них наиболее вероятно загрязнение.

Размагничивание образцов в переменном поле показало, что магнитный материал вентрально-передней части falx cerebri имеет бóльшую коэрцитивную силу по сравнению с магнитным материалом двух латеральных орбитальных зон; среднее значение размагничивающего поля для первого участка составляло 275 Э, тогда как для двух последних оно равнялось 150–175 Э. Никаких очевидных указаний на загрязнения не было.

3.5. Белокрылая морская свинья (*P. dalli*)

Были исследованы пять самцов *Phocoenoides,* два детеныша и три взрослых особи. Методика была в точности такая же, как и для афалин, за исключением отбора проб из тканей мышц и жира с помощью стеклянных ножей до того, как эти ткани удаляли металлическими ножами. Крупные магнитные частицы, возможно посторонние включения, находились на мозговой оболочке одного из взрослых экземпляров (его в дальнейшем не исследовали).

Большинство тканей обладали заметным магнитным моментом (NMR), однако вариабельность этого параметра была значительна (табл. 24.4). В общем NMR передней части твердой мозговой оболочки у

Таблица 24.4. Распределение NMR в твердой мозговой оболочке *Phocoenoides dalli* ($\cdot 10^{-7}$ Гс·см^3; в таблице дано среднее значение $\pm$ среднеквадратичное отклонение, $N = 4$)[1]

	Слева	Середина	Справа
Передняя вентральная (орбитальные доли) и передняя область (орбитальные доли)		$2{,}87 \pm 0{,}69$[2]	
Дорсальная область (орбитальные, теменные, затылочные, височные доли)		[3]	
Задняя область (мозжечок)		$9{,}94 \pm 4{,}75$ (взрослые особи)[4] 0,00 (ювенильные особи)	
Задняя вентральная область (средний мозг)		$3{,}26 \pm 2{,}18$[5]	

[1] *Уровень шума вычтен из результатов измерений.*
[2] В отдельном образце (взрослое животное) NMR = $6{,}71 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3/г, SIRM = $= 2{,}37 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3/г (в расчете на сухой вес).
[3] Три экземпляра не обладали измеримой NMR; у одного ювенильного животного NMR = $8{,}08 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3/г. Измерения относятся к дорсальной области твердой мозговой оболочки вместе с левой и правой частями передней вентральной области и передней областью.
[4] В отдельном образце (взрослое животное) NMR = $5{,}60 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3/г, SIRM = $= 1{,}74 \cdot 10^{-5}$ Гс·см^3/г (в расчете на сухой вес).
[5] $N = 3$; два взрослых экземпляра, один ювенильный.

Phocoenoides dalli была невелика по сравнению с другими видами (в среднем $2{,}87 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3); тем не менее у одной взрослой особи обнаружены участки с NMR = $6{,}71 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3/г и SIRM = $2{,}37 \times$ $\times 10^{-5}$ Гс·см^3/г сухого веса. Молодые и взрослые особи различались по намагниченности мозжечковой зоны: у взрослых средний магнитный момент составлял $4{,}75 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3, а у молодых его вообще не удавалось измерить. Среднее значение магнитного момента для вентральной части мозговой оболочки (за исключением орбитальной области) равно $3{,}26 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3 ($N = 3$); у одной молодой особи эти ткани не исследовали. Различия в магнитном моменте этих зон у отдельных особей невелики и непостоянны. Мышцы обладали магнитным моментом $1{,}37 \cdot 10^{-7} - 9{,}51 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3, а жир $1{,}69 \cdot 10^{-7} - 2{,}38 \cdot 10^{-7}$ Гс·см^3. Магнитный момент головного мозга мал, однако заметным моментом обладал мозжечок, для которого в одном из образцов была измерена величина $1{,}14 \cdot 10^{-6}$ Гс·см^3/г сухого веса. Для тканей передней части falx

случае с *Megaptera,* расхождение, возможно, вызвано эффектом взаимодействия (Kirschvink, Lowenstam, 1979; Cisowski, 1981). Ткани *Ziphius* и *Megaptera* растворяли в 5%-ном гипохлорите, профильтрованном через миллипоровый фильтр. При центрифугировании осаждались внешне черные магнитные частицы. Мы говорим «внешне», потому что при таком малом количестве осадка довольно сложно определить цвет. Известно (Walcott et al., 1979), что магнетит является единственным магнитным материалом черного цвета. Вклад в магнитные свойства тканей железа, содержащегося в гемоглобине, вероятно, незначителен. Когда кровеносную сеть (комплекс крупного кровяного сосуда) отделяют от мозговой оболочки, магнитный момент остается в оболочке. Хотя большинство областей мозговой оболочки, обладающих существенным магнитным моментом, сильно васкуляризованы, обнаружены также слабоваскуляризованные области со значительным магнитным моментом.

Сходство между локализацией, количеством и коэрцитивностью магнитного материала у различных одонтоцетов, а также черный цвет магнитного осадка, выделенного из тканей *Ziphius,* позволяют предположить, что по крайней мере часть магнитного материала представлена магнетитом. С большей уверенностью можно говорить о наличии магнетита в тканях *Megaptera.* Особенно интересна область локализации магнитного материала в передней части falx cerebri, обнаруженная у всех исследованных китообразных. Эта область мозговой оболочки лежит напротив решетчатых костей черепа. Уолкер и соавторы (гл. 20) установили, что первичная локализация магнетита у желтоперого тунца связана с этмоидным комплексом. Что касается наших исследований, то еще слишком рано говорить о гомологии, однако интересно их сопоставить с работами других авторов, обнаруживших ассоциацию магнитного материала с этмоидной областью у животных других таксонов. Представляется полезным сравнительное изучение распределения остаточной намагниченности непосредственно в тканях мозга. Сообщение о наличии магнитного материала в заднем и переднем мозгу макака-резуса и отсутствии его в коре головного мозга (Kirschvink, 1981) соответствует нашим данным, полученным на *Tursiops* и *Phocoenoides.*

Результаты, полученные на *Delphinus,* необходимо сопоставить с результатами других исследований. Бóльшая часть тканей, подвергнутых измерениям, обладала низкой NMR, но были обнаружены «горячие точки», представленные многодоменным магнетитом (Zoeger et al., 1981). Ткани с низкой NMR, возможно, соответствуют магнитному материалу, существование которого мы показали у других видов. У остальных китообразных мы не обнаружили никаких аналогичных крупных частиц мягкого магнитного материала, разве что в виде загрязнений. Вопрос о том, специфичен ли этот магнитный материал для вида или все же является загрязнением, в настоящее время остается открытым.

В будущем необходимо провести дополнительный анализ имеющих-

ся у нас образцов, более точно определяя характеристики магнитного материала, т. е. необходимо выяснить, какие элементы присутствуют, какова форма частиц и как они расположены относительно друг друга. Мы сконцентрируем усилия на исследовании черепа и особенно мозговой оболочки. Фундаментом для этого послужат предшествующие работы на других видах. Важно отбирать пробы из целого животного. Однако в этом пункте помехой могут оказаться малодоступность и большие размеры объекта. Обнаружение заметной остаточной намагниченности в отдельных образцах ворвани и мышц указывает на то, что магнитный материал может быть более распространен, нежели мы предполагали ранее. Следует отметить, однако, что используемая нами методика анатомирования с помощью стеклянных и пластиковых ножей в настоящее время слишком громоздка для отбора образцов из целого дельфина или кита.

В принципе возможен альтернативный подход. В настоящее время становится доступным сквид-градиентометр третьего поколения – прибор, который предоставляет возможность регистрировать магнитные свойства тканей, не повреждая их (Vrba et al., 1982). Биоградиентометр, описанный Врбой и соавторами, дает экспериментатору большие преимущества; с его помощью: 1) разрешается проблема загрязнений в тканях; 2) облегчается отбор проб из обширных областей, так как уменьшается время, необходимое для препарирования; 3) можно исследовать магнитные процессы, протекающие в живых организмах, в динамике, например, с помощью магнитометра третьего поколения получают магнитоэнцефалограммы человека (Vrba et al., 1982).

Вся наша предшествующая работа была нацелена на ориентировочную локализацию остаточной намагниченности; в будущем нашей задачей станут более тонкие исследования. Необходимо точнее установить локализацию магнитного материала и характер его иннервации. Поскольку при работе с китообразными имеется немало трудностей, не последней из которых является высокая стоимость экспериментов, и поскольку распределение магнитного материала у китообразных и животных других таксонов очень сходно, пока целесообразно изучать животных меньшего размера, более доступных. Очевидно, после того как будет разработана модель магниторецепции нервной системы других животных, исследования на китообразных будут более эффективны.

4. Заключение

Среди исследований магнитных свойств животных тканей работа с китообразными уникальна по своей сложности. Несмотря на постоянную борьбу с загрязнениями и непрерывную модификацию методики, мы обнаружили ряд любопытных фактов, связанных с локализацией, величиной магнитного момента и коэрцитивностью магнитного материала тканей. Однако утверждать, что магнетизм играет

существенную роль в навигации китообразных, можно только на основании поведенческих тестов. Корреляция между анатомическими и физиологическими особенностями заставляет предполагать, но не доказывает существования способности к восприятию магнитного поля. Трудности, возникающие при попытках продемонстрировать магниторецепцию китообразных и животных других таксонов, например способных к хомингу голубей (Keeton, 1974), наводят на мысль о необходимости многофакторного подхода. В идеале эксперименты по влиянию магнитного поля на хоминг должны выполняться аналогично экспериментам с возвращающимися домой голубями, к головам которых были прикреплены катушки Гельмгольца (Walcott, Green, 1974). К сожалению, стоимость работ с китообразными в открытой акватории накладывает жесткие ограничения на эксперименты с ними. Весьма перспективным представляется дальнейший поиск корреляции между выбросами на сушу пелагических китообразных и зонами минимального магнитного поля. На эту корреляцию могут пролить свет данные по другим географическим зонам, а также более тщательный количественный анализ. Тем не менее, как отмечено в работах нашей и других групп (Klinowska, в печати), при выявлении этой связи возникает ряд проблем: 1) многофакторная природа выбросов; 2) ошибки в сообщениях и при хранении записей; 3) различия при работе с данными, относящимися к разным географическим зонам и к разному времени. Все это ведет к путанице в данных. В будущем мы рассчитываем проанализировать большой объем данных и сконцентрируем наши усилия на тех видах, которым свойственно максимальное число выбросов, например на обыкновенной гринде *Globicephala.* Большой объем информации в сочетании с элиминацией межвидовых расхождений будет способствовать повышению достоверности результатов.

Необходимо разработать методики экспериментов как для установления причинно-следственной связи между геомагнитной обстановкой и выбросами китообразных, так и для выявления способности китообразных к магниторецепции. Если эта способность существует, то требуется еще определить адекватные характеристики наводимого поля. Например, следует выяснить, могут ли китообразные ощущать разницу в величине магнитного поля, его склонении или наклонении? Предстоит также установить существенные параметры эксперимента: вид животного, его подвижность по ходу опыта, продолжительность экспозиции в магнитном поле. Конечно, в будущем мы должны продемонстрировать способность к магниторецепции в лабораторных условиях. В дальнейшей работе необходимо учесть предложенные выше модификации методик, которые должны облегчить обнаружение магниторецепции, если таковая существует. Хотя совершенно очевидно, что исследования поведенческих реакций необходимо продолжать, есть ряд веских доводов в пользу акцентирования внимания на анатомических исследованиях. 1) Эксперименты по выработке условных рефлексов не дали положительных результатов. Трудности, возникающие с выработкой

условных рефлексов на магнитное поле у животных других таксонов, например голубей (Bookman, 1978), указывают на то, что мы вряд ли можем рассчитывать на быстрый успех в этой области. 2) Результативность других, не связанных с выработкой условных рефлексов, лабораторных опытов на различных организмах зависит, по крайней мере частично, от стереотипов поведения. Например, чтобы показать смену ориентации в полете в ответ на изменение магнитного поля в клетках, использовали миграционный инстинкт птиц (Wiltschko, 1978). Такие четкие поведенческие стереотипы не обнаружены у некрупных китообразных, доступных для лабораторных экспериментов. 3) Выявление корреляции между естественным поведением китообразных и геомагнитной обстановкой, по-видимому, будет по-прежнему осложняться проблемой значительного информационного шума. 4) Работы с дельфинами в открытой акватории исключительно дорогостоящи, и, следовательно, трудно добиться ассигнований для их проведения. 5) Успех работ по магниторецепции у крупных китов маловероятен. 6) Данные о корреляции анатомических и физиологических особенностей с магниторецепцией на других, более доступных для лабораторных исследований животных, например тунцах, голубях или грызунах, помогут выявить аналогичные структуры и нервные процессы на китообразных. Если будет доказано, что восприятие магнитного поля китообразными аналогично восприятию животными других таксонов, это положение может лечь в основу гипотетической модели магниторецепции китообразных.

Еще одна причина для продолжения анатомических исследований состоит в том, что они могут привести к выявлению альтернативных функций магнитного материала в биологических тканях. Основываясь на выполненных ранее исследованиях других животных, не китообразных (Kirschvink, Gould, 1981), а также на собственных работах по экологии китообразных, первоначально мы предположили, что магнетит участвует в процессе восприятия магнитного поля, необходимого для ориентации и навигации. Однако есть немало других вероятных причин наличия магнетита в организме. Обнаружение магнитного материала в самых разных тканях: мышцах, ворвани и костях, помимо тканей мозговой оболочки и мозга, вносит путаницу в интерпретацию данных. Одно из возможных объяснений состоит в том, что магнитный материал является естественным, природным загрязнением (в противоположность загрязнениям, вносимым при препарировании и анализах). Гэскин (Gaskin, 1982) обнаружил большое разнообразие тяжелых металлов в тканях китообразных. Некоторые из них, разумеется, вовлечены в метаболические процессы, например железо гемоглобина. Другие металлы, например ртуть, являются ядами, поступающими извне. Не исключено, что по крайней мере часть магнитного материала – это продукт патологических процессов, протекающих в тканях китообразных.

Магнетит может способствовать сохранению жесткости структур. Известно, например, что он повышает твердость зубцов хитонов (Kirschvink, Lowenstam, 1979). Мозговая оболочка взрослых китообразных в

различных областях заметно окостеневает. Если это избирательное уплотнение необходимо для обеспечения жесткости мозговой оболочки, магнетит мог бы вносить вклад в этот процесс. В работе Конли (Conley, 1969) перечислены разнообразные слабые магнитные эффекты в биологических системах, включая ускорение роста парамеций, изменение двигательной активности воробьев, уменьшение ферментативной активности, бесплодие, снижение продолжительности жизни и гиперфагию у мышей. Известно о влиянии магнитных полей на циркадианные ритмы (Brown, 1964; Brown et al., 1970). Совершенно очевидно, что потенциальные функции магнитного материала в биологических системах существенно шире, чем это входит в компетенцию настоящего исследования. Исчерпывающее понимание функций магнитного материала у китообразных требует значительно более развернутых работ.

Благодарности. Эта работа частично была обеспечена ассигнованием Национального научного фонда (BNS-8109653) и Морского гранта (NA 79AA-D-00085) Луи М. Герману. Линда Джонс (Национальная лаборатория морских млекопитающих, Сиэтл, Вашингтон) и Билл Джилмартин (Национальная служба морского рыболовства, Гонолулу, Гавайи) предоставили образцы и обеспечили условия для препарирования. Сэм Риджуэй и Пит Шредер (Военно-морской центр океанских систем) помогли при анатомировании горбатого кита. Условия для проведения исследований поведения были обеспечены в Лаборатории морских млекопитающих в Кевало Бэйсин (Гавайский университет). Авторы признательны Эндрю Э. Дайзону и Джозефу Л. Киршвинку за потраченное ими время и передачу ценного опыта при проведении многих этапов настоящего исследования. Луи М. Герман внес ряд полезных предложений по поводу лабораторных экспериментов. Исследования поведенческих реакций были проведены с неоценимой помощью студентов Гавайского университета, в число которых входили Терри Арнон, Сэйворд Эйри, Каролин Борден, Паула Борден, Дебби Чинг, Боб Киснерос, Элли Форрест, Барбара Нэй, Джейн Осуми, Кэти Собон; Эми Сузуки и Джейсон Йошид. Брук Дж. Бейс сделал рисунок. Джейн Руш, Барбара Кьюлджис и К. Скотт Бэйкер помогали при составлении обзора литературы и подготовке рукописи. Мишель Уокер рецензировал рукопись. Мы хотим поблагодарить всех перечисленных за сочувствие и поддержку нашей работы.

Литература

Baker C.S., Herman L.M. (1981). Migration and local movement of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) through Hawaiian waters, Can. J. Zool., **59**, 460–469.

Baker C.S., Herman L.M., Bays B.G., Stifel W.F., 1982. The impact of vessel traffic on the behavior of humpback whales in southeast Alaska, Unpublished report to the National Marine Fisheries Services.

Baker C.S., Herman L.M., Perry A., Lawton W.S., Straley J., 1985. Population

characteristics of summer and late-season humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in south-eastern Alaska, Marine Mammal Science, Vol. 4, No. 1.

Baker R. R., 1978. The Evolutionary Ecology of Animal Migration, Holmes and Meier, New York.

Bookman M. A., 1978. Sensitivity of the homing pigeon to an earth-strenght magnetic field. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds), Springer-Verlag, Berlin, pp. 127–134.

Brown F. A., Jr., 1964. A unifield theory for biological rhythms. In: Circadian Clocks (J. Aschoff, ed.), North-Holland, Amsterdam, pp. 231–261.

Brown F. A., Hastings J. W., Palmer J. D., 1970. The Biological Clock, Academic Press, New York.

Busnel R.-G., Dziedzic A., 1966. Acoustic signals of the pilot whale *Globicephala melaena* and the porpoises *Delphinus delphis* and *Phocoena phocoena.* In: Whales, Dolphins, and Porpoises (K. S. Norris, ed.), University of California Press, Berkeley, pp. 607–646.

Cicowski S. (1981). Interacting vs. non-interacting single domain behavior in natural and synthetic samples, Phys. Earth Planet Inter., **26**, 56–62.

Conley C. C., 1969. Effects of near-zero magnetic fields on biological systems. In: Biological Effects of Magnetic Fields (M. F. Barnothy, ed.), Plenum Press, New York, pp. 29–51.

Darling J. D., Jurasz C. M., 1983. Migratory destinations of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). In: Communication and Behavior of Whales (R. Payne, ed.), Westview Press, Boulder, pp. 359–368.

Darling J. D. McSweeny D. J., 1983. Observations on the migrations of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*), In: Roceedings of the 5th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals Abstracts, p. 21.

Dawbin W. H. (1956). The migrations of humpback which pass the New Zealand coast, Trans. R. Soc. N. Z., **84**, 147–196.

Dawbin W. H. 1966. The seasonal migratory cucle of humpback whales. In: Whales, Dolphins, and Porpoises (K. S. Norris, ed.), University of California Press, Berkeley, pp. 145–170.

de Lorge J., Marr M. J., 1974. Operant methods assessing the effects of elf electromagnetic fields. In: ELF and VLF Electromagnetic Field Effects (M. A. Persinger, ed.), Plenum Press, New York, pp. 145–175.

Dunlop D. J., West G. F. (1969). An experimental evaluation of single domain theories, Rev. Geophys., **7**, 709–757.

Evans W. E. (1971). Orientation behavior of delphinids: Radio telemetric studies, Ann. N. Y. Acad. Sci., **188**, 142–160.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355–1356.

Gaskin D. E., 1982. The Ecology of Whales and Dolphins, Heinemann, London.

Geraci J. B., St. Aubin D. J., 1979. Biology of Marine Mammals: Insights Through Strandings, Report No. MMC-77/13, U. S. Marine Mammal Commission.

Gilmore R. M. (1960). Census and migration of the California gray whale, Nor, Hyalfangst.-Tid., **49**, 409–431.

Goree W. S., Fuller M. (1976). Magnetometers usign RF-driven Squids and their applications in rock magnetism and paleomagnetism, Rev. Geophys. Space Phys., **14**, 591–608.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Herman L. M., 1980. Cognitive characteristics of dolphins. In: Cetacean Behavior (L. M. Herman, ed.), Wiley, New York, pp. 319–429.

Hinde R. A., Stevenson-Hinde J., 1973. Constraints on Learning, Academic Press, New York.

Kalmijn A. J., 1978. Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 347–353.

Keeton W. T. (1974). The orientational and navigational basis of homing in birds, Adv. Study Bahav., **5**, 47–132.

Kinne O., 1975. Orientation in space: Animals, mammals. In: Marine Ecology, Vol. II, Part 2 (O. Kinne, ed.), Wiley, New York, pp. 709–916.

Kischvink J. L., 1981. Biogenic magnetite (Fe_3O_4): A ferrimagnetic mineral in bacteria, animals, and man. In: Ferrites, Proceedings of the International Conference, Japan, 1980, pp. 135–137.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biologic magnetite as a basis for magnetic-field detection in animals, BioSystems, **13**, 181–201.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet, Sci. Lett., **44**, 193–204.

Kirschvink J. L., Westphal J. A., Dizon A. E. (1984). Cetacean strandings along the North American Atlantic coast: Evidence for a geomagnetic influence on pelagic navigation, EOS, Transactions of the American Geophysical Union, San Francisco, Abstract, **65**, 865.

Klinowska M. Strandings and behaviour. In: Research on Dolphins (M. M. Bryden and R. J. Harrison, eds.), Oxford University Press, London, in press.

Kobayashi K., Fuller M. (1968). Stable remanence and memory of multidomain materials with special reference to magnetite, Philis. Mag., **18**, 601–624.

Levi S., Merrill R. T. (1978). Properties of single-domain, pseudo-single domain, and multi-domain magnetite, J. Geophys. Res., **83**, 309–323.

Lowrie W., Fuller M. (1971). On the alternating field demagnetization characteristics of multi-domain thermoremanent magnetization in magnetite, J. Geophys. Res., **76**, 6339–6349.

Madsen C. J., Herman L. M., 1980. Social and ecological correlates of cetacean vision and visual appearance. In: Cetacean Behavior (L. M. Herman, ed.), Wiley, New York, pp. 101–147.

Mayaud P. N., 1980. Derivation meaning and use of geomagnetic indices, Geophysical Monograph 22, American Geophysical Union, Washington, D. C.

Millen J. W., Wollam D. H. M., 1962. The Anatomy of Cerebrospinal Fluid, Oxford University Press, London.

Morgane P. J., Jacobs M. S., 1972. Comparative anatomy of the cetacean nervous system. In: Functional Anatomy of Marine Mammals (R. J. Harrison, ed.), Academic Press, New York, pp. 117–244.

Nishiwaki M. (1960). Ryukyuan humpback whaling in 1960, Sci. Rep. Whales Res. Inst., **15**, 1–15.

Ossenkopp K.-P., Barbeito R. (1978). Bird orientation and the geomagnetic field: A review, Neurosci. Biobehav. Rev., **2**, 255–270.

Phillips J. B. (1977). Use of the earth's magnetic field by orienting cave salamanders (*Eurycea lucifuga*), J. Comp. Physiol., **121**, 273–288.

Phillips J. B., Abler K., 1978. Directional and discriminatory responses of salamanders to weak magnetic fields. In: Animal Migration Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 325–333.

Pike G. C. (962). Migration and feeding of the gray whale (*Eschrichtus gibbosus*), J. Fish. Res. Board. Can., **19**, 815–838.

Pilleri G., Knuckey J. (1968). The distribution, navigation, and orientation by the sun of *Delphinus delphis* L. in the western Mediterranean, Enperientia, **24**, 394–396.

Reille A. (1968). Essai de mise en evidence d'une sensibilite du pigeon au champ magnetigue a l'aide d'un conditionement nociceptif, J. Physiol. (Paris), **60**, 85–92.

Seligman M. E. P., Hager J. L., 1972. Biological Boundaries of Learning, Appleton–Century–Crofts, New York.

Sheppard A. R., Eisenbud M., 1977. Biological Effects of Electric and Magnetic Fields of Extremely Low Freguency, New York University Press, New York.

Shettleworth S. J. (1972). Constraints on learning, Study Behav., **4**, 1–68.

Teitelbaum P., 1966. The use of operant methods in the assessment and control of

mativational state. In: Operant Behavior: Areas of Research and Application (W. K. Honig, ed.), Appleton – Century – Crofts, New York, pp. 565–608.

Vrba J., Fife A. A., Burbank M. B., Weinberg H., Brickett P. A. (1982). Spatial discrimination in Squid gradiometers and 3rd order gradiometer performance, Can. J. Phys., **60**, 1060–1073.

Walcott C., Green R. P. (1974). Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field, Science, **184**, 180–182.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L. (1979). Pigeon have magnets, Science, **205**, 1027–1028.

Whitehead H., Silver R., Harcourt P. (1982). The migration of humpback whales along the north-east coast of Newfoundland, Can. J. Zool., **60**, 2173–2179.

Wiltschko W., 1978. Further analysis of the magnetic compass of migratory birds. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 302–310.

Yorke E. D. (1979). A possible magnetic transducer in birds, J. Theor. Biol., **77**, 101–105.

Yorke E. D. (1981). Sensitivity of pigeons to small magnetic-field variations, J. Theor. Biol., **89**, 533–537.

Zoeger J., Dunn J. R., Fuller M., (1981). Magnetic material in the head of the common Pacific dolphin, Science, **205**, 1027–1028.

Глава 25
МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ И ПОИСКИ МАГНИТНОГО МАТЕРИАЛА У ГРЫЗУНОВ

Дженис Г. Мазер[1]

1. Введение

Влияние магнитных полей на мелких млекопитающих, особенно на грызунов, изучалось в последние 30 лет. Ранние исследования имели своей целью выяснить влияние аномальных магнитных условий на биологию млекопитающих, чтобы оценить фактор риска для людей определенных профессий. Поэтому было проведено немало опытов, в которых лабораторных грызунов помещали в магнитные поля, гораздо более сильные или более слабые, чем магнитное поле Земли, чтобы установить, повлияет ли это на их физиологию и поведение.

Позже исследования на грызунах стали развиваться в двух направлениях: помимо самого факта влияния этих полей начали изучать вопрос о специфической *магниторецепции*. Новейшие работы, в частности, посвящены исследованию способности диких и лабораторных грызунов извлекать из геомагнитного поля компасную информацию, поэтому животных подвергали воздействию магнитной среды, более близкой к естественной. Изучение ориентации по магнитному полю породило новое направление исследований – поиск сенсорных механизмов, которые дают возможность грызунам обнаруживать магнитные поля[2].

2. Влияние магнитных полей на физиологические процессы

В последние десятилетия проведено много исследований, касающихся влияния магнитных полей на физиологию и поведение грызунов (обзоры Barnothy, 1964, 1969; Ketchen et al., 1978). Применялись магнитные поля,

---

[1] *Janice G. Mather*, Department of Zoology, University of Manchester, Manchester M13 9PL., *United Kingdom, Current address:* Zoologocal Laboratory, Institute of Zoology and Zoophysiology, University of Aarhus, Denmark.

[2] Поскольку литература по влиянию магнитных полей на организм очень велика, ссылки на работы, выполненные на других (помимо грызунов) животных, приводятся лишь в разд. 4, посвященном поискам магниторецепторов.

величина которых варьировала от менее чем 0,5 Гс (такие поля создавали с помощью катушек Гельмгольца в магнитоэкранированных камерах) до 9000 Гс (генерируемых обычно электромагнитами или постоянными магнитами), а время воздействия поля составляло от нескольких минут до нескольких лет. Эксперименты ставились на многих грызунах, главным образом на лабораторных мышах *Mus musculus*, лабораторных крысах *Rattus norvegicus* и золотистых хомячках *Masocricetus auratus*.

Описаны разнообразные физиологические и связанные с ними поведенческие эффекты, вызываемые сильными (400–9000 Гс) магнитными полями. Резюмируя, можно сказать, что обнаружено действие этих полей на центральную нервную систему, костный мозг, кору надпочечников, селезенку, печень, почки, кровь и мочу, а также неблагоприятное влияние на частоту зачатий, эмбриональное развитие, морфологию яичников. Наряду с этим описано увеличение продолжительности жизни, общей активности и аппетита, снижение скорости старения, веса тела и агрессивности, более медленное заживление ран. Сильные магнитные поля, по-видимому, увеличивают частоту отторжения раковых трансплантатов у грызунов. Физиологические эффекты полей, близких к геомагнитному (около 0,5–1 мГс), включают гиперплазию тканей, ослабление ферментативной активности, уменьшение продолжительности жизни и плодовитости. Слабые магнитные поля, по-видимому, вызывают и поведенческие изменения, например наклонность к лежачей позе лапами вверх и каннибализму.

В целом эксперименты с очень сильными и очень слабыми магнитными полями указывают на то, что биологический эффект поля проявляется не сразу; видимо, нужно, чтобы животное в течение некоторого времени постоянно находилось в магнитном поле. Возможные механизмы влияния магнитных полей на физиологические процессы (например, на структуру, скорость диффузии или окисления некоторых молекул) рассмотрены в обзоре Barnothy, 1969.

3. Магниторецепция

Накоплено немало данных, указывающих на то, что помимо прямого влияния на физиологические процессы магнитные поля действительно могут восприниматься грызунами. Такого рода способность к магниторецепции означает прямое или косвенное влияние магнитного поля на центральную нервную систему животного. Данные о магниторецепции у грызунов получены в результате исследований, где изучались общеповеденческие ответы на магнитное поле и специфические реакции, связанные с извлечением информации компасного характера.

3.1. Чувствительность к магнитным полям

При исследовании реакций на магнитные поля, не обязательно использующих информацию о направлении, обычно остается неясным меха-

низм влияния магнитного поля на поведение животного. Например, активность монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) в качающейся клетке, по-видимому, коррелирует с изменением горизонтальной составляющей геомагнитного поля (Stutz, 1971, 1972). Эта корреляция может быть связана с тем, что животное воспринимает магнитное поле и в соответствии с этим изменяет уровень своей активности; однако не исключено, что этот эффект связан с влиянием окружающего поля на какие-то физиологические процессы, например на работоспособность мышечной системы. Эксперименты, в которых животное может само выбирать обстановку с сильным или слабым магнитным полем, более четко свидетельствуют о наличии магниторецепторных способностей. Например, при исследовании влияния постоянного магнитного поля 1100 Гс на общую активность и потребление пищи и воды годовалых швейцарских мышей-самок помещали на 22 ч в защищенную от света Т-образную камеру, у одного конца которой находился постоянный магнит, а у другого – «ложный магнит». Мыши в условиях свободного поведения обнаруживали тенденцию к повышенной активности и повышенному потреблению пищи и воды, когда находились в сильном магнитном поле, но больше времени проводили в области слабого поля (Russel, Hedrick, 1969).

Сходные данные о предпочтении слабых магнитных полей были недавно получены мною в предварительных опытах на европейских лесных мышах, *Apodemus sylvaticus* (Mather, неопубликованные данные). Это исследование проводилось в лабораторных условиях на животных, выращенных в лаборатории. Методика была довольно простой. Использовалась камера из оргстекла в форме креста (рис. 25.1); в каждом из ее боковых отсеков находилось колесо для бега, к которому были прикреплены два механических счетчика: один для регистрации числа оборотов по часовой стрелке, другой в противоположном направлении. Снаружи под каждым из трех колес помещали латунный брусок, а под четвертым колесом – магнитный (индукция магнитного поля около полюса 130 Гс). Длинные оси брусков и боковых отсеков камеры совпадали, и северный полюс магнита всегда был направлен от центра камеры. Все бруски были завернуты в полиэтиленовую пленку, чтобы исключить возможные различия в запахе. Таким образом, животное, бегающее в колесе над латунным бруском, находилось в условиях нормального магнитного поля, т. е. 0,5 Гс, а в колесе над магнитным бруском оказывалось в более сильном магнитном поле порядка 14 Гс (таково было поле на расстоянии 3 см от центра магнита). Все устройство помещали внутри непрозрачного пластмассового экрана и закрывали его сверху, чтобы исключить или ограничить влияние зрительных и обонятельных ориентиров. При переносе животного в экспериментальное помещение мы старались лишить его возможности ориентироваться по дороге, чтобы уменьшить вероятность влияния тенденции к хомингу на двигательную активность. Каждую мышь переносили в алюминиевом контейнере, покрытом черной полиэтиленовой пленкой, причем контейнер несли довольно слож-

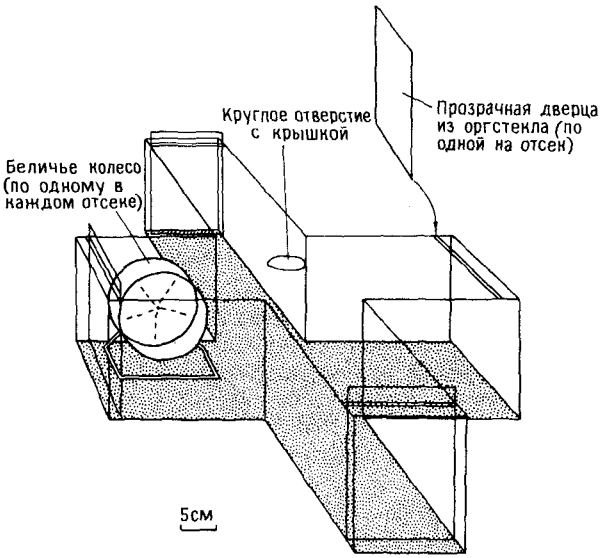


Рис. 25.1. Ориентационная клетка, используемая в опытах с перемещением грызунов. Устройство состоит из камеры в форме креста с прозрачными стенками и крышей, изготовленными из оргстекла, а также с непрозрачным полом. В каждом из четырех боковых отсеков имеется беличье колесо диаметром 13 см, в котором животное может бегать и которое отчасти служит ему укрытием. В концах отсеков находятся дверцы, сделанные из прозрачного материала (в опытах по магнитной ориентации) или из алюминиевой сетки (в опытах по другим видам ориентации). Направление боковых отсеков совпадало с направлениями на геомагнитные север, юг, запад, восток. Животное входило в клетку через отверстие в центре крыши. В круглосуточных опытах в центре клетки находилась круглая коробка, гнездо с материалом для устройства ночлега и пищей; прямо над гнездом находилась бутылка с водой; пол был покрыт опилками. Все запасы обновлялись перед каждым опытом. (Mather, Baker, 1980.)

ным путем, преодолевая расстояние в 50 м и четыре лестничных марша; таким образом, животные не могли получить достаточной информации о направлении во время этого «путешествия». Кроме того, в начале и конце рейса контейнер с животным трижды поворачивали на 360°. Как только мышь оказывалась внутри экспериментального экрана, ей позволяли войти в крестообразную камеру, где она оставалась в течение 15 ч. На следующее утро снимали показания счетчиков, определяя число оборотов колеса в каждом из отсеков в том и другом направлении. Ориентация камеры в ходе исследования не менялась, но магнитный брусок перемещали в направлении часовой стрелки к соседнему отсеку перед каждым опытом на новом животном. При этом учитывались следующие факторы: расположение клетки, в которой обычно находится животное, и некоторые особенности помещения; возможное существова-

ние предпочитаемого компасного направления; возможное влияние запаха предыдущего участника опыта; небольшие различия в отдельных боковых отсеках или расположенных в них колесах.

Для каждого животного определяли общее число оборотов каждого колеса и таким путем устанавливали «ранг» колеса. Оказалось, что колеса, располагавшиеся над латунными брусками, были предпочтительнее колеса над магнитным бруском. Ни у одного из восьми животных максимальный уровень активности не наблюдался в колесе, находившемся над магнитом; более того, у шести из восьми животных двигательная активность в «магнитном» колесе была минимальной (в этом случае $P < 0{,}01$, биномиальный тест; см. Siegel, 1956). Эта тенденция избегать колесо, расположенное в сильном магнитном поле, проявилась и тогда, когда рассчитывали средний вектор двигательной активности *из общего ее уровня на каждый боковой отсек* (рис. 25.2, *А*). Кроме

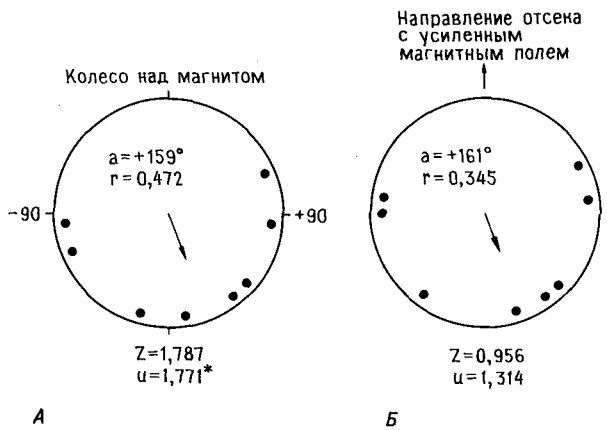


Рис. 25.2. Влияние сильного магнитного поля на двигательную активность лесных мышей в беличьем колесе. Каждое животное помещали в крестообразную камеру, и оно могло бегать в колесе, расположенном в том или ином отсеке. Опыты проведены на 9 мышах (4 самца, 5 самок), на каждой поставлен один опыт; опыты на животных разного пола чередовались друг с другом. Одна самка не бегала в колесе. *А*. Влияние магнитного бруска, расположенного под одним из боковых отсеков, на выбор колеса животным. Каждая точка – средний угол ориентации вектора двигательной активности в колесе, вычисленный для данной особи исходя из общего числа оборотов колеса в каждом отсеке (углы измерялись относительно отдела с усиленным магнитным полем). *Б*. Влияние магнитного бруска на предпочитаемую ориентацию двигательной активности в колесе. Каждая точка – средний угол ориентации двигательной активности в колесе, вычисленный для данной особи исходя из общего числа оборотов в каждом из четырех главных компасных направлений, в каком бы отделе ни находилось колесо (углы измерялись относительно отдела с более сильным полем). Стрелки – групповые средние векторы 2-го порядка. Для оценки неоднородности распределения использовался z-критерий Рэлея, а для определения значимости компоненты в данном направлении – V-критерий, статистика *u*. Весь статистический анализ проводился в соответствии с работой Batchelet, 1981.

того, если определять средний вектор из направлений вращения колеса независимо от отсека, то оказывается, что мыши, по-видимому, предпочитают направление *от* источника «магнитной аномалии», хотя эта тенденция статистически недостоверна (рис. 25.2, *Б*).

Тенденция к избеганию сильного магнитного поля в ситуации с выбором одной из четырех возможностей, по-видимому, была подтверждена и в другом исследовании. Сообщают, что лабораторные крысы, помещенные на 3 мин в лабиринт с четырьмя ветвями, проявляли тенденцию к ориентации в направлении от отсека с более сильным магнитным полем (Chafetz, 1982, неопубликованные данные).

Описанное выше снижение двигательной активности в условиях сильного магнитного поля, наблюдавшееся у лесных мышей, находится в противоречии с данными о высоком уровне активности лабораторных мышей в тех же условиях (Russel, Hedrick, 1969). Это различие почти наверняка связано с методикой регистрации двигательной активности – при помощи беличьего колеса или фотоэлемента соответственно. Эти два метода часто дают разные результаты и при изучении влияния многих других факторов, поскольку отражают разные формы поведения. Если фотоэлемент регистрирует общую подвижность животных, то их бег в колесе, как недавно показано, отражает, по-видимому, «миграционное беспокойство», сходное с наблюдаемым у перелетных птиц, находящихся в клетке (Mather, 1981a, b).

Следует отметить, что миграционное поведение часто связано с использованием компасной информации, особенно если животное оказывается в незнакомой местности. Можно ожидать, что любое животное, использующее геомагнитный компас, будет избегать магнитных аномалий, поскольку они, вероятно, нарушают магниторецепторную функцию. Возможно, этим отчасти и объясняется стремление грызунов избегать сильных магнитных полей.

3.2. Использование геомагнитного поля для получения компасной информации

Способность определять направление давала бы особые преимущества всякому животному, у которого на каком-то этапе жизни возникает потребность перемещаться в определенном направлении (ориентация) или в определенное место (навигация). Сейчас известно, что многие виды животных обладают такой способностью, причем информацию о направлении они извлекают из различных источников, в том числе и из магнитного поля Земли.

Как в полевых, так и в лабораторных исследованиях было показано, что у некоторых видов грызунов имеется чувство направления. В полевых опытах обычно используют то обстоятельство, что мелкие млекопитающие проводят большую часть времени на относительно небольшом участке – «домашней зоне», куда они и возвращаются после

вылазок для поиска пищи. Например, в опытах с возвращением домой (хоминговое поведение), в которых животных отлавливают, переносят в разных направлениях и на разное расстояние, выпускают, а затем повторно ловят в прежнем месте, установлено, что грызуны способны возвращаться в определенное место (Bovet, 1978). Такое возвращение – не результат случайного разбегания животных по всем направлениям от места, где их выпустили; здесь действует какого-то рода навигационный механизм. Это показывают опыты, в которых грызунов переносили в специальной «ориентационной» клетке и в ней же оставляли на новом месте; оказалось, что еще внутри клетки они могут ориентироваться по направлению к дому (Lindenlaub, 1955, 1960; Bovel, 1960; Mather, Baker, 1980, 1981). В такой клетке можно выявлять предпочитаемое животным направление по частоте передвижения в определенную сторону или по времени пребывания в соответствующем участке клетки.

Для четкого выявления навигационной способности требуется тестирование ориентационных ответов животного по отношению к цели, расположенной в одном из четырех компасных квадрантов. Такого рода исследование проведено в полевых условиях на трех видах диких грызунов: на европейской лесной мыши *Apodemus sylvaticus,* желтогорлой мыши *A. flavicollis* и рыжей полевке *Clethrionomys glareolus* (Mather, Baker, 1980). После поимки с помощью ловушки Лонгуорта каждое животное переносили в определенное место, обращая особое внимание на то, чтобы уменьшить возможность использования зрительных и обонятельных ориентиров, а затем испытывали его в крестообразной ориентационной клетке из прозрачного оргстекла (рис. 25.1). Каждая проба занимала 4 мин; путем наблюдения определяли время, проводимое животным в каждом из четырех отсеков. Испытание каждой особи повторяли обычно четыре раза на разных расстояниях (до 200 м) от места поимки в местах, расположенных в разных компасных направлениях. В опытах с перемещением диких грызунов предполагалось, что их нора находится поблизости от того места, где они попались в ловушку, поэтому в процессе ориентации это место рассматривалось как цель.

Анализ поведения животных в ориентационной клетке показал, что они могут ориентироваться по направлению к своей норе после перемещения на 6–80 м. Из рис 25.3 видно, что дирекциональные предпочтения разных компасных секторов по отношению к месту поимки неоднородны (z-критерий), причем неслучайная компонента направлена именно к этому месту (V-критерий). Более того, для трех (из четырех) секторов средний вектор направлен в сторону места поимки (т. е. это направление находится внутри 95%-ного доверительного интервала вокруг среднего угла); при перемещении животных в западном направлении имеется лишь тенденция к их ориентации на место поимки. Эти результаты убедительно свидетельствуют о способности грызунов к навигации.

После того как показано наличие навигационных способностей, следующим этапом должно быть исследование механизма ориентации на цель. Очевидно, что источниками информации о направлении могут

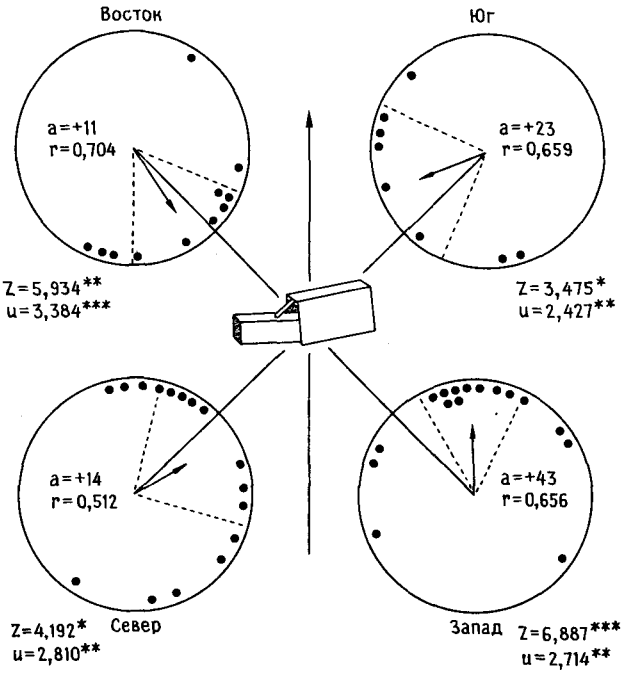


Рис. 25.3. Опыты по выявлению навигационной способности грызунов. Диких грызунов (19 особей), главным образом лесных мышей, переносили на некоторое расстояние и затем испытывали в ориентационной клетке. Суммированы результаты опытов, в которых производилось перемещение животного от места его поимки (при помощи ловушки) в четырех главных компасных направлениях. Каждая точка – средний угол ориентации отдельного животного, рассчитанный по времени, которое животное в течение 4 мин наблюдения проводило в каждом из боковых отсеков (углы измерялись относительно направления к месту поимки животного). Стрелки указывают средний (для четырех секторов) вектор, а штриховые линии – 95%-ный доверительный интервал. Статистические приемы те же, что в случае рис. 25.2. (Mather, Baker, 1980).

быть те или иные сигналы, получаемые как во время перемещения, так и в том месте, где оказалось животное.

Имеющиеся данные об ориентации на цель у лесных мышей позволяют предполагать, что важную информацию о направлении могут давать зрительные и, вероятно, обонятельные сигналы. Так, для ориентации после перемещения на сравнительно большие расстояния важны, по-видимому, хорошо выделяющиеся местные ориентиры, на что указывают наблюдения над скандинавскими леммингами *Lemmus lemmus* (Marsden, 1964); при перемещении на меньшие расстояния некоторую роль, возможно, играют инерциальные механизмы, судя по данным о монгольской песчанке *Meriones unguiculatus* (Mittelstaedt, Mittelstaedt, 1980).

Известно также, что грызуны могут использовать для ориентации компасные системы. Участие солнечного компаса в хоминге выявлено в полевых условиях у полевки *Microtus pennsylvanicus* (Fluharty et al., 1976) и суслика *Spermophilus tridecemlineatus* (Haigh, 1979), а в лабораторных условиях – у полевой мыши *Apodemus agrarius* (Lüters, Birukow, 1963).

Такие мелкие млекопитающие, как грызуны, могли бы, по-видимому, использовать как дополнительный источник компасной информации и геомагнитное поле: это было бы полезно для них по нескольким причинам. Многие грызуны живут в подземных норах и делают ходы под листовой подстилкой и растительностью. Кроме того, многие из них ведут преимущественно ночной образ жизни, и максимальный уровень исследовательской, пищедобывательной и репродуктивной активности приходится у них на темное время суток (Corbet, Southern, 1977; Mather, 1981a, b). В таких условиях животные лишь в малой степени могут использовать небесные и земные ориентиры. Кроме того, небесные ориентиры весьма непостоянны: они зависят от времени суток, месяца и года, не говоря уже о погодных условиях, например густой облачности. В связи с этим понятно, что для животного могла бы быть полезной и какая-то другая компасная система, основанная не на зрительных ориентирах.

О наличии магниторецепции у грызунов наиболее убедительно говорят данные об их способности извлекать дирекциональную информацию из окружающего магнитного поля. За последние три десятилетия в результате разнообразных исследований получено немало фактов, указывающих на возможную роль магнитного поля Земли в компасной ориентации этих животных.

Косвенное подтверждение наличия магнитного компаса у лесных мышей и землероек получено в исследовании, в котором животные обучались ориентироваться по отношению к странам света (Bovet, 1965). Обучение грызунов проводилось в радиальной восьмилучевой камере в отсутствие зрительных, слуховых и обонятельных ориентиров. Даже в этих условиях ограниченной информации животные могли распознавать определенные компасные направления, хотя природа используемых ориентиров осталась неясной. Сходные факты были получены при изучении способности золотистых хомячков находить довольно прямой путь к гнезду при возвращении туда с кормом (Etienne, 1980). Каждого хомячка подвергали испытанию на круговой арене, в центре которой находилась кормушка с пищей, а снаружи крепился гнездовой ящик, к которому можно было пройти через одну из 12 дверок, расположенных симметрично по периферии арены. Даже после пассивного переноса к кормушке и в отсутствие зрительных, слуховых и обонятельных сигналов (а также при вращении всей арены) большинство животных все же могло ориентироваться в привычном для них компасном направлении гнезда. Более того, если их испытывали на незнакомой арене, они выбирали направление, совпадающее с направлением к гнезду в обычных условиях. Автор полагает, что животные ориентировались по

некоему компасу, природу которого еще предстоит выяснить,– возможно, по геомагнитному полю.

Некоторые полевые исследования тоже, по-видимому, свидетельствуют в пользу гипотезы о магнитном компасе. Опыты с перемещением в случае нескольких видов диких грызунов (в основном лесной мыши и желтогорлой мыши) и землеройки, в которых использовали ориентационные клетки в виде кругового лабиринта, показали наличие хоминговой ориентации у животных, перенесенных на расстояние 2–3,7 км, несмотря на ограничение зрительной и обонятельной информации (Lindenlaub, 1955, 1960; Bovet, 1960). Сходным образом в опытах с перемещением лесных мышей и землероек (Mather, Baker, 1980) животные, испытанные до того, как они могли видеть окружающую обстановку, все же обнаруживали признаки ориентирования в направлении своей норы (Mather, 1981a).

Первое четкое указание на способность грызунов извлекать компасную информацию из магнитного поля было получено в недавних полевых исследованиях на европейской лесной мыши (Mather, Baker, 1981). В них была сделана попытка изменять контролируемым образом дирекциональные сигналы, доступные животному как во время перемещения, так и в месте его выпуска. В связи с этим применялись два вида клеток: транспортная клетка (рис. 25.4), позволявшая изменять магнитную, зрительную и обонятельную информацию во время переноса, и ориентационная клетка (рис. 25.1), снабженная непрозрачным экраном, дававшим возможность манипулировать зрительными и обонятельными сигналами в месте испытания. Устройство этого экрана было таково, что мышь могла видеть небо только прямо у себя над головой. Были проведены две серии опытов, включавшие три тестовые ситуации. В первой серии были две ситуации – контрольная и опытная, и в обоих случаях в месте испытания использовался непрозрачный экран. *Контрольная ситуация*: нормальное геомагнитное поле, а также ограничение зрительных и обонятельных сигналов во время перемещения животного и сохранение тех же условий в месте испытания. *Опытная ситуация*: инверсия (обращение) горизонтальной компоненты геомагнитного поля и ограничение зрительных и обонятельных сигналов во время перемещения и в месте испытания. Опытная и контрольная ситуация чередовались, повторяясь по два раза подряд каждая. Во второй серии, которую проводили после завершения первой, была единственная тестовая ситуация, причем экрана в месте испытания не было. В этом случае производилась инверсия горизонтальной компоненты геомагнитного поля и ограничивалась зрительная и обонятельная информация во время пути, а в месте испытания животное находилось в нормальном геомагнитном поле и имело относительно свободный доступ к зрительным и обонятельным сигналам. Между отдельными пробами в этой серии ориентационную клетку поворачивали на 90°.

Мышь вынимали из ловушки и давали ей войти в полупрозрачный туннель, диаметр которого можно было менять в соответствии с

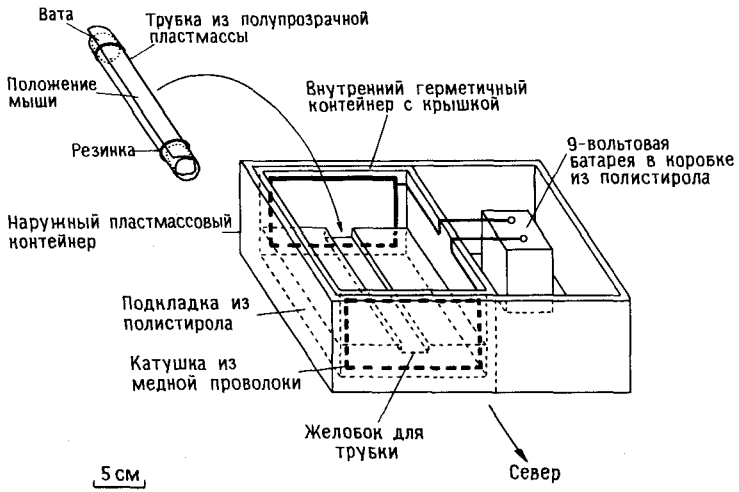


Рис. 25.4. Транспортная клетка, в которой осуществлялся контроль информации о направлении во время перемещения грызунов,– пластмассовый контейнер, который можно было герметически закрыть и полностью затемнить. Внутри контейнера находились две катушки (каждая из 100 витков изолированной медной проволоки 20-го калибра), соединенные последовательно с источником питания (9-вольтовая батарея). В этой цепи с сопротивлением 82 Ом протекал ток 65 мА, создававший между катушками магнитное поле 0,37 Гс. Если это поле было направлено противоположно горизонтальной составляющей магнитного поля Земли, равной 0,17 Гс, то результирующее поле 0,20 Гс имело горизонтальную составляющую, противоположную по направлению той же составляющей геомагнитного поля. Таким образом, если переносная клетка была ориентирована в направлении север–юг, горизонтальная составляющая поля внутри клетки могла быть повернута на 180°, так что стрелка компаса, показывавшая на север, начинала указывать на юг. Иными словами, при включении этой системы внутри клетки создавалось поле, почти зеркальное по отношению к локальному геомагнитному полю, с горизонтальной составляющей (H) 0,20 Гс, вертикальной (Z) 0,49 Гс, общей величиной (F) 0,52 Гс и магнитным наклонением (I) –68°. При выключенных катушках внутри клетки было нормальное геомагнитное поле, присущее данной широте (52°): $H = 0{,}17$ Гс; $Z = 0{,}45$ Гс; $F = 0{,}48$ Гс; $I = 69°$. (Mather, Baker, 1981.)

размерами животного. Туннель слегка ограничивал движения животного, так что во время перемещения оно должно было располагаться головой вперед и находиться в середине туннеля между боковыми катушками (рис. 25.4). Туннель с животным помещали внутрь транспортной клетки, недоступной для наружного воздуха благодаря герметичной крышке и защищенной от света черной полиэтиленовой пленкой. В зависимости от выбранной тестовой ситуации электромагнитные катушки могли быть соединены с источником питания; с этого момента транспортная клетка была ориентирована по направлению север–юг. После двухминутного периода адаптации животного клетку переносили на 40 м точно на север; в месте испытания находилась

ориентационная клетка, четыре боковых отсека которой были ориентированы по странам света. В месте испытания катушки могли быть выключены; при этом принимались специальные меры для того, чтобы мышь не могла определить положение солнца на небе в тот период, когда действовало искусственное магнитное поле. Животное находилось в транспортной клетке около 4 мин; затем туннель вместе с животным переносили в ориентационную клетку. В ней исследование тоже продолжалось 4 мин и при этом регистрировалось время, проведенное животным в каждом из четырех боковых отсеков (наблюдение велось через небольшие дырочки в экране); место, где животное было поймано, опять-таки рассматривалось как цель.

Результаты первой серии опытов (рис. 25.5) показывают четкую дихотомию предпочитаемого направления у контрольной и у экспериментальной групп животных, причем различие между средними углами составляет 117° и статистически значимо (критерий Уотсона, $U^2_{17,16} = 0{,}402$, $P<0{,}001$). Будучи перенесены в незнакомое место при нормальном геомагнитном поле и ограничении зрительных и обонятельных сигналов, мыши были способны ориентироваться в направлении своей норы (места поимки), хотя в месте испытания они по-прежнему были лишены зрительной и обонятельной информации. Когда, однако, мышей подвергали той же процедуре перемещения и испытания, за исключением инверсии (на 180°) геомагнитного поля во время их нахождения в транспортной клетке, средний вектор ориентации животных относительно места их поимки оказался смещенным на 131°. Ориентация этих экспериментальных животных имела неслучайную компоненту в направлении, противоположном расположению ловушки (V-критерий), хотя это направление и не полностью находилось внутри 95%-ного доверительного интервала (см. Aneshansley, Larkin, 1981). Наличие неслучайной компоненты в направлении, противоположном среднему углу ориентации контрольных животных, здесь не очевидно (V-критерий, $u = 1{,}298$, $P>0{,}05$). Неоднородность в ориентации экспериментальных животных наводит на мысль, что искусственно инвертированное во время перемещения магнитное поле не просто нарушает способность животного ориентироваться, а скорее вызывает сдвиг в оценке животным направления на свою нору. Это, вероятно, обусловлено ошибочным определением истинного направления перемещения, хотя возможно и другое (менее вероятное) объяснение – влияние кратковременного пребывания в измененном магнитном поле на навигацию животного в месте испытания. Как бы то ни было, значимое различие в направлении, предпочитаемом контрольными и опытными животными, говорит о том, что мыши могут использовать информацию о направлении, доставляемую магнитным полем, для ориентации на цель; таким образом, это различие можно считать убедительным свидетельством того, что грызуны способны к магниторецепции.

Результаты второй серии опытов (рис. 25.5) показывают, что мыши, находившиеся во время транспортировки в условиях инвертированного

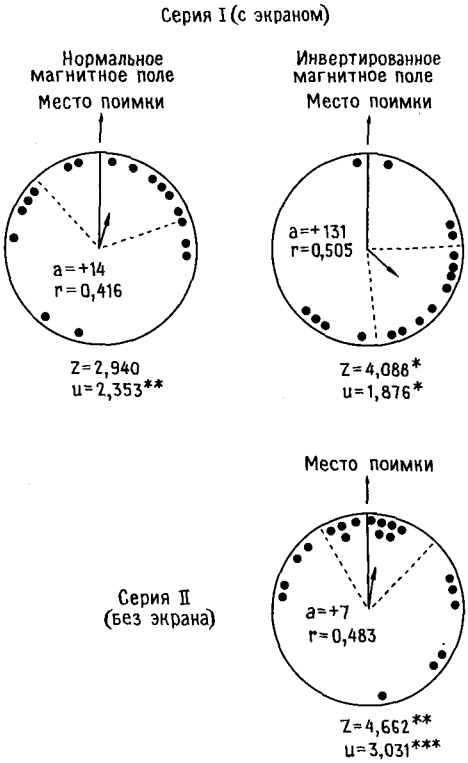


Рис. 25.5. Влияние магнитных условий во время транспортировки на ориентацию лесных мышей к цели. Животных перемещали на некоторое расстояние от места, где они попали в ловушку, а затем испытывали их в ориентационной клетке. Проведено две серии опытов, состоявшие из трех тестовых ситуаций (всего 53 опыта). В опытах участвовало 35 животных (25 самцов, 10 самок); в каждой ситуации животное использовалось не более одного раза. В серии I были две тестовые ситуации: контрольная (нормальное геомагнитное поле во время перемещения животного) и экспериментальная (инверсия магнитного поля в транспортной клетке). В обеих ситуациях доступ зрительных и обонятельных сигналов как во время пути, так и на месте испытания был ограничен. Серия II состояла из одной экспериментальной ситуации, в которую входили инверсия магнитного поля во время переноса и ограничение зрительных и обонятельных сигналов только по дороге, но не в месте испытания. Каждая точка – средний угол ориентации отдельного животного, рассчитанный исходя из времени, проведенного животным в каждом из боковых отсеков в течение 4-минутного периода наблюдения (углы измерялись относительно направления на ловушку). Стрелки указывают направление и величину среднего вектора, штриховые линии – границы 95%-ного доверительного интервала. Статистические приемы те же, что в случае рис. 25.2. V-критерий использовался относительно направления на ловушку в контрольных опытах первой серии и в опытах второй серии и относительно диаметрально противоположного направления в экспериментальной ситуации в первой серии. (Mather, Baker, 1981.)

магнитного поля и ограниченного доступа к зрительным и обонятельным сигналам, но имевшие возможность получать зрительную информацию в месте испытания, были способны ориентироваться в направлении места поимки (в отличие от экспериментальных животных первой серии). Средние углы ориентации у этих двух групп животных, находившихся во время перемещения в инвертированном магнитном поле, различались на 124°, т.е. статистически значимым образом (критерий Уотсона, $U^2_{20,16} = 0{,}273$, $P < 0{,}01$). Это означает, что магнитная информация, собранная по дороге, может быть пересмотрена в соответствии с топографическими ориентирами в месте испытания, если одни сигналы противоречат другим. Ориентация мышей, находившихся в ситуации «нормальное геомагнитное поле плюс экран» (первая серия, контроль), по-видимому, не отличалась от ориентации мышей в ситуации «инвертированное магнитное поле – отсутствие экрана» (вторая серия) (критерий Уотсона, $U^2_{20,17} = 0{,}063$, $P > 0{,}05$). Ни в одной из ситуаций не было обнаружено различий в ориентационной способности самцов и самок (серия I, контроль: $U^2_{11,6} = 0{,}094$, $P > 0{,}05$; серия I, опыт: $U^2_{12,4} = 0{,}092$, $P > 0{,}05$; серия II: $U^2_{15,5} = 0{,}085$, $P > 0{,}05$).

Проследив путь своего перемещения по окружающему магнитному полю, т.е. оценив траекторию движения относительно места поимки, лесные мыши должны были затем связать место расположения ловушки с направлением возвращения. Теоретически это может быть достигнуто при помощи компасных сигналов в месте испытания (таких, как солнце, поляризованный свет, геомагнитное поле) и/или топографических ориентиров, если они доступны. Например, можно было бы ожидать лучшей ориентации при солнечной погоде в сравнении с облачной, поскольку в первом случае имеются лучшие условия для преобразования геомагнитной информации в направление движения к цели. Чтобы выяснить, используются ли компасные сигналы в месте испытания, ориентацию лесных мышей анализировали с учетом солнечной или облачной погоды (рис. 25.6).

В первой серии (т.е. при наличии экрана) в солнечную погоду направления, предпочитаемые контрольными и опытными мышами, имели неслучайную компоненту, направленную на цель; при этом средние углы различались на 118°, и эта разница была статистически значимой (критерий Уотсона, $U^2_{10,10} = 0{,}296$, $P < 0{,}001$). В облачную погоду неслучайная компонента в ожидаемом направлении имелась только у контрольной группы, при этом разницы между обеими группами не обнаружено (критерий Уотсона, $U^2_{7,6} = 0{,}066$, $P > 0{,}05$), правда, величина выборки в этом случае была невелика. На основании этих данных можно думать, что имеет значение доступность небесного компаса в месте испытания; тем не менее сравнение ориентации контрольной группы животных в облачную и солнечную погоду не выявило достоверной разницы (критерий Уотсона, $U^2_{10,7} = 0{,}064$, $P > 0{,}05$); сходный результат получен и в экспериментальной группе (критерий Уотсона, $U^2_{10,6} = 0{,}055$, $P > 0{,}05$).

Во второй серии (без экрана) ориентация на место поимки наблю-

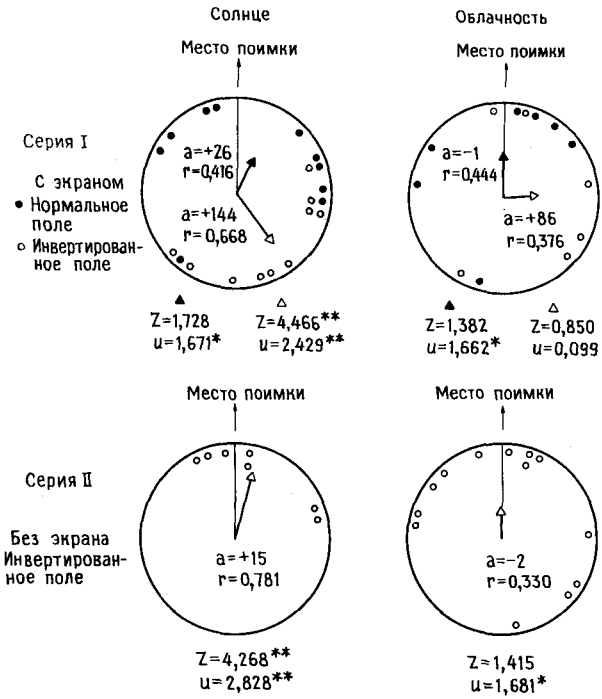


Рис. 25.6. Влияние погоды на ориентацию к цели у лесных мышей, находившихся в различных условиях во время перемещения. Результаты серий I и II, представленные на рис. 25.5, анализировались с учетом наличия или отсутствия солнца во время испытания. Каждая точка в серии I (черные точки – контроль, кружки – опыт) – средний угол ориентации отдельного животного, находившегося в течение 4 мин в ориентационной клетке (углы измерялись относительно направления на ловушку). Стрелками указаны средние векторы для разных тестовых ситуаций в солнечную и в облачную погоду. Статистические приемы те же, что и в случае рис. 25.2; *V*-критерий использовался так, как указано в подписи к рис. 25.5.

далась и в солнечную, и в облачную погоду, и, хотя в солнечную погоду она, по-видимому, была лучше, эта разница не достигала уровня значимости (критерий Уотсона, $U^2_{13,7} = 0{,}122$, $P > 0{,}05$). Вероятно, доступность топографических ориентиров в этой серии опытов уменьшает значение компасных сигналов для животного.

В целом кажется очевидным, что грызуны могут пользоваться геомагнитным компасом, но до сих пор не известно, используют ли они наклонение, как это показано у птиц (Wiltschko, Wiltschko, 1972), или же полярность магнитного поля, поскольку в описанных выше опытах при манипулировании горизонтальной составляющей поля менялись оба параметра.

В дальнейшем способность извлекать компасную информацию из магнитного поля изучалась в предварительных исследованиях по онтогенезу магнитного чувства у грызунов (Mather, 1981a; Mather et al., 1982). В этих лабораторных опытах использовались молодые золотистые хомячки, которым в начале исследования было 20–30 суток; предпочитаемое направление определяли в опытах с крестообразной ориентационной клеткой (рис. 25.1). В каждом из четырех боковых ее отсеков находилось беличье колесо, которое могло вращаться только в одном направлении – от центра клетки. С каждым колесом был соединен механический счетчик, регистрирующий число его оборотов. Внутри помещения создавалось слабое освещение при помощи лампы с красным светом. Ориентационную клетку помещали внутри двух катушек Гельмгольца (рис. 25.7), подключение которых вызывало инверсию горизонтальной составляющей магнитного поля в клетке. Все устройство экранировали светонепроницаемыми фанерными листами, покрытыми темным полиэтиленом, причем доступ внутрь осуществлялся через два перекрывающихся листа непосредственно над клеткой. Каждый опыт на отдельном хомячке состоял из восьми последовательных 10-минутных проб (т. е. всего длился 80 мин), при этом животное находилось или в нормальном (Н), или в инвертированном (И) магнитном поле. В опытах поочередно использовались две программы: И–Н–И–И–Н–И–Н–Н и Н–И–Н–Н–И–Н–И–И. Хомячка извлекали из клетки, в которой он жил, и переносили в небольшой картонной коробке в экспериментальную комнату (перемещение на 7 м и два поворота на 90°), где сажали в ориентационную клетку. Затем клетку закрывали от света и по описанной выше программе изменяли магнитное поле (или же не меняли его). Исследователь подходил к клетке в конце каждого 10-минутного периода, чтобы снять показания всех четырех счетчиков и, если нужно, включить или выключить электромагнитные катушки. Перед опытом на каждом следующем животном камеру поворачивали на 90°.

Средняя ориентация каждого хомячка, оцениваемая по его активности в беличьем колесе в условиях нормального и инвертированного магнитного поля, представлена на рис. 25.8, *А*. В нормальном поле средний вектор направлен в сторону клетки, в которой хомячок постоянно жил, хотя информация о направлении как во время переноса, так и в месте испытания была весьма ограниченной. В сходных экспериментальных условиях, но при инверсии магнитного поля в месте испытания вектор ориентации был смещен от направления к «дому», хотя неслучайная компонента в этом случае вообще не достоверна ни в направлении, отличающемся на 180° от направления к дому (V-критерий), ни в направлении, отличающемся на 180° от средней ориентации в нормальном поле (V-критерий, $u = 1{,}132$, $P > 0{,}05$). Хотя ориентационное поведение животных в этих двух ситуациях, по-видимому, различно, эта разница недостоверна (критерий Уотсона, $U^2_{15,15} = 0{,}142$, $P > 0{,}05$). Однако если определить угловое различие между средней ориентацией каждой особи в нормальном и инвертированном магнит-

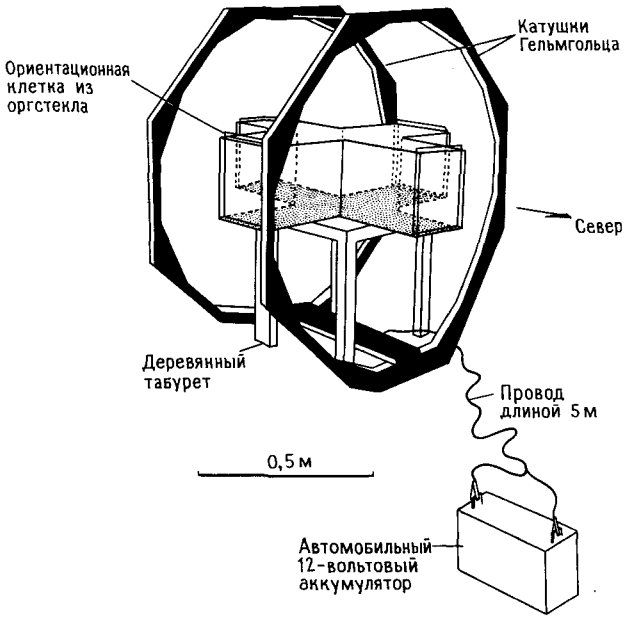


Рис. 25.7. Система катушек Гельмгольца, использованная для изменения магнитного поля в месте испытания животного. Ориентационная клетка располагалась на деревянном табурете внутри пары катушек Гельмгольца. Четыре боковых отсека клетки были ориентированы в направлении магнитных севера, юга, запада и востока, при этом катушки были расположены в плоскостях торцовых стенок южного и северного выступов. Каждая катушка состояла из 200 витков изолированной медной проволоки 40-го калибра, и обе они были последовательно соединены с 12-вольтовым автомобильным аккумулятором. При подключении (при помощи пятиметрового провода) к источнику питания между катушками создавалось горизонтальное магнитное поле 0,35 Гс, и если его направление было противоположно направлению горизонтальной составляющей геомагнитного поля в лаборатории, равного 0,17 Гс, то результирующее поле имело горизонтальную составляющую, равную 0,18 Гс и направленную в противоположную сторону по сравнению с нормальным полем. Другими словами, при включении катушек в ориентационной клетке создавалось поле, почти зеркальное по отношению к нормальному геомагнитному полю с горизонтальной составляющей (H) 0,18 Гс, вертикальной (Z) 0,43 Гс, общей величиной (F) 0,48 Гс и магнитным наклонением (I) $-67°$. При выключенных катушках магнитное поле в ориентационной клетке было таким же, как геомагнитное поле в лаборатории: $H = 0{,}17$ Гс; $Z = 0{,}43$ Гс; $F = 0{,}46$ Гс; $I = 68°$.

ных полях, то при группировке данных обнаруживается их бимодальное распределение (критерий Рао, $U = 199°$, $P < 0{,}01$); это означает, что некоторые животные реагировали на изменение магнитного поля, а другие – нет.

Далее был проведен анализ данных с учетом возраста животного. У хомячков в возрасте 20–25 сут наблюдалась беспорядочная ориентация как в нормальном ($a = +27°$; $r = 0{,}375$; $z = 0{,}845$, $P > 0{,}05$; $u = 1{,}158$,

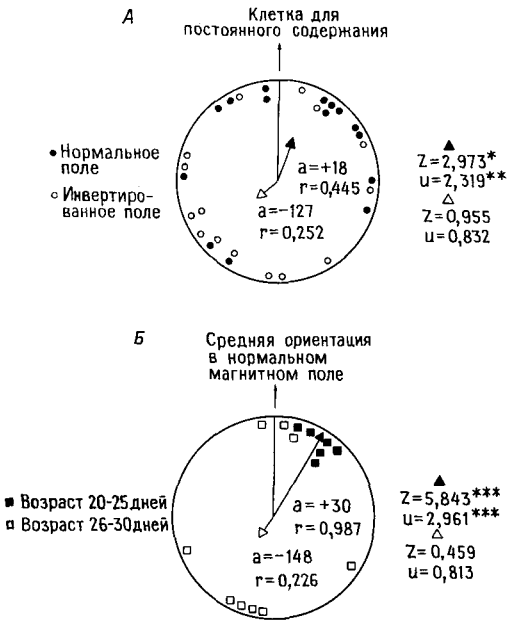


Рис. 25.8. Влияние параметров магнитного поля в месте испытания на ориентацию молодых золотистых хомячков. Хомячков (15 животных из трех пометов) переносили из их обычного помещения и испытывали в ориентационной клетке, которая находилась внутри катушек Гельмгольца и была окружена светонепроницаемым экраном. Каждый опыт состоял из восьми проб, в которых регистрировалась двигательная активность животного в беличьем колесе при нормальном и инвертированном магнитном поле. *А.* Ориентация двигательной активности в нормальном и инвертированном магнитном поле. Для каждого животного вычисляли средний угол ориентации за 10-минутный период, учитывая общее число оборотов колеса в каждом из боковых отсеков клетки в течение каждой из восьми 10-минутных проб. Затем, исходя из средних углов, вычисленных для каждой из восьми проб, находили два средних угла 2-го порядка – один для всех проб с нормальным полем и один для всех проб с измененным полем. Таким образом, каждой точкой представлен средний угол 2-го порядка, описывающий ориентацию двигательной активности отдельного животного в тех или других условиях. Углы измерялись относительно направления «к дому». Стрелки указывают направление и величину среднего вектора 3-го порядка для нормального и инвертированного магнитного поля. Статистический анализ проводился так же, как и в случае рис. 25.2, но на уровне 3-го порядка. *V*-критерий использовался относительно направления к «дому» в случае нормального магнитного поля и относительно диаметрально противоположного направления в случае инвертированного магнитного поля. *Б.* Угловая разность между средней ориентацией двигательной активности в условиях нормального и инвертированного магнитных полей. Каждая точка – угловая разность между средними 2-го порядка для ориентационной активности у одного и того же животного в нормальном и в инвертированном магнитных полях. Угловая разность выражена как положительное или отрицательное отклонение от средней ориентации в нормальном поле, принятой за нуль. Стрелки – средние векторы угловых разностей 2-го порядка для двух возрастных групп. Статистические приемы те же, что и в случае рис. 25.2, но на уровне 3-го порядка. *V*-критерий использовался по отношению к 0° для младшей возрастной группы и по отношению к 180° для старших детенышей.

$P>0{,}05$), так и в инвертированном магнитных полях ($a = +52°$; $r = 0{,}278$; $z = 0{,}464$, $P>0{,}05$; $u = -0{,}593$, $P>0{,}05$), и оба эти распределения не отличались друг от друга (критерий Уотсона, $U^2_{6,6} = 0{,}032$, $P>0{,}05$). Однако хомячки в возрасте 26–30 сут в нормальном поле ориентировались в направлении «дома» ($a = +13°$; $r = 0{,}497$; $z = 2{,}225$, $P>0{,}05$; $u = 2{,}055$, $P<0{,}05$), а при инверсии магнитного поля средний вектор ориентации ($a = -127°$, $r = 0{,}606$; $z = 0{,}303$, $P<0{,}05$), хотя и отклонялся на 180° от направления на «дом» ($u = 1{,}547$, $P>0{,}05$), но составлял 180° со средним вектором ориентации в нормальном поле ($u = 1{,}969$, $P<0{,}05$). Для этих животных большего возраста средняя групповая ориентация в нормальном и измененном магнитном поле различается на 140°, хотя разница в распределениях недостоверна (критерий Уотсона, $U^2_{9,9} = 0{,}147$, $P>0{,}05$). Однако если учесть возраст при анализе данных, для которых была выявлена бимодальность (рис. 25.8, *Б*), то становится очевидной и высокодостоверной разница в распределении для двух возрастных категорий (критерий Уотсона, $U^2_{9,6} = 0{,}311$, $P<0{,}001$).

Очень заманчиво объяснить эти результаты на основе гипотезы о том, что ориентационный ответ на магнитное поле меняется с возрастом и что лишь на определенной стадии онтогенеза хомячок приобретает способность извлекать из магнитного поля информацию о направлении. Такая задержка в появлении способности к магниторецепции у грызунов могла бы быть обусловлена физиологическими причинами, например неполным развитием сенсорных механизмов в раннем онтогенезе или тем, что животному нужно еще научиться пользоваться магнитным компасом. Однако, поскольку учет возрастных различий был сделан апостериорно, эти предположения могут быть лишь предварительными, пока не появятся более полные исследования.

4. Поиски магниторецептора

Влияние магнитных полей на ориентацию самых разных организмов, от бактерий до позвоночных, хорошо документировано (см. Kirschvink, 1983). Однако физиологическая основа магниторецепции, если не говорить о бактериях, остается неясной, хотя на этот счет и существуют различные гипотезы, например об оптическом резонансе, индукции, участии веществ с магнитными и суперпарамагнитными свойствами (обсуждение см. у Kirschvink, Gould, 1981). Биогенный магнетит непосредственно участвует в ориентационной реакции бактерий (Frankel et al., 1979), а последующее открытие магнитных включений у таких животных, которые определенно чувствительны к магнитному полю Земли, например у пчел (Gould et al., 1978) и почтовых голубей (Walcott et al., 1979), позволяет предположить, что сходный механизм имеется и у эукариот. Данные о способности грызунов к магниторецепции привели к поискам у них магниторецептора. Эти поиски шли по разным направ-

лениям, требующим применения магнитометрических, гистологических и нейрофизиологических методов.

4.1. Магнитометрические исследования

После того как в голове голубей был обнаружен магнетит (Walcott et al., 1979), я решила выяснить, имеются ли сходные включения в голове грызунов (Mather, Baker, 1981). Вначале я воспользовалась магнитометрическими методами с применением парастатического магнитометра. Были исследованы представители трех видов диких грызунов – европейской лесной мыши, полевки и домовой мыши (*Mus musculus*), причем все они были пойманы в полевых условиях домашними кошками и подвергнуты глубокому замораживанию (до трех месяцев). Перед магнитометрическим исследованием с головы снимали кожу с помощью стеклянных инструментов, чтобы предотвратить возможность загрязнения металлом, и заключали ее в деионизированный лед в небольшом пластмассовом контейнере (объем 10 $см^3$).

Вначале измеряли естественную остаточную намагниченность (NRM), обусловленную собственной преимущественной ориентацией отдельных магнитных частиц, а затем нормальную (изотермическую) остаточную намагниченность (IRM), позволяющую оценить суммарное количество магнитного материала. Перед измерением IRM образцы помещали в электромагнитное поле величиной 2000 Гс, чтобы весь магнитный материал, имеющийся в образце, ориентировать одинаковым образом; эту процедуру проводили непосредственно перед помещением образца в магнитометр, поскольку IRM довольно быстро исчезает. Результаты исследования головы различных грызунов представлены в табл. 25.1. NRM лишь у одного из 11 образцов значительно превышала средний фоновый уровень, тогда как IRM была значительно выше фонового уровня у 8 из 12 образцов. Средняя величина IRM (порядка $6 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ/г) примерно в пять раз превышала среднюю величину NRM. Эти результаты указывают на наличие магнитного материала в голове грызунов.

Пытаясь более точно определить локализацию магнитных отложений, в дальнейшем голову расчленяли при помощи стеклянных инструментов, помещали образцы ткани в поле 2000 Гс и измеряли IRM (табл. 25.1). Самый высокий уровень IRM – $5 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ/г – был обнаружен в переднедорсальной части головы. К сожалению, из-за неудобных инструментов для препарирования трудно было определить точную локализацию магнитного материала, хотя участок с высокой IRM, по-видимому, находился в районе обонятельной области вне мозга (удаление мозговой ткани мало сказывалось на результатах измерений).

Сходные значения IRM в голове диких мышей были получены и при более позднем магнитометрическом исследовании, в котором использовали сквид-магнитометр; при этом средняя SIRM для трех взрослых животных – одного самца и двух самок – составляла $2 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ/г

Таблица 25.1. Результаты исследования NRM и IRM головы грызунов и ее отдельных частей[1)]

		N	Средний магнитный момент × $\times 10^{-6}$, ед. СГСМ/г	Разброс
Контейнер				
пустой	NRM	4	0,63	0,28–1,05
со льдом	NRM	4	0,83	0,59–1,23
	IRM	4	0,96	0,51–1,45
Целая голова	NRM	11	1,33	0,29–7,81
	IRM	12	6,31	1,14–18,31
Препарированная голова				
череп	IRM	3	3,08	1,20–5,57
нижняя челюсть	IRM	7	0,75	0,43–1,64
Череп				
передняя часть	IRM	6	5,13	1,26–16,13
задняя часть	IRM	9	1,23	0,59–2,55
Передняя часть черепа				
передняя область	IRM	5	1,93	0,47–4,22
задняя область	IRM	5	0,82	0,27–2,01
дорсальная область	IRM	6	1,92	0,71–4,01
вентральная область	IRM	6	1,31	0,71–2,99

[1)] Были исследованы три вида диких грызунов (всего 12 животных). Значимыми считались величины, более чем вдвое превышающие средний уровень фона, который включал NRM или IRM пластмассового контейнера со льдом (Mather, Baker, 1981).

(Kirschvink, личное сообщение). Было проведено также магнитометрическое изучение *M. musculus* (линия Джексона) (Buchler, Wasilewski, 1982). Для этого трех самцов и двух самок в возрасте 2–3 мес препарировали (снимали кожу, удаляли пищеварительный тракт, отрезали конечности в локтевом и коленном суставах) при помощи неметаллических инструментов. При исследовании трупов (средний вес 5,5 г) при помощи сквид-магнитометра их средняя NRM составляла $6{,}8 \cdot 10^{-7}$ ед. СГСМ, а средняя SIRM $2{,}1 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ, т. е. в три раза больше.

Величина IRM для головы у грызунов была того же порядка, что и у других позвоночных, например голубей (Walcott et al., 1979) и дельфинов (Zoeger et al., 1981). Тот факт, что уровень IRM в тканях довольно высок и у диких, и у лабораторных грызунов, позволяет предполагать, что наличие значительных количеств магнитного материала присуще грызунам вообще.

Характер магнитного материала в голове грызунов изучали, анализируя спектр коэрцитивности магнитных частиц; эта работа проводилась совместно с Дж. Л. Киршвинком (Калифорнийский технологический институт). Спектр коэрцитивности определяют, чередуя намагничивание

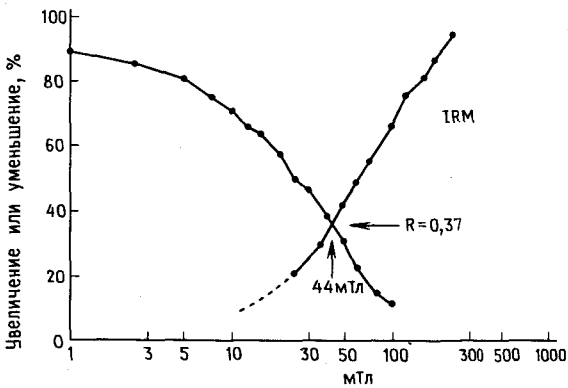


Рис. 25.9. Кривые размагничивания переменным током и приобретения IRM для головы лесной мыши. Представлены усредненные данные для трех взрослых мышей (один самец, две самки). Точка пересечения двух кривых дает величину коэрцитивной силы (44 мТл) и степень взаимодействия между гранулами ($R = 37\%$). Эти данные позволяют предположить умеренное взаимодействие между однодоменными кристаллами магнетита. (J. L. Kirschvink, личное сообщение.)

образца в постоянном поле и размагничивание в переменном; таким путем можно определить форму и размеры частиц, а также их доменную структуру (Kirschvink, 1983). Кривые намагничивания и размагничивания головы лесной мыши (средние величины для трех особей) представлены на рис. 25.9. Точка пересечения этих двух кривых дает величину коэрцитивной силы 44 мТл (440 Гс), и это позволяет предполагать, что магнитный материал представлен однодоменными частицами магнетита. Результаты измерения взаимодействия между частицами ($R = 37\%$) и асимметрия этих двух кривых указывают на значительную степень группировки магнитных частиц, вероятно в виде цепочек, аналогично тому, как это имеет место у бактерий, обладающих магнитотаксисом (Frankel et al., 1979), или же в виде небольших отдельных кластеров. Спектр коэрцитивности, близкий к описанному выше, получен и для тканей других позвоночных, например решетчатых костей лосося (Kirschvink, 1983).

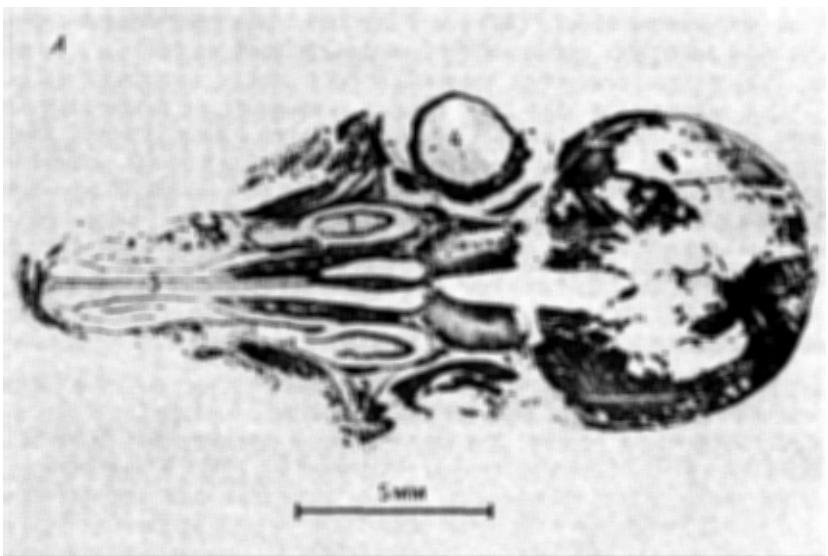
4.2. Гистологические исследования

Поскольку в магнитометрических исследованиях головы грызунов была определена только общая локализация магнитного материала в переднедорсальной части черепа, для более точной локализации были использованы гистологические методы (Mather et al., 1982). К настоящему времени таким путем исследованы четыре вида грызунов: европейские лесные мыши (молодые и взрослые животные, точный возраст которых не известен, так как они были пойманы кошками); лабораторные мыши

(возраст 10 дней); лабораторные крысы линий Брэттлборо (возраст 5 дней) и Лонг-Эванс (возраст 7 нед.); золотистые хомячки (взрослые, возраст 18 мес).

В подготовке образцов для гистологического исследования участвовал Джон Х. Кэннаф (Манчестерский университет). Целую голову вначале фиксировали в 5%-ном нейтральном формалине (не менее двух суток), заливали в стандартный воск и резали образцы при помощи салазочного микротома MSE. Срезы толщиной 12 мкм собирали при помощи чувствительной к давлению пленки, помещали на предметные стекла, покрытые альбумином Мейера, и сушили в течение 2 сут в термостате при 50°С. Пленку и адгезивный материал удаляли, погружая предметные стекла сначала в ацетон, а затем в хлороформ, и проводили срезы через ксилол и серию спиртов до дистиллированной воды. Срезы окрашивали на окисное железо при помощи берлинской лазури, для чего помещали образцы в теплый раствор из равных количеств 4%-ного ферроцианида калия и 4%-ной соляной кислоты [максимум на 10 мин в термостате при 60°С (Hutchison, 1953) или на 30 мин при комнатной температуре]. После этого срезы промывали в дистиллированной воде, обезвоживали в серии спиртов, слегка контрастировали в эозине, просветляли ксилолом и, наконец, заключали их в депекс. Для анализа срезов использовали обычный световой микроскоп; при этом любые отложения окисного железа выявлялись по синей окраске. Контрольные пробы показали, что частицы магнетита геологической природы после описанной выше обработки дают синий осадок.

Принимая во внимание результаты магнитометрии, гистологическому исследованию вначале подвергали преимущественно переднедор-



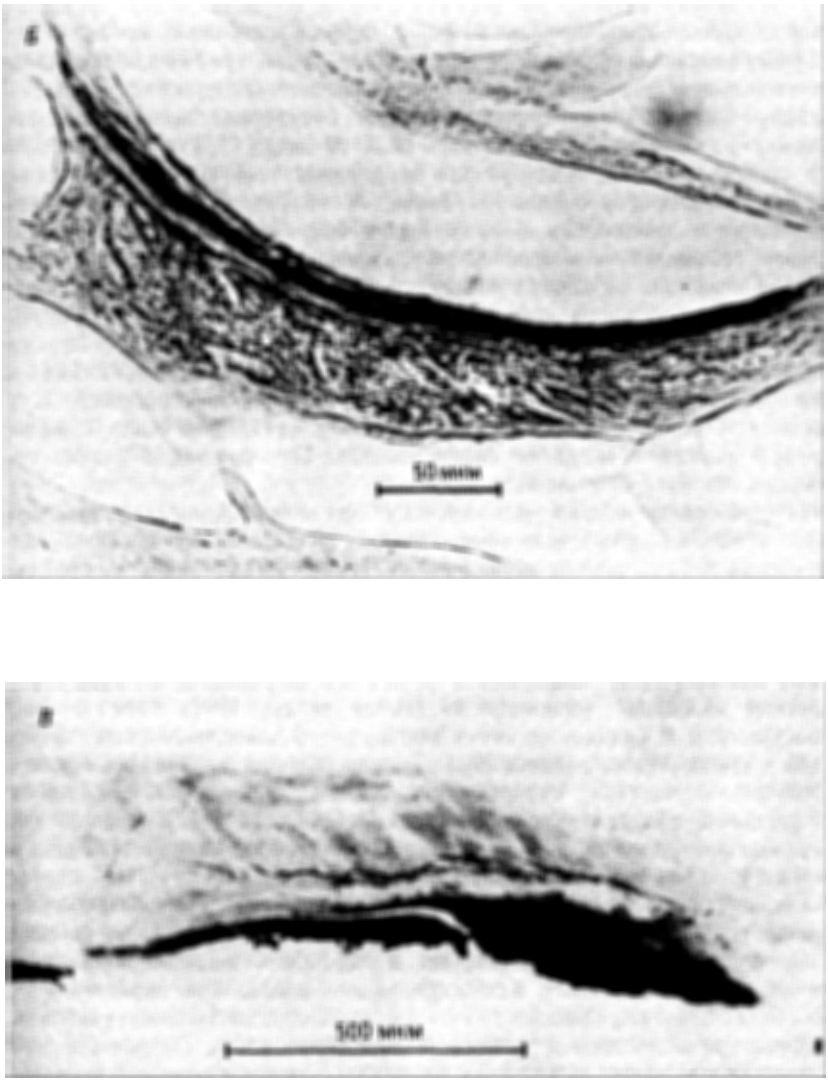


Рис. 25.10. Срезы головы взрослой лесной мыши (самки) после окраски для выявления окисного железа (приготовлены Дж. Х. Кеннафом). *А*. Горизонтальный срез через всю голову. *1* – раковины решетчатой кости; *2* – корень зуба в верхней челюсти. Для ориентировки указаны: *3* – носовая перегородка; *4* – глаз. *Б*. Сагиттальный срез через раковины решетчатой кости: виден непрерывный слой *окисного железа под поверхностью кости*. *В*. Горизонтальный срез через область зуба в верхней челюсти: видны плотные отложения окисного железа в корне зуба и сплошной слой материала, содержащего окисное железо, под поверхностью кости.

сальную область головы (рис. 25.10, *А*). У всех животных, кроме лабораторных мышей и крыс линии Брэттлборо, срезы этой области давали положительную реакцию Перля, что указывает на присутствие здесь окисного железа. Интересно, что полное отсутствие окраски наблюдалось у очень молодых животных (5 и 10 дней), т. е. именно в том возрасте, в котором грызуны, по-видимому, еще не реагируют на окружающее магнитное поле (см. выше). У лесных мышей, крыс линии Лонг-Эванс и золотистых хомячков (все они были взрослыми или в старшем ювенильном возрасте) положительное окрашивание наблюдалось в спиральных костях обонятельной области, особенно в раковинах решетчатой кости (рис. 25.10, *Б*). Материал, содержавший Fe(III), располагался в виде полоски толщиной 5–10 мкм на глубине 5–20 мкм от поверхности кости. Ни в одной из мягких тканей, примыкающих к кости (мозг, оболочки, мышцы), окрашивания не наблюдалось. Как известно (Walcott, Walcott, 1982), гемоглобин – комплекс белка с железом – при реакции Перля не окрашивается. Иннервация области, содержащей железо, не выявлялась.

На этой стадии поиска магниторецептора можно предположить, что лежащий под поверхностью обонятельных раковин слой окисного железа и служит источником повышенного уровня IRM в переднедорсальной части головы. В пользу этого говорит то, что позже и у человека был обнаружен слой материала, дающего реакцию на окисное железо, под поверхностью костной ткани клиновидного и решетчатого синусов (Baker, Mather, 1982; Baker et al., 1982), т. е. в области, которая впоследствии оказалась «магнитной» (Baker et al., 1983). Эти данные согласуются и с фактом наличия магнетита в комплексе решетчатых костей у тунца (Walker, Dizon, 1981), лосося (Kirschvink, 1983), а также с данными об участках, окрашивающихся на железо, поблизости от обонятельной области у голубей (Walcott, Walcott, 1982). Однако эти косвенные соображения о связи между наличием слоя окисного железа и высоким уровнем намагниченности вскоре были подвергнуты сомнению, так как выяснилось, что у игрунки *Callithrix jacchus* такие отложения встречаются под поверхностью не только обонятельных, но и всех других костей головы, хотя ширина и плотность железосодержащего слоя неодинаковы (Mather, Kennaugh, неопубликованные данные).

В связи с этим мы провели тотальное исследование головы грызунов. Серийные срезы целой головы лесной мыши (рис. 25.10, *А*) показали, что окисное железо здесь действительно широко распространено: полоска материала, окрашенного в голубой цвет, лежит под поверхностью (часто и наружной, и внутренней) большинства костей черепа. Кроме того, небольшие изолированные скопления окисного железа были найдены и в некоторых участках костного мозга, особенно в раковинах решетчатой кости. Плотными отложениями окисного железа были заполнены также участки зубных корней в верхней и нижней челюстях (рис. 25.10, *В*). Тогда была сделана попытка найти железо в бедренной кости лесных мышей и был обнаружен железосодержащий слой, тянущийся вдоль

внутренней поверхности кости около костномозговой полости; небольшие скопления имелись также в костном мозге. Очевидно, скелет у грызунов богат окисным железом.

У других позвоночных тоже обнаружены разнообразные участки, содержащие окисное железо, причем некоторые из них аналогичны найденным у лесной мыши. Например, у голубей помимо трех участков поблизости от обонятельной области диффузное голубое окрашивание выявлено в костях дорсальной части черепа, особенно у поверхности и в местах прикрепления мышц. У пещерной саламандры диффузное голубое окрашивание обнаружено в костном матриксе у основания зубов (Walcott, Walcott, 1982).

В настоящее время роль различных отложений окисного железа остается неясной, хотя на этот счет могут быть высказаны некоторые предположения. Поскольку слой окисного железа имеется под поверхностью большинства костей тела, кажется маловероятным, что его основная функция имеет отношение к магниторецепции. Его наличие здесь можно объяснить тем, что кости служат местом хранения или же используются как место «свалки» для окисного железа. Возможно, эти отложения используются в процессе роста и восстановления костной ткани. Интересно то, что заживление переломов, по-видимому, ускоряется при наложении электромагнитных полей (Bassett et al., 1974); может быть, железо оказывает влияние на ориентацию новых костных волокон и тем самым на организацию и эффективность репаративных процессов. Аналогично этому если небольшие скопления окисного железа встречаются в костном мозге большинства костей, то опять-таки кажется вероятным, что их главная функция связана не с детекцией магнитного поля, а с чем-то иным, например с образованием эритроцитов. В костном мозге несомненно содержится ферритин – вещество, в виде которого запасается железо (Granick, 1946).

Однако, даже если функция этих отложений окисного железа в скелетной ткани в основном не имеет отношения к магниторецепции, не исключено, что железосодержащий материал в определенной области тела может участвовать и в детектировании магнитного поля. Возвращаясь к результатам магнитометрического исследования головы у грызунов, можно представить себе, что у отложений железа в костях обонятельной области магнитные характеристики несколько иные, чем в других местах,– что часть железосодержащего материала преобразована здесь в форму, более пригодную для магниторецепции. Особенно подходящим для этой цели мог бы быть магнетит в форме суперпарамагнитных или однодоменных кристаллов (Kirschvink, Gould, 1981). Если кости носовой области специализированы для детектирования магнитного поля, то, вероятно, лишь небольшая часть всего железа должна превратиться в магнетит, для того чтобы сформировался магниторецептор, а также для того, чтобы можно было объяснить уровень остаточной намагниченности, обнаруженный в голове грызунов. Было, например, рассчитано, что для обеспечения животного точным магнит-

ным компасом хватило бы нескольких сотен однодоменных кристаллов магнетита (Yorke, 1979). Показано также, что, хотя в брюшке медоносной пчелы имеется значительное количество гидроксида железа, окрашивающегося в голубой цвет (он при комнатной температуре парамагнитен и потому не вносит вклада в остаточную намагниченность), всего лишь 0,33% этого количества, будучи восстановлено до магнетита, может обеспечить обнаруженный у этого насекомого магнитный момент (Kuterbach et al., 1982). Таким образом, возможно, в скелетной ткани грызунов железосодержащий материал в основном представлен гидроксидами железа, такими, как ферритин, но в обонятельной области часть железа может быть восстановлена с образованием однодоменного магнетита; это позволило бы объяснить результаты магнитометрии (табл. 25.1), а также изучения спектра коэрцитивности (рис. 25.9).

В исследовании, проводимом в настоящее время совместно с Йоргеном М. Иоргенсеном (Дания), для изучения ультраструктуры железосодержащего материала в голове грызунов использовали просвечивающую электронную микроскопию. При помощи стеклянных инструментов препарировали голову у двух взрослых самцов лесной мыши, а затем вычленяли области раковины решетчатой кости, назотурбинальную и заднечерепную области. Образцы ткани фиксировали и заливали обычным образом, срезы толщиной 2 мкм контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. На микрофотографиях (рис. 25.11) видно, что в раковинах решетчатой кости имеются скопления электроноплотных кристаллоподобных частиц, расположенных, по-видимому, между костью и костным мозгом. Размер отдельных частиц в каждой группе варьирует в пределах от 4 × 2 мкм (что сравнимо с размерами частиц гидроксида железа) до 100 нм, т. е. в диапазоне размеров однодоменных кристаллов магнетита. Эти частицы находятся вблизи от нервной ткани, хотя механизм связи между частицами и нервными волокнами пока неясен (возможно, его удастся установить методом реконструкции по серийным срезам). Срезы того же материала, который был использован для просвечивающей электронной микроскопии, были окрашены на железо при помощи реакции Перля. Положительное окрашивание обнаружено в таких же скоплениях, как и при просвечивающей электронной микроскопии, что указывает на присутствие железа в описанных выше кристаллоподобных частицах. По предварительным данным такие частицы, по-видимому, не встречаются в назотурбинальных и заднечерепных костях.

Если магниторецепторный механизм у позвоночных связан с магнетитом и требует фиксации частиц магнетита, то нахождение железосодержащего материала внутри костного матрикса кажется вполне оправданным. Поскольку кость пронизана кровеносными и лимфатическими сосудами, место отложения магнетита доступно для транспортных жидкостей, так что может происходить непрерывный обмен различных форм железа – от предшественника магнетита (ферритина?)

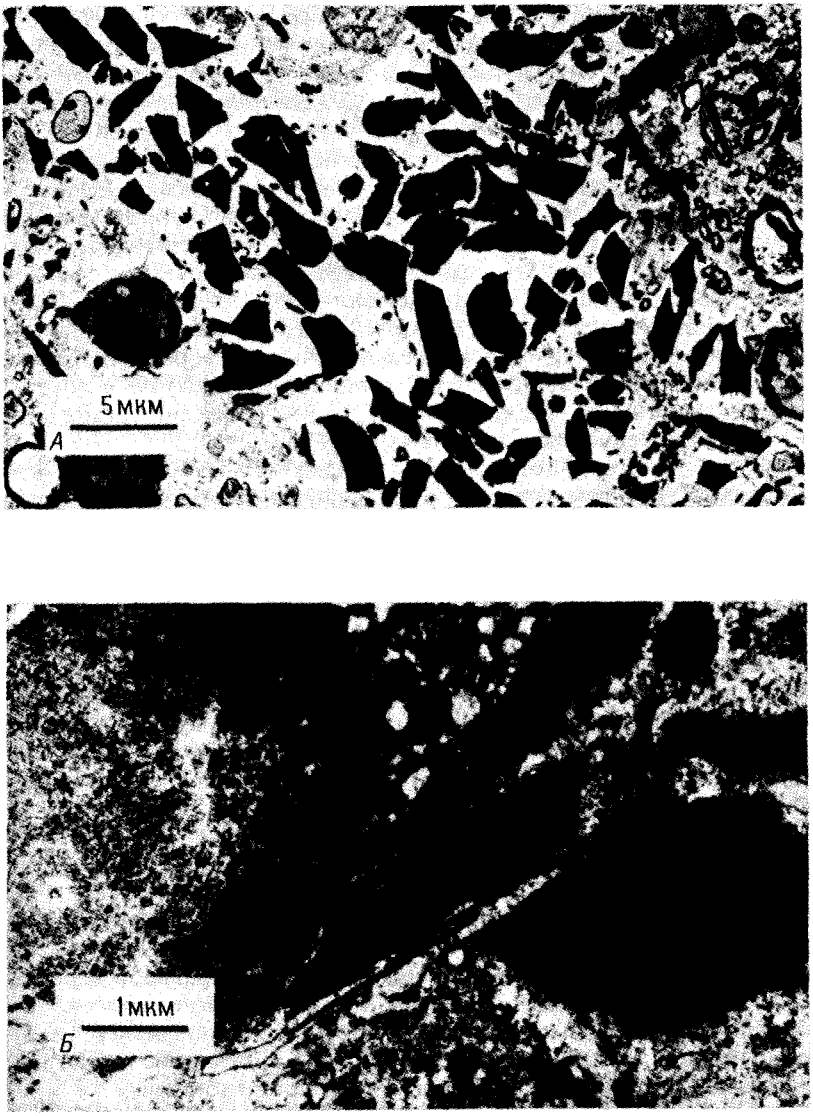


Рис. 25.11. Просвечивающая электронная микрофотография частиц окисного железа в раковинах решетчатой кости лесной мыши (взрослого самца). *А*. Малое увеличение; видна группа электроноплотных кристаллоподобных частиц, расположенных вдоль границы кость–костный мозг. Частицы находятся вблизи нервных волокон и положительно окрашиваются при реакции Перля. *Б*. Отдельная кристаллоподобная частичка окисного железа при большом увеличении. Срезы окрашены уранилацетатом и цитратом свинца.

до стабильного магнетита. Это обеспечило бы периодическое обновление частиц, составляющих магнитный компас, что может быть необходимым, если размеры кристаллов, а также структура цепочек или кластеров, образуемых частицами, меняются со временем, влияя таким образом на компасный механизм.

Высокий уровень остаточной намагниченности в переднедорсальной области головы у грызунов может иметь и иное объяснение. Если весь лежащий под поверхностью кости слой является слабо магнитным, то можно предположить, что большая концентрация железосодержащего материала здесь связана с большой поверхностью костей в носовой области,—это и повышает намагниченность до уровня, выявляемого магнитометром. Кроме того, не исключено, что все выявленные до сих пор отложения железа являются парамагнитными и вообще не имеют отношения ни к IRM, ни к магниторецепции; в этом случае источник, ответственный за намагниченность, а также расположение органа магнитного чувства еще только предстоит установить.

Еще один вопрос, о котором стоит упомянуть, связан с тем, что челюстные кости у грызунов содержат довольно плотные отложения железа, находящиеся в корнях зубов; однако уровень остаточной намагниченности челюстей оказался низким, поэтому можно думать, что эти отложения состоят из относительно немагнитного материала. Таким материалом тоже мог бы быть ферритин: известно, что он имеется в зубах грызунов, например в клетках, связанных с ростом эмали (Reith, 1961).

Поскольку отложения окисного железа, такие, как магнетит (Kirschvink, 1983) и ферритин (Granick, 1946), широко распространены в тканях, вполне возможно, что они играют разностороннюю роль в биологических системах и частично ответственны за влияние магнитных полей на многие аспекты физиологии животных.

4.3. Нейрофизиологические исследования

Наличие магнетита в организме грызунов еще не доказывает, что он используется для детектирования магнитных полей; очевидно, что магниторецептор должен иметь надлежащие связи с центральной нервной системой. Поэтому наряду с разносторонними исследованиями, направленными на поиски магнитного материала, проводились также работы с целью идентифицировать внутри ЦНС какую-либо структуру, которая могла бы быть частью магнитосенсорной системы.

Нейрофизиологическое исследование, проведенное на морских свинках (*Cavia porcellus*), показало, что электрическая активность отдельных клеток в задней части эпифиза подвержена влиянию магнитных полей, близких к геомагнитному (Semm et al., 1980). При помощи катушек Гельмгольца, расположенных под челюстью и над головой, генерировали искусственное магнитное поле, полярность которого можно было менять таким образом, чтобы усиливать, компенсировать или ослаблять

вертикальную составляющую локального магнитного поля. При инверсии вертикальной составляющей магнитное наклонение изменялось в пределах от + 63 до − 63°, причем общая величина и направление поля оставались теми же. Регистрировалась активность 71 клетки у 16 животных-самцов. При воздействии магнитного стимула + 0,5 Э длительностью 17 мин импульсация 15 клеток у 11 животных значительно ослабевала. Изменение становилось заметным примерно через 2 мин после начала воздействия магнитного поля. После прекращения воздействия импульсная активность этих нейронов сохранялась на том же низком уровне, и второй (более короткий) стимул был неэффективен, даже если сила поля менялась. При инверсии магнитного поля (− 0,5 Э) у трех из 15 реагировавших клеток наблюдалось восстановление исходной частоты импульсации, причем у двух из них исходный уровень был достигнут через 8 и 12 мин. После выключения инвертированного поля частота импульсации не менялась; она снова снижалась после приложения слабого магнитного стимула 0,1 Э, что говорит об относительно высокой чувствительности этих клеток. В описанных экспериментах клетки эпифиза реагировали на быстрое изменение вертикальной составляющей магнитного поля; в более поздней работе сообщалось о реакции на постепенное изменение окружающего поля (Semm et al., 1982).

Электрическая активность клеток эпифиза у голубей также изменялась под влиянием полей, близких к геомагнитному (Semm et al., 1982), но латентный период реакции в этом случае измерялся миллисекундами, т. е. был намного короче, чем у морской свинки. Остается пока неясным, на что именно реагируют клетки – на изменение наклонения или величины магнитного поля; неизвестно также, сами ли клетки эпифиза воспринимают изменения поля или же их реакция чем-то опосредована. Авторы работы полагают, что описанный эффект вполне может быть непрямым, особенно в виду того, что эпифиз обильно иннервирован симпатическими волокнами из верхних шейных ганглиев, а симпатическая нервная система может реагировать на магнитные стимулы. Кроме того, отсутствие сколько-нибудь заметных количеств железа в эпифизе снижает вероятность того, что в нем имеется магнетит, необходимый для детектирования магнитных стимулов. Авторы этих исследований высказали предположение, что эпифиз может быть частью магнитного компаса; по их мнению, эпифиз – это чувствительный к свету хронометрический орган (хронометраж требуется для ориентации по солнцу), и эта часть мозга является, по-видимому, идеальным местом для интеграции магнитного компаса с солнечным, учитывающим время.

До сих пор остается неясным, участвуют ли другие отделы центральной нервной системы в восприятии и (или) передаче магнитной информации. Была исследована импульсная активность нейронов в верхних буграх четверохолмия, эпиталамусе и мозолистом теле, однако реакций на магнитные стимулы выявить не удалось (Semm et al., 1980).

Биохимическое исследование влияния магнитных полей на секретор-

ную активность эпифиза у крысы показало, что активность фермента N-ацетилтрансферазы (и соответственно содержание мелатонина) в эпифизе в ночное время сильно уменьшается после помещения свободно передвигающихся крыс на 15 мин в магнитное поле с инверсией горизонтальной составляющей (Welker et al., 1982). Было высказано предположение, что мелатонин влияет на компасную систему в эпифизе или же передает информацию об изменении магнитных полей в другие отделы мозга (Semm et al., 1982).

5. Заключение

Магнитные поля разной величины, от 0,05 мГс до 9000 Гс, оказывают влияние на разнообразные физиологические процессы у грызунов. В целом биологические эффекты проявляются не сразу, а через некоторое время после приложения искусственного поля. Более быстрая реакция на окружающее магнитное поле, указывающая на детектирование поля как такового и, следовательно, на участие центральной нервной системы, была обнаружена в поведенческих исследованиях на грызунах. Так, тенденция к избеганию сильных магнитных полей позволяет предположить, что животное способно их обнаруживать, а ориентация в нужном направлении в отсутствие зрительных, обонятельных и слуховых стимулов указывает на возможное детектирование полей, близких по интенсивности к геомагнитному полю, и использование их для получения компасной информации. Первые четкие данные в пользу наличия магнитного чувства направления у грызунов дают опыты с их перемещением, в которых изменение магнитного поля по дороге к месту испытания влияло на их последующую ориентацию в сторону «дома», что говорит о вероятном участии магнитного компаса в навигации. Предварительное изучение ориентации у детенышей грызунов наводит на мысль, что способность использовать магнитный компас, возможно, появляется лишь на определенной стадии развития.

Попытки выяснить локализацию магниторецептора у грызунов включали поиск отложений магнетита в тканях, а также выявление структур ЦНС, которые могут участвовать в восприятии и/или передаче магнитных сигналов. Магнитометрическими методами был обнаружен повышенный уровень IRM в переднедорсальной области головы. Дальнейшее изучение этой области свидетельствует о наличии материала с коэрцитивными свойствами, характерными для однодоменного магнетита и указывающими на значительное взаимодействие между кристаллами. Гистологическим методом выявлены широко распространенные отложения окисного железа в голове и других частях тела. К настоящему времени идентифицированы три группы железосодержащего материала: подповерхностный слой, имеющийся в большинстве костей, небольшие отдельные скопления, разбросанные в некоторых участках костного мозга, и плотный материал в корнях зубов. При просвечивающей электронной микроскопии обнаружено, что в рако-

винах решетчатой кости обонятельной области содержатся кластеры кристаллоподобных частиц железа, расположенные, по-видимому, вдоль границы кость–костный мозг, поблизости от нервных волокон. Нейрофизиологические исследования показывают, что клетки эпифиза подвержены влиянию магнитных полей, близких к геомагнитному, а биохимические данные говорят о возможном влиянии магнитных полей на секреторную активность этого органа.

В то же время у грызунов, как и у других исследованных до сих пор животных, еще не установлено четкой связи между различного рода данными – о способности к магниторецепции, о наличии тканей с остаточной намагниченностью, об однодоменном магнетите, об отложениях окисного железа, о структурах ЦНС, связанных с этими отложениями или подверженных влиянию магнитных полей. Здесь открываются широкие перспективы для будущих исследований.

Благодарности. Я признателен д-ру Дж. Л. Киршвинку из Отделения геологических и планетарных наук Калифорнийского технологического института, д-ру Э. Р. Бачлеру из Отделения зоологии Мэрилендского университета и д-ру Дж. М. Йоргенсену из Института зоологии и зоофизиологии Архусского университета (Дания) за разрешение использовать их неопубликованные данные; д-ру П. Дэгли и Отделению геофизики Ливерпульского университета (Англия) за предоставленную возможность пользоваться магнитометром; проф. Ф. Олдфилду из Отделения географии Ливерпульского университета и д-ру Дж. Комеру из Манчестерского университета за консультации по магнитометрии; д-ру Д. У. Йолдену из Отделения зоологии Манчестерского университета за экземпляры грызунов; д-рам Р. Р. Экеру и Дж. Х. Кеннафу (оттуда же) за помощь в проведении некоторых исследований; д-ру Н. М. Стоуну за полезную критику рукописи. В финансировании работы участвовал SERC, grant GR/B74337.

Литература

Aneshansley D. J., Larkin T. S. (1981). V-test is not a statistical test of 'homeward' direction, Nature, **293**, 239.

Baker R. R., Mather J. G., 1982. A comparative approach to bird navigation: Implications of parallel studies on mammals. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer, Berlin, pp. 308–312.

Baker R. R., Mather J. G., Kennaugh J. H. (1982). The human compass? EOS, Trans. Am. Geophys. Union, **63**, 156a.

Baker R. R., Mather J. G., Kennaugh J. H. (1983). Magnetic bones in human sinuses, Nature, **301**, 78–80.

Barnothy M. F. (ed.), 1964. Biological Effects of Magnetic Fielfs, Vol. I, Plenum Press, New York.

Barnothy M. F. (ed.), 1969. Biological Effects of Magnetic Fields, Vol. II, Plenum Press, New York.

Bassett C. A. L., Pawluk R. J., Pilla A. A. (1974). Augmentation of bone repair by inductively coupled electromagnetic fields, Science, **184**, 575–577.

Batschelet E., 1981. Circular Statistics in Biology, Academic Press, New York.

Bovet J. (1960). Experimentelle Untersuchungen über das Heimfindevermögen von Mäusen, Z. Tierpsychol., **17**, 728–755.

Bovet J. (1965). Ein Versuch, wilde Mäuse unter Ausschluss optisher, akustischer and osmischer Merkmale auf Himmelsrichtungen zu dressieren, Z. Tierpsychol., **22**, 839–859.

Bovet J., 1978. Homing in wild myomorph rodents: Current problems. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W.T. Keeton, eds.), Springer, Berlin, pp. 405–412.

Buchler E.R., Wasilewski P.J. (1982). Bats have magnets, Eos, Trans. Am. Geophys. Union, **63**, 156a.

Chafetz M.D. (1982). Geomagnetic orienting in the radial eight-arm maze? J. Gen. Psychol., **107**, 287–295.

Corbet C.B., Southern H.N. (eds.), 1977. The Handbook of British Mammals, Blackwell, Oxford.

Etienne A.S. (1980). The orientation of the golden hamster to its nest site after the elimination of various sensory cues, Experientia, **36**, 1048–1050.

Fluharty S.L., Taylor D.H., Barrett G.W. (1976). Sun compass orientation in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*, J. Mammal., **57**, 1–9.

Frankel R.B., Blakemore R.P., Wolfe R.S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355–1356.

Gould J.L., Kirschvink J.L., Deffeyes K.S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Granick S. (1946). Ferritin: Its properties and significance for iron metabolism, Chem. Rev., **38**, 379–403.

Haigh G.R. (1979). Sun-compass orientation in the thirteen-lined ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus*, J. Mammal., **60**, 629–632.

Hutchinson H.E. (1953). The significance of stainable iron in sternal marrow sections, Blood, **8**, 236–248.

Ketchen E.E., Porter W.E., Bolton N.E. (1978). The biological effects of magnetic fields on man, Am. Ind. Hyg. Assoc. J., **39**, 1–11.

Kirschvink J.L., 1983. Biogenic ferrimagnetism: A new biomagnetism. In: Biomagnetism: An Interdisciplinary Approach (S. Williamson, ed.), Plenum Press, New York, pp. 501–532.

Kirschvink J.L., Gould J.L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals, BioSystems, **13**, 181–201.

Kuterbach D.A., Walcott B., Reeder R.J., Frankel R.B. (1982). Iron-containing cells in the boney bee (*Apis mellifera*), Science, **218**, 695–697.

Lindenlaub E. (1955). Über das Heimfindevermögen von Säugetieren. II. Versuche an Mäusen, Z. Tierpsychol., **12**, 452–458.

Lindenlaub E. (1960). Neue Befunde über die Anfangsorietierung von Mäusen, Z. Tierpsychol., **17**, 555–578.

Lüters W., Birukow G. (1963). Sonnenkompassorientierung der Brandmaus (*Apodemus agrarius* Pall.), Naturwissenschaften, **50**, 737–738.

Marsden W., 1964. The Lemming Year, Chatto and Windus, London.

Mather J.G., 1981a. Wheel activity, exploration and goal orientation by small mammals, Ph. D. thesis, University of Manchester, U.K.

Mather J.G. (1981b). Wheel running activity: A new interpretation, Mammal Rev., **11**, 41–51.

Mather J.G., Baker R.R. (1980). A demonstration of navigation by small rodents using an orientation cage, Nature, **284**, 259–262.

Mather J.G., Baker R.R. (1981). Magnetic sense of direction in woodmice for route-based navigation, Nature, **291**, 152–155.

Mather J.G., Baker R.R., Kennaugh J.H. (1982). Magnetic field detection by small mammals, Eos, Trans. Am. Geophys. Union, **63**, 156a.

Mittelstaedt M.L., Mittelstaedt H. (1980). Homing by path integration in a mammal, Naturwissenschaften, **67**, 566–567.

Reith E. J. (1961). The ultrastructure of ameloblasts during matrix formation and the maturation ofenamel, J. Biophys. Biochem. Cytol., **9**, 825–839.

Russell D. R., Hedrick H. G., 1969. Preferences of mice to consume food and water in an environment of high magnetic field. In: Biological Effects of Magnetic Fields, Vol. II (M. F. Barnothy, ed.), Plenum Press, New York, pp. 233–239.

Semm P., Schneider T., Vollrath L. (1980). Effects of an earth-strength magnetic field on electrical activity of pineal cells, Nature, **288**, 607–608.

Semm P., Schneider T., Vollrath L., Wiltschko W., 1982. Magnetic sensitive pineal cells in pigeons. In: Avian Navigation (F. Papi and G. Wallraff, eds.), Springer, Berlin, pp. 329–337.

Siegel S., 1956. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences, McGraw-Hill, New York.

Stutz A. M. (1971). Effects of weak magnetic fields on gerbil spontaneous activity, Ann. N. Y. Acad. Sci., **188**, 312–324.

Stutz A. M. (1972). Diurnal rhythms of spontaneous activity in the Mongolian gerbil, Physiol. Zool., **45**, 325–334.

Walcott B., Walcott C., 1982. A search for magnetic field receptors in animals. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer, Berlin, pp. 338–343.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L. (1979). Pigeons have magnets, Science, **205**, 1027–1028.

Walker M. M., Dizon A. E. (1981). Identification of magnetite in tuna, Eos, Trans. Am. Geophys. Union, **62**, 850a.

Welker H. A., Semm P., Vollrath L., 1982. Effects of an artificial magnetic field on the secretory activity of the rat pineal gland, Symp. Ger. Endocrinol. Soc. Saltzburk, p. 122.

Wiltschko W., Wiltschko R. (1972). Magnetic compass of European robins, Science, **176**, 62–64.

Yorke E. D. (1979). A possible magnetic transducer in birds, J. Theor. Biol., **77**, 101–105.

Zoeger J., Dunn J. R., Fuller M. (1981). Magnetic material in the head of a common Pacific dolphin, Science, **213**, 892–894.

Восприятие магнитных полей человеком

V

Очень немногие области исследования породили столько горячих споров и противоречий, как изучение вопроса о том, обладает ли человек чувствительностью к магнитному полю, сравнимой с таковой у других живых существ. По понятным причинам этот вопрос привлекал большое внимание средств массовой информации, которые иногда, видимо, пытались сами объяснить имеющиеся данные. Очевидно, что в идеальном случае при исследовании магниторецепции у человека должны применяться такие же строгие критерии, как и те, что используются в соответствующих опытах на животных (т. е. включать двойной или тройной слепой контроль, обоснование выбранного статистического критерия и т. д.; см. гл. 27). В то же время мы понимаем, что изучение магниторецепции, основанной на использовании магнетита,– это новое поле исследования, и необходимые критерии здесь только начинают разрабатываться.

При рецензировании главы по магниторецепции, написанной для данного издания д-ром Робином Бэкером, мы обнаружили ряд неясных моментов в протоколе некоторых его опытов. Кроме того, нам стало известно, что другие исследователи безуспешно пытались воспроизвести опыты Бэкера или их варианты, однако лишь немногие из этих работ стали предметом обсуждения в печати (исключение составляет работа Adler, Pelkie, 1981). При проведении любого эксперимента крайне важно правильно выбрать условия его проведения, иначе может повториться случай, произошедший с работой Игли на почтовых голубях, выполненной в 40-х гг., когда роль солнечного компаса не была учтена и опыты по магниторецепции не проводились в облачные дни. К сожалению, во многих областях науки принято сообщать только о тех опытах, которые дали «положительные» результаты, и относиться «между прочим» к фактам, не укладывающимся в общепринятые рамки. Поэтому мы пригласили наиболее активных оппонентов д-ра Бэкера принять участие в расширенной дискуссии, обратив особое внимание на попытки повторить опыты д-ра Бэкера на человеке в другой местности. Мы впервые приводим в одном издании эти противоположные точки зрения, так что читатели смогут сами оценить их достоинства и недостатки. Как нам кажется, такой подход особенно важен, когда работа публикуется в непериодическом издании.

Эта часть начинается главой, написанной д-ром Бэкером; она посвящена магниторецепции у приматов (как и все остальные главы, вначале она была отдана двум анонимным рецензентам, а затем

исправлена автором в соответствии с их замечаниями). Далее следуют несколько небольших глав критического и дискуссионного характера, связанных с попытками провести в США опыты, сходные с опытами Бэкера. В свою очередь эти последние обсуждаются в заключительной главе, написанной д-ром Бэкером (гл. 34). Мы сочли необходимым дать более подробные комментарии лишь к главе, написанной Адлером и Пелки, поскольку оказалось, что в автобусных опытах, проведенных в Корнелле, испытуемые на каждой остановке снимали темные очки; в других опытах, проведенных в США при участии д-ра Бэкера, этого не делалось. Без учета этого обстоятельства описанный в работе Адлера и Пелки машинный эксперимент с использованием метода Монте-Карло не имеет большого смысла.

Глава 26
МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ У ЧЕЛОВЕКА И ДРУГИХ ПРИМАТОВ

Р. Робин Бэкер[1]

1. Введение

О способности данного организма к магниторецепции можно говорить в том случае, если специфические изменения окружающего магнитного поля или ориентации организма по отношению к нему сопровождаются характерной последовательностью нервных импульсов. Можно ожидать, что в большинстве случаев эти импульсы будут переданы в центральную нервную систему. Кроме того, можно надеяться, что в сочетании с какой-либо другой информацией эти импульсы вызовут ту или иную поведенческую или физиологическую реакцию, поддающуюся наблюдению. Структуру, в которой сигнал магнитной природы преобразуется в нервные импульсы, можно назвать магниторецептором.

Давно известно, что физиологические процессы у человека и других приматов подвержены влиянию магнитного поля. Большинство эффектов такого рода наблюдалось в условиях очень сильных полей и, по-видимому, обусловлено какими-то разрушительными воздействиями. Неблагоприятные физиологические реакции связывают также с небольшими изменениями геомагнитного поля во время магнитных бурь. Однако вредное влияние искусственных магнитных полей или магнитных бурь указывает лишь на воздействие этих факторов на нормальные физиологические процессы, но не на наличие магниторецепции.

Магниторецепция у приматов до сих пор изучалась лишь в случае человека, и полученные результаты были весьма спорными. Это обусловлено в основном тем, что до последнего времени единственной поддающейся изучению поведенческой реакцией был загадочный инстинкт «лозоходцев». С увеличением количества убедительных данных о том, что многие животные, в том числе и млекопитающие, могут воспринимать магнитное поле Земли и использовать его для ориентации и навигации, появились новые подходы к исследованию магниторецепции у человека. Были разработаны методики, сходные с теми,

[1] *R. Robin Backer*, Department of Zoology, University of Manchester, Manchester M139 PL, United Kingdom.

которые применяются в опытах на различных животных, позволяющие выяснить возможную роль магниторецепции в ориентации людей по сторонам света (компасная ориентация) и в ориентации на цель. Результаты этих опытов остаются спорными, но их по крайней мере можно сопоставлять со сходными данными, полученными на животных.

В настоящем обзоре рассмотрены прежде всего данные о магниторецепции у человека, а также о возможной связи этого явления с магниторецепторами, действие которых основано на использовании биогенных магнитных материалов. При этом обзор начинается с краткой сводки данных по другим физиологическим реакциям приматов на изменения магнитного поля. Что касается животных, то здесь выявляется следующий факт: по-видимому, отложения биогенного магнетита распространены в организме шире, чем это необходимо для обеспечения одной лишь магниторецепции. Не исключено, что многие отложения такого рода участвуют в менее специфических реакциях.

2. Физиологические реакции на изменение магнитного поля

2.1. Сильные поля

Многие люди по роду своей деятельности подвергаются длительному воздействию сильных магнитных полей. Данные о влиянии таких полей на физиологию приматов приводятся в обзорах Barnothy, 1964; Ketchen et al., 1978.

Магнитные поля, в несколько тысяч раз более сильные, чем геомагнитное, влияют на сердечную деятельность у обезьян *Saimiri sciureus* (Beischer, Knepton, 1944; Beischer, 1969) и на ориентацию эритроцитов серповидной формы у человека (в отличие от нормальных эритроцитов) (Murayama, 1965). Когда около глаз человека создают переменное магнитное поле (10–90 Гц, 300 Гс или более), по краям зрительного поля возникают мерцания. Это явление известно под названием магнитофосфена (Alexander, 1962) и наблюдается, по-видимому, только при наложении переменных магнитных полей (Drinker, Thompson, 1921). Однако в присутствии постоянных магнитных полей величиной 200–1000 Гс наблюдается изменение ЭЭГ у обезьян и человека (Kholodov et al., 1969).

Ни одно из этих воздействий не приводит к вредным долговременным последствиям, во всяком случае, прямые данные о таких эффектах в случае приматов отсутствуют. Тем не менее по данным советских исследователей у людей, занимающихся изготовлением постоянных магнитов, наблюдались такие симптомы, как раздражительность, утомляемость, головокружение, ухудшение аппетита, головная боль, изменения сердечной деятельности, снижение артериального давления, онемение рук и изменение окраски их кожи (Beischer, Reno, 1971).

2.2. Слабые поля

Бейшер (Beischer, 1971) помещал людей по двое на две недели в ослабленное (близкое к нулевому) магнитное поле, создаваемое системой больших катушек Гельмгольца. Был проведен набор стандартных физиологических и психологических тестов, в том числе тесты на изменение зрительного поля и остроту зрения, ориентацию во времени, чувство равновесия. Никаких эффектов обнаружено не было.

2.3. Магнитные бури

Поток протонов и электронов, проходящих через верхние слои атмосферы, вызывает нерегулярные флуктуации геомагнитного поля. Наиболее сильные флуктуации такой природы известны под названием магнитных бурь. Однако даже самые сильные магнитные бури вызывают изменение геомагнитного поля не более чем на 5% от его величины в умеренных широтах, составляющей примерно 50 000 нТл.

Несмотря на столь малые изменения величины магнитного поля, магнитные бури, по-видимому, оказывают вредное воздействие на физиологию и поведение человека. В обзоре Srivastava, Saxena, 1980 сообщалось о том, что случаи госпитализации в связи с инфарктом миокарда, дорожные происшествия и аварии самолетов, произошедшие из-за ошибок пилота, обнаруживают некоторую корреляцию с уровнем магнитной активности. Эти и другие возможные эффекты обсуждаются в разных главах книги.

2.4. Действие электромагнитных полей на костную ткань

Большинство исследований по изучению влияния магнитного поля на поведение и физиологию человека касается выявления его неблагоприятных эффектов. Было показано, однако, что пульсирующие электромагнитные поля низкой частоты и небольшой величины, действующие путем индукции через кожу на сломанную кость собаки, ускоряют регенерацию костной ткани. Впоследствии этот метод стал успешно применяться в клинике (Bassett et al., 1974).

3. Магниторецепция

Из всех описанных выше реакций результатом магниторецепции можно считать только магнитофосфен, хотя изменения ЭЭГ также могут указывать на наличие магниторецепции. Однако в обоих этих случаях напряженность поля была в 100 раз больше, чем у геомагнитного поля.

Чувствительность приматов к магнитным полям, близким к гео-

магнитному, исследовалась только на человеке и в связи с тремя типами поведения: 1) реакции, обнаруживаемые так называемыми лозоходцами; 2) компасная ориентация; 3) ориентация на цель. В этом разделе мы вкратце рассмотрим данные, свидетельствующие о связи всех этих поведенческих реакций с магниторецепцией.

3.1. Реакция лозоходцев

Лозоходец – это человек, который ищет находящуюся под землей воду или минералы при помощи расщепленного на конце прутика или другой «волшебной» палочки, которая резко опускается, когда оказывается над нужным местом. Прутик может быть сделан из любого материала, и его обычно считают просто механическим усилителем, позволяющим визуализировать ничтожно малые сокращения мышц руки (Bird, 1979).

Рокар (Rocard, 1964) показал, что традиционно приписываемая лозоходцам способность на самом деле вызывает большие сомнения, поскольку корреляция между их реакцией и наличием подземной воды не выявляется. С другой стороны, описаны опыты, показывающие, по утверждению авторов, что она является надежным индикатором магнитных градиентов (Rocard, 1964; Harvalik, 1978).

Большинство опытов, проведенных на лозоходцах, не могли дать бесспорных доказательств наличия магниторецепции по одной из трех причин: 1) отсутствие контрольной группы; 2) при наличии такой группы – отсутствие двойного слепого контроля (когда ни испытуемый, ни экспериментатор не знают о наличии подлежащей обнаружению «цели»), а часто даже просто слепого контроля (когда испытуемый не знает ничего о расположении или природе «цели»); 3) слишком малая величина выборки (многие опыты проводились на 1–2 испытуемых). Однако часть опытов, описанных в работах Rocard, 1964; Harvalik, 1978, где реакцию лозоходцев использовали для тестирования наличия градиентов магнитного поля, лишена этих явных недостатков.

В одной серии опытов (Harvalik, 1978) 14 испытуемых участвовали в 694 опытах, в которых они должны были пересекать «луч», создаваемый маломощным высокочастотным генератором (частота от 1 Гц до 1 МГц). Двойной слепой контроль осуществлялся посредством механического «рандомизатора», включающего и выключающего генератор. Реакция лозоходцев использовалась для оценки способности испытуемого выявлять «магнитную аномалию». В 661 из 694 опытов был дан правильный ответ, в 33 – неверный.

В другой серии 300 случайно выбранных испытуемых пересекали искусственное магнитное поле, генерируемое при подключении источника постоянного или переменного тока к двум электродам, расположенным на расстоянии 20 м друг от друга. 80% испытуемых обнаруживали реакцию лозоходцев при пропускании тока, и ни один из них не дал ответа в отсутствие тока (Harvalik, 1978).

Рокар (Rocard, 1964) описывает и такие опыты, подтверждающие его

точку зрения: испытуемые, пересекающие «магнитную аномалию», реагировали на скорость изменения магнитного поля порядка 0,3 мЭ/с.

3.2. Компасная ориентация

Ранее существовало убеждение, что у человека имеется специальное чувство, позволяющее ему оценивать положение сторон света, которое основано на непосредственном восприятии геомагнитного поля (Viguier, 1882; Hudson, 1922; Lucannas, 1924; Jaccard, 1931; Howard, Templeton, 1966). Однако серьезные попытки доказать наличие такого чувства были немногочисленны (см. обзор Baker, 1981), и в наше время исследователи, изучающие навигационные способности у человека (см., например, Gatty, 1958; Lewis, 1972), склонны считать, что такое чувство отсутствует.

3.2.1. Опыты с вращающимся креслом

Самый простой подход к выявлению магнитного компасного чувства основан на опытах с вращающимся креслом. Испытуемого сажают в такое кресло, лишают его всех возможных ориентиров, кроме магнитного поля, вращают кресло в разные стороны и просят испытуемого указать направление, в которое он обращен лицом после остановки кресла. Если в этих условиях обнаруживается способность судить о направлении, то путем изменения магнитного поля можно проконтролировать, использует ли испытуемый механизм магниторецепции или же какой-либо другой механизм немагнитной природы.

С декабря 1980 г. более 800 разных испытуемых участвовали в таких опытах, проводимых мной и моими студентами из Манчестерского университета. При этом использовалось оборудование, изображенное на рис. 26.1.

Кресло было деревянным с арматурой из алюминия или медных сплавов. На испытуемого надевали очки-консервы, покрытые слоем пластилина, под которыми находилась хлопчатобумажная повязка, а также специальные плотные наушники. Перед каждым опытом экспериментатор поворачивал кресло сначала по часовой стрелке (270–540°), затем против нее (угол $\leqslant 360°$). В каждом опыте испытуемый должен был сделать 9 (или 8, как это было до 1983 г.) оценок направления, и в это время экспериментатор не произносил никаких слов.

Испытуемые знали, что магнитное поле, в котором они находятся, возможно, является искусственным; на них или надевали специальные шлемы, создающие вокруг головы электромагнитное поле, или укрепляли на голове металлические бруски. Шлемы могли быть «включены» или нет, бруски могли быть магнитными или латунными. Двойной слепой контроль осуществлялся благодаря тому, что условия тестирования задавались компьютером или же третьим лицом.

Последовательность направлений задавалась портативным компью-

Рис. 26.1. Постановка опытов с вращающимся креслом. Компьютер TRS 80, задающий условия опыта, обычно находится сзади от испытуемого и помещен сбоку только для иллюстрации.

тером TRS 80 и принтером. Направления вращения выбирались компьютером с использованием случайных чисел. Компьютер же регистрировал и печатал каждую оценку, сделанную испытуемым, а также вычислял средние значения (e°, r) из девяти угловых оценок, связанных с девятью

определениями компасного направления (здесь e° – средний угол, r – длина среднего вектора; см. Batschelet, 1981).

3.2.2. Статистический анализ

Данные, полученные в опытах с вращающимся креслом, можно анализировать на трех разных уровнях. Предположим, что десять испытуемых принимали участие в пяти опытах каждый и в опыте было сделано девять определений направления. Уровень 1 предполагает использование всех 450 оценок, уровень 2 – 50 средних (по одному среднему на опыт), уровень 3 – 10 средних (по одному среднему на испытуемого).

Эти эксперименты во многом сходны с опытами на птицах, помещенных в ориентационную клетку (см., например, Wiltschko, Wiltschko, 1978). Поскольку последовательные прыжки птицы в ходе опыта не являются независимыми, в таких опытах анализ на уровне 1 используется обычно лишь в некоторых специальных случаях. Аналогичным образом, последовательные оценки направления, производимые человеком в опыте с вращающимся креслом, тоже не могут быть независимыми, поэтому анализ на уровне 1 является неудовлетворительным. В опытах на птицах определяют одно среднее направление их перемещений в каждом опыте, а затем средние многих опытов подвергают анализу более высокого порядка. Обычно, однако, анализ проводят на уровне 2, даже если отдельных птиц испытывали в нескольких опытах. Хотя такой анализ широко распространен, у него есть один недостаток: нельзя исключить, что отдельные данные не являются независимыми.

Помимо того что оценки вероятности могут быть основаны на данных, не являющихся независимыми (разд. 3.3.2), имеются и другие распространенные в опытах по ориентации статистические погрешности, которых хотелось бы избежать при анализе результатов экспериментов с вращающимся креслом. Это, во-первых, одновременное использование нескольких гипотез (в особенности применение z- и V-критериев Рэлея к одному и тому же набору данных; см. разд. 3.3.2) и, во-вторых, использование апостериорного анализа.

Недостатки, связанные с отсутствием независимости отдельных данных в опытах с вращающимся креслом, можно в какой-то мере устранить, используя анализ на уровне 2 или 3. Приняв единую универсальную гипотезу для всех одиночных выборок и другую универсальную гипотезу для сравнения двух выборок, можно избежать одновременного использования нескольких гипотез и обойтись без апостериорного анализа.

В опытах с вращающимся креслом такая нулевая гипотеза для всех одиночных выборок состоит в том, что не существует значимого вектора в направлении $e^\circ = 0$ или, если этот вектор является значимым, что 95%-ный доверительный интервал для среднего не включает 0° (Aneshansley, Larkin, 1981). Подходящим здесь является только V-кри-

терий (a не z) (Batschelet, 1981). При сравнении двух выборок нулевая гипотеза заключается в том, что разница в компасной ориентации отсутствует. Наиболее подходящим критерием в этом случае является модификация Уолрофа критерия Манна–Уитни (Batschelet, 1981, p. 127–128). В большинстве случаев можно четко указать направление оптимальной ориентации, поэтому подходящим является односторонний критерий. В противном случае следует использовать двусторонний критерий.

3.2.3. Результаты

В 1980 г. в опытах с вращающимся креслом участвовали 875 человек из 11 разных групп. Результаты всех испытаний в нормальном магнитном поле представлены в табл. 26.1.

Люди, живущие в современных условиях, обнаружили слабую [$h = 0{,}174$, где h–компонента, направленная к «дому» (Batschelet, 1981), т.е. компонента среднего вектора в направлении $e^\circ = 0$], но значимую способность определять компасное направление ($e^\circ = -7 \pm \pm 12^\circ$, $P < 0{,}0001$, V-критерий). При такой слабой реакции значимый результат невозможно получить при малом размере выборки (например, Zusne, Allen, 1981).

В опытах с вращающимся креслом испытуемые могли бы определить

Таблица 26.1. Суммарные результаты всех опытов с вращающимся креслом, в которых испытуемые находились в нормальном геомагнитном поле[1)]

Группа	Год	N	e°	r	h	P
Студенты Манчестерского университета	1980–81	44	−8	0,173	0,171	0,054
Сотрудники университета	1981	26	2	0,115	0,115	0,202
Посетители университета	1981	15	−21	0,307	0,287	0,058
Студенты, проходившие полевую практику	1981	41	−27	0,140	0,125	0,129
Жители Брэмхолла	1981–82	17	−2	0,656	0,656	<0,001
Нудисты из Манчестера	1982	39	−7	0,552	0,548	<0,001
Британская команда по спортивному ориентированию	1982	22	64	0,148	0,065	0,334
Студенты, проходившие полевую практику	1982	31	3	0,162	0,162	0,100
Школьники Манчестера	1982–83	494	−13	0,155	0,151	<0,001
Больные с дислексией Уотфорда	1983	122	26	0,079	0,071	0,135
Студенты, проходившие полевую практику	1983	24	−4	0,416	0,415	0,002
Итого		875	−7	0,175	0,174	<0,0001

[1)] N–число испытуемых; e°–среднее; r–длина среднего вектора; h–компонента, направленная к «дому»; P–вероятность (V-критерий).

ориентацию, например, следующим образом: отметить свою исходную ориентацию перед тем, как им завязали глаза, а затем следить за поворотами кресла при помощи инерционного чувства (Barlow, 1964). В таком случае полученные данные обладали бы двумя особенностями. Во-первых, точность оценок направления ухудшалась бы в ходе отдельного опыта, при этом последняя оценка была бы менее точной, чем первая. Во-вторых, испытуемый, который сделал грубую ошибку при первой оценке, был бы менее точен в дальнейшем, чем испытуемый, сделавший более точную первую оценку. Ни одна из этих особенностей не была выявлена в ходе специального анализа, когда у 76 испытуемых (опыты в середине 1982 г.) сравнивали оценки, сделанные в первой и последней (восьмой) пробах (табл. 26.2). Эти данные скорее согласуются с той точкой зрения, что в опытах с вращающимся креслом незрительная ориентация осуществлялась не при помощи инерционной оценки поворотов, а путем оценки направления.

Данные, свидетельствующие о том, что при ориентации используется магниторецепция, были получены в опытах по компасной ориентации испытуемых, на голове которых были укреплены магнитные бруски разной полярности (Baker, 1984a, b). Испытания такого рода были проведены на десяти жителях Брэмхолла (табл. 26.1) (по 15 опытов с интервалом в одну неделю), у которых в области правого виска вертикально укрепляли или магнитный брусок, или брусок из медного сплава (рис. 26.2). Бруски размером 77 × 15 × 6 мм были помещены в непрозрачный конверт из хлопчатобумажной ткани. Величина магнитного поля вблизи полюсов составляла примерно 200 Гс. Условия опыта задавались компьютером с использованием случайных чисел и реализовывались третьим лицом. Опыты длились более 4 мес; каждый испытуемый участвовал в пяти опытах с латунным и в 10 с магнитным брусками [в пяти случаях северный полюс магнита был направлен вверх (рис. 26.2, *А*), а в пяти – вниз (рис. 26.2, *Б*)].

Опыты проводились в период с 10 до 15 ч, все испытуемые во время сна были ориентированы в направлении север – юг. Как испытуемые, так

Таблица 26.2. Отсутствие влияния очередности оценки и точности первой оценки на точность компасной ориентации в опытах с вращающимся креслом

		Число индивидуумов	Средний вектор		*P* (V-критерий)
			e°	r	
Очередность оценки					
1		76	5	0,243	0,0015
8		76	1	0,290	0,0002
Точность второй оценки					
первая оценка e^0	0 ± 45	44	−27	0,253	0,018
первая оценка e^0	180 ± 45	20	0	0,270	0,043

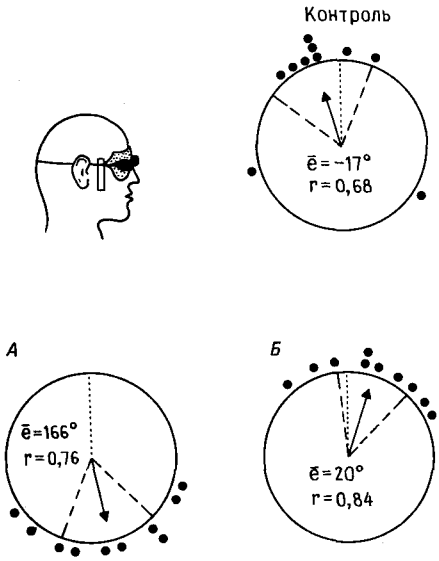


Рис. 26.2. Влияние расположения магнитного бруска на компасную ориентацию в опытах с вращающимся креслом (Baker 1984 a; Baker, 1984 b). Каждая точка – среднее для индивидуума, расчитанное из результатов 40 определений направления (пять опытов), сделанных в каждой ситуации. Вертикальная пунктирная линия – положение $e^\circ = 0^\circ$. Стрелки и цифровые данные – средний вектор (по 10 точкам). Штриховыми линиями указан 95%-ный доверительный интервал среднего. Во время сна испытуемые располагались в направлении север – юг (см. разд. 4.3). На испытуемых были надеты наушники (на рисунке не показаны).

и экспериментаторы были одеты только в одежду из хлопчатобумажной ткани, не имели стереонаушников, не ездили на поезде, а также не употребляли никаких капель в нос в течение 48 ч перед опытом. У 10 испытуемых при этом была обнаружена высокозначимая ориентация в том случае, когда на их голове были укреплены латунные бруски ($N = 10$, $e = 17 \pm 37^\circ$, $r = 0{,}678$, $P = 0{,}003$, V-критерий).

Ни испытуемый, ни экспериментатор не могли знать, каково направление магнита в конверте, а также был ли брусок магнитным или нет.

Компасная ориентация была значимой, когда магнитный брусок располагался южным полюсом вверх ($N = 10$, $e = 20 \pm 25^\circ$, $r = 0{,}841$, $P = 0{,}00036$, V-критерий), и незначимой при противоположной его ориентации ($N = 10$, $e = 166 \pm 32^\circ$, $r = 0{,}756$, $P = 0{,}99$, V-критерий). Различие в ориентационной способности (рис. 26.2) было значимым ($U = 0$, $P = 0{,}002$, двусторонний критерий Уолрофа). Результаты анализа данных этого опыта на уровне 2 приведены в работе Бэкера (Baker, 1984b).

Дополнительные свидетельства того, что компасная ориентация в опытах с вращающимся креслом основана на магниторецепции, обсуждаются в разд. 4.3 (рис. 26.4).

3.3. Ориентация на цель

Ориентация на цель – это способность животного определять направление на вполне определенную удаленную точку пространства. Это более сложная операция, чем ориентация по сторонам света, хотя обычно она включает в себя и ее (см. обзоры Baker, 1981, 1982, 1984b).

Обычный способ изучения ориентации на цель состоит в проведении опытов типа «перемещение – выпуск» животного, т. е. в исследовании его хоминговой реакции. Среди приматов опыты до сих пор проводились только на человеке, и в литературе они известны под названием автобусных опытов.

3.3.1. Автобусные опыты

В этих опытах испытуемых перевозят по извилистой дороге и в конечной точке маршрута просят указать направление, в котором находится дом, или называя компасное направление, или указывая его рукой. Каждую оценку выражают как угловое отклонение e° от направления на дом. Таким образом, правильной ориентации соответствует $e^\circ = 0$. Во время поездки, а также при определении направления на остановке на испытуемых обычно бывают надеты темные очки-консервы. Детали организации автобусных опытов описаны в работах Baker, 1980, 1981; Gould, Able, 1981.

Автобусные опыты впервые провел, по-видимому, Лорд (Lord, 1941), который перевозил школьников через Энн-Эрбор (Мичиган) на расстояние 3 км. Однако результаты этих опытов не были проанализированы так, как это обычно делается в сходных исследованиях на животных, и на основании их нельзя получить ответа на вопросы о том, обладают ли испытуемые четко выраженной способностью ориентироваться на цель, и если да, то в каких условиях она проявляется. Такими же недостатками страдают и другие опыты, в которых испытуемые, переместившись на небольшое расстояние, пытались указать, где находится исходная точка их путешествия (см., например, Worchel, 1951; Juurmaa., 1966; Gärling et al., 1979).

Единственные опубликованные данные автобусных опытов, поставленных специально затем, чтобы ответить на эти вопросы, содержатся в работах Бэкера (Baker, 1980, 1981), Гоулда (Gould, 1980), а также Гоулда и Эйбла (Gould, Able, 1981).

3.3.2. Статистический анализ

Результаты автобусных опытов Гоулда и Эйбла приведены в их работе (Gould, Able, 1981, табл. 1). Данные подразделены на 17 подгрупп, каждая из которых относится к одному участку испытания. При анализе результатов отдельной подгруппы авторы применяют z- и V-критерии. Итог этого анализа выражен следующим образом: «Из 34 статистических критериев, представленных в табл. 1, лишь в одном случае ориентацию можно считать значимой с 5%-ным доверительным интервалом, что, вероятно, является случайным» (Gould, Able, 1981, p. 1063).

Этот пример иллюстрирует две статистические погрешности, при-

сущие литературе по ориентации: 1) использование данных, которые не являются независимыми; 2) одновременное использование нескольких гипотез. Во-первых, 17 подгрупп – это не независимые выборки. Во время одной поездки оценка испытуемым направления к дому базируется на тех определениях, которые он делал на предыдущих остановках, и подвержена влиянию этих определений. Во-вторых, z- и V-критерии адресуются к разным нулевым гипотезам. z-Критерий применим в тех случаях, когда ожидается отклонение в любом направлении, а V-критерий – когда предполагается, что средний вектор имеет компоненту, направленную определенным образом (Batschelet, 1981). Вероятности, приведенные в справочниках для этих критериев, даны для случая применения лишь одного из них и изменяются, если используются оба критерия. В случае независимых данных применение обоих критериев неявным образом повышает вероятность получения «значимого» результата; если же данные не являются независимыми, результат такой операции неясен.

Если в автобусном опыте в ходе одной поездки было сделано несколько остановок, во время которых производились оценки направления, то результаты можно анализировать на трех уровнях. Предположим, что всего было совершено пять поездок, перевезено 50 человек, в каждой из пяти поездок участвовало 10 человек и во время поездки они определяли направление к дому в шести пунктах. В анализе первого уровня используются все 300 оценок, второго – 50 (средние, полученные для каждого испытуемого за одну поездку), третьего – пять (средние за поездку, вычисленные из 10 средних для каждого испытуемого). Как мы уже отмечали, анализ на уровне 1 некорректен, *поскольку данные нельзя считать независимыми.*

Недостатки, связанные с одновременным использованием более чем одной гипотезы, в случае автобусных опытов можно устранить таким же путем, что и в опытах с вращающимся креслом (разд. 3.2.2). Для всех опытов справедливо допущение, что оптимальной должна быть ориентация на дом (т. е. средняя ошибка e при определении направления к дому должна быть равна нулю) и что применяющиеся в опыте воздействия могут повлиять на хоминговое поведение. Если нет никаких других четких допущений, то приемлемыми являются лишь V-критерий (в отношении $e = 0°$) в случае отдельных выборок и непараметрический критерий Уолрофа при сравнении двух выборок.

3.3.3. Результаты

За период с октября 1976 по ноябрь 1982 г. я и мои студенты из Манчестерского университета провели 33 автобусных опыта. Детали протокола этих опытов приведены в работе Baker, 1981. Описанные в этой работе электромагнитные шлемы использовались для изменения магнитного поля вокруг головы испытуемого вплоть до 1980 г., а в 1981 и 1982 гг. мы начали применять магнитные бруски и бруски из медных

сплавов. В каждой из 33 поездок по крайней мере у нескольких испытуемых магнитное поле вокруг головы было нормальным. Все результаты этих опытов представлены в табл. 26.3. Анализ данных на уровнях 2 и 3 показал, что при перевозке испытуемых с завязанными глазами у них сохраняется слабая, но значимая способность ориентироваться на цель.

Все опубликованные отчеты о попытках воспроизвести манчестер-

Таблица 26.3. Суммарные данные оценок направления во всех автобусных опытах, проведенных в Манчестере в условиях нормального геомагнитного поля

Дата	Остановка	Оценка компасного направления				Оценка направления при помощи указательного жеста			
		N	$e°$	r	P(V-критерий)	N	$e°$	r	P (V-критерий)
11.10.76	3	8	—	—	—		60	0,366	0,228
18.10.76	3	8	—	—	—		1	0,551	0,015
20.10.76	3	6	29	0,586	0,038		−29	0,367	0,128
01.11.76	3	7	−8	0,867	0,001		−28	0,909	0,002
17.11.76	1	5	21	0,571	0,045		128	0,639	0,898
22.11.76	1	11	44	0,609	0,020		55	0,188	0,304
06.12.76	1	8	3	0,919	0,0002		−60	0,376	0,222
24.10.77	1	6	40	0,739	0,026		78	0,483	0,360
31.10.77	1	6	−1	0,412	0,074		151	0,518	0,943
04.12.78	1	11	71	0,491	0,223		86	0,398	0,447
29.06.79	1	42	4	0,380	0,0003		—	—	—
29.06.79	2	16	−20	0,608	0,0008		—	—	—
15.10.79	3	16	30	0,553	0,004		−51	0,514	0,034
22.10.79	5	12	8	0,248	0,113		−38	0,433	0,047
29.10.79	6	15	5	0,557	0,002		−86	0,688	0,395
05.11.79	8	17	69	0,221	0,320		141	0,375	0,955
03.10.80	2	12	−79	0,196	0,426		39	0,296	0,128
13.10.80	5	15	−7	0,407	0,014		−29	0,366	0,040
20.10.80	5	15	−98	0,299	0,591		0	0,396	0,016
27.10.80	5	16	136	0,235	0,833		−47	0,482	0,032
10.11.80	1	9	−93	0,345	0,531		38	0,553	0,031
10.11.80	9	9	−86	0,133	0,484		−5	0,428	0,036
17.11.80	1	10	18	0,694	0,002		164	0,130	0,715
17.11.80	9	10	61	0,141	0,378		12	0,823	0,003
24.11.80	1	9	13	0,419	0,042		104	0,539	0,714
24.11.80	9	9	86	0,340	0,459		4	0,718	0,002
19.10.81	6	25	−23	0,091	0,276		33	0,231	0,085
26.10.81	6	22	41	0,327	0,051		14	0,340	0,015
02.11.81	6	25	32	0,192	0,124		69	0,423	0,141
09.11.81	6	23	105	0,161	0,612		−38	0,459	0,007
25.10.82	6	9	81	0,426	0,386		−13	0,596	0,008
01.11.82	6	9	−125	0,267	0,746		23	0,302	0,116
08.11.82	6	9	109	0,187	0,604		−36	0,463	0,055
Итого:									
уровень 2		414	18	0,256	<0,00001	372	2	0,245	<0,00001
уровень 3		31	21	0,558	0,00003	31	13	0,509	0,00006

ские опыты относятся к экспериментам, проведенным в США. В 1980 г. Гоулд провел четыре опыта в Принстоне (Gould, 1980; Gould, Able, 1981) и там же в 1981 г. Гоулд вместе со мной и Дж. Мазер провел еще три опыта (Gould, Able, 1981). Два опыта были проведены в 1980 г. в Олбани (Gould, Able, 1981) и, наконец, еще один опыт – в Корнелле (его проводил Адлер вместе со мной и Дж. Мазер). Хотя результаты этого последнего опыта формально не были опубликованы, они стали известны общественности, поскольку обсуждались в печати, например в «Лос-Анджелес Таймс».

К сожалению, обработка результатов четырех оригинальных опытов Гоулда затруднена из-за расхождений в опубликованных данных. Особенно важным является первый опыт, проведенный 2 мая 1980 г.,– единственный, в котором у нескольких испытуемых были укреплены магниты. Гоулд опубликовал результаты этого опыта дважды (Gould, 1980; Gould, Able, 1981), однако в этих двух публикациях имеются различия в отношении контрольных и экспериментальных данных. В контрольной группе оценка направления «запад» (Gould, 1980) превратилась в «восток-юго-восток» (Gould, Able, 1981), при этом длина вектора уменьшилась от 0,371 до 0,344. Еще более обескураживает то, что средний вектор на рис. 1 в работе Gould, Able, 1981 соответствует данным статьи Gould, 1980. Что касается экспериментальной группы, то вначале Гоулд (Gould, 1980) утверждал, что средний вектор смещен влево от направления на дом, а позже (Gould, Able, 1981, p. 1061) – на 12° вправо. В той же работе сделан вывод, что средняя длина вектора, равная 0,27, статистически незначима. Это ошибочное утверждение, поскольку при $N = 20$ средний вектор, характеризующийся $e = 12°$ и $r = 0{,}27$, является значимым ($P = 0{,}047$, V-критерий).

Несовпадение значения среднего вектора, приведенного в тексте, с тем, которое указано на рисунке, касается не только п. 1 в статье Gould, Able, 1981, но и п. 3, 4, 6, 12 и 13. Гоулд любезно предоставил мне копии исходных данных. Оказалось, что для всех пунктов, кроме 1, 3 и 13, несовпадение связано просто с не совсем верным расположением точек на рисунке. Однако путаница в отношении п. 1 остается. Из исходных данных следует, что средний вектор в контроле характеризуется $e = -86°$ и $r = 0{,}425$, а в опыте (испытуемые с магнитами) $e = -10°$ и $r = 0{,}335$ (величина выборки в обоих случаях была равна ~ 20). Таким образом, для этого первого эксперимента была получена величина среднего вектора в контроле, значимая по z-критерию, использованному Гоулдом, а для экспериментальной группы она значима по V-критерию ($P = 0{,}019$).

Из-за путаницы в результатах опытов, проведенных Гоулдом в Принстоне в 1980 г., я использовал его исходные данные по этим четырем поездкам и составил таблицу, в которой суммированы данные по 10 поездкам, имевшим место в США (табл. 26.4). Анализ этих результатов на уровнях 2 и 3, как и в случае данных по Манчестеру, обнаруживает слабую, но значимую способность ориентироваться на

Таблица 26.4. Оценки компасного направления к дому в 10 автобусных опытах, проведенных в США на испытуемых, находящихся в нормальном магнитном поле

Место	Дата	Число остановок	N	$e°$	r	P (V-критерий)
Принстон-1	02.5.80	1	20	−86	0,425	0,428
Дж. Л. Г.[1)]	30.10.80	6	15	−147	0,316	0,927
	31.10.80	6	8	77	0,522	0,313
	24.11.80	5	11	−68	0,168	0,381
Итого			54	−101	0,165	0,631
Принстон-2	16.2.81	4	20	−29	0,155	0,193
Дж. Л. Г., Р. Р. Б.,	17.2.81	4–5	19	7	0,193	0,118
Дж. Г. М.[1)]	18.2.81	4	12	28	0,199	0,191
Итого			51	0	0,166	0,047
Олбани	?	1	10	77	0,140	0,443
К. П. Э.[1)]	?	1	9	79	0,170	0,444
Итого			19	78	0,154	0,421
Корнелл	20.2.81	4	30	20	0,541	0,00006
К. А., Р. Р. Б., Дж. Г. М.[1)]						
Итого: уровень 2			154	$-1 \pm \pm 50$	0,147	0,005
уровень 3			10	13	0,404	0,039

[1)] Опыты проводились Дж. Л. Гоулдом, Р. Р. Бэкером, Дж. Г. Мазер, К. П. Эйблом, К. Адлером.

цель у испытуемых, которые при поездке не могли пользоваться зрительными ориентирами.

Хотя среднее угловое отклонение за одну поездку обычно меньше 90° (табл. 26.3 и 26.4), компонента, направленная к дому, сильно варьирует от поездки к поездке. Точность ориентации на цель у голубей (Keeton et al., 1974; Larkin, Keeton, 1976) и компасная ориентация у чаек (Southern, 1971) и саламандр (Phillips, Adler, 1978) тоже варьируют во времени в соответствии с магнитной активностью. У голубей оптимальная корреляция обнаружена по отношению к K_{12}[1)]–сумме K-индексов магнитной активности за четыре трехчасовых периода перед окончанием эксперимента. Мы сообщали (Baker, Mather, 1982; Baker et al., 1982), что у человека способность к описательной оценке компасного направления, в котором расположен их дом, также коррелирует с магнитными возмущениями, причем оптимальной является корреляция с K_6–суммой K-индексов за два трехчасовых периода перед окончанием опыта. Соответствующие данные, полученные с 1976 по 1982 г., приведены в работе Baker, 1984b и суммированы в табл. 26.5. и на рис. 26.3. Хотя

[1] Индекс 12–это число часов, в течение которых учитывалась магнитная активность.–*Прим. ред.*

Таблица 26.5. Корреляционные коэффициенты Спирмана, характеризующие связь между магнитной активностью (K_6) и определением направления к дому (см. рис. 26.3)

	N (для $K_6 = 1–8$)	r	Двусторонний критерий
Оценки компасного направления			
контрольная группа	8	−0,905	<0,02
опытная группа	8	−0,310	Незначимо
Указательные жесты			
контрольная группа	8	0,452	»
опытная группа	8	−0,310	»

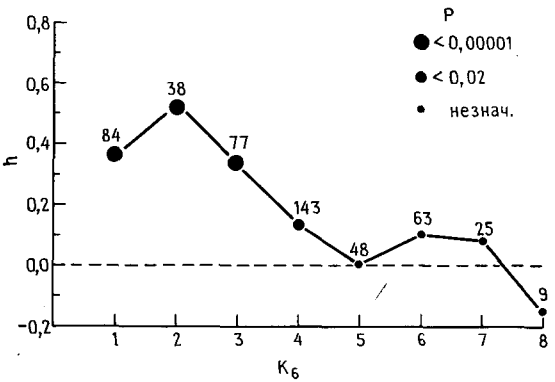


Рис. 26.3. Связь между магнитной активностью и способностью определять компасное направление в опытах по ориентации на цель, проведенных на людях (Batschelet, 1981). K_6 – индекс уровня магнитной активности; h – показатель, характеризующий способность к определению компасного направления. Около каждой точки указано число испытуемых, принимавших участие в опыте.

ранговая корреляция между K_6 и способностью определять компасное направление к дому является значимой (табл. 26.5), как видно из рис. 26.3, пик этой ориентационной способности, по-видимому, соответствует $K_6 = 2$, а не более спокойным в магнитном отношении условиям. Способность оценивать направление к дому путем указательного жеста не обнаруживает корреляции с магнитной активностью (табл. 26.5).

Первые свидетельства того, что ориентация к цели во время автобусных опытов основана на магниторецепции, были получены в опыте, проведенном в Бернард-Кастле (графство Дарем), в котором испытуемые с магнитными брусками, укрепленными на задней части головы, не обнаруживали значимой способности к ориентации, тогда как

испытуемые контрольной группы с немагнитными брусками хорошо ориентировались (Baker, 1980). В первом из двух пунктов в этом опыте различие в степени ориентации оказалось значимым ($N_{1,2} = 15{,}16$, $U = 69$, $P < 0{,}025$, односторонний критерий Уолрофа для сравнения двух выборок).

Вслед за опытами в Бернард-Кастле были проведены серии опытов в 1979 г. (Baker, 1981) и 1980 г., в которых вместо магнитных брусков использовались специальные шлемы, с помощью которых вокруг головы было создано искусственное магнитное поле (эта методика детально описана в работе Baker, 1981). У контрольных испытуемых с такими же шлемами искусственное поле не создавалось.

Ориентационные способности голубей, у которых в области головы было создано искусственное магнитное поле, не коррелировали с магнитной активностью (Larkin, Keeton, 1976). Как свидетельствуют данные табл. 26.5, у человека такой корреляции также не наблюдалось. Однако опыты, проведенные в Бернард-Кастле, когда искусственное поле создавалось с помощью специальных шлемов, не подтвердили данных об ухудшении способности к ориентации в этих условиях. К концу 1980 г. стало ясно, что если применение шлемов и дает какой-либо эффект, то он состоит скорее в улучшении ориентации (табл. 26.6), и эта тенденция начала проявляться уже после первых четырех экспериментов этой серии (Baker, 1981, p. 56–57).

Поскольку цель автобусных опытов 1979–1980 гг. состояла в проверке гипотезы об ухудшении ориентационных способностей в условиях искусственного магнитного поля, их нельзя анализировать апостериорно, чтобы выявить улучшение способности к ориентации. Обнаружение нового явления – улучшения ориентации у почтовых голубей под влиянием сильного искусственного магнитного поля (Гоулд, Уолкот; см. работу Walcott, 1982) – привело нас в конце 1981 г. к постановке новых автобусных опытов специально с той целью, чтобы определить, улуч-

Таблица 26.6. Сводка компасных оценок направления к дому во время автобусных опытов, в которых вокруг головы отдельных испытуемых создавали искусственное магнитное поле

	Число поездок	Нормальное поле				Искусственное поле			
		N	$e°$	h	P (V-критерий)	N	$e°$	h	P (V-критерий)
Манчестер, 1979–1980	8	118	10	0,198	0,0011	117	−4	0,215	0,0005
Принстон, 1980–1981	2	32	−70	0,083	0,2498	34	−5	0,257	0,0172
Манчестер, 1981–1982	7	77	114	−0,053	0,7437	98	18	0,160	0,0126

шается ли ориентация к дому у людей в условиях искусственного поля. Эти опыты продолжаются и в настоящее время (Baker, 1984a; 1985).

В 1981 г. было совершено четыре поездки по маршрутам, близким к описанным в работе Baker, 1981. В каждой поездке было шесть остановок, на которых проверялась способность испытуемых к ориентации. В начале поездки у испытуемых были только надеты темные очки, магнитное же поле вокруг головы было нормальным. После третьей остановки к голове испытуемых в области правого виска прикрепляли магнитный брусок или брусок из немагнитного материала, сохранявшийся до конца поездки (южный полюс магнита был направлен вверх, размеры бруска и величина создаваемого им магнитного поля были такие, как указано в разд. 3.2.3). В 1982 г. было совершено три сходных поездки, но магнитные (расположенные северным полюсом вверх или вниз) или медные бруски прикреплялись к голове испытуемых на все время опыта. Эти две серии опытов показали, что испытуемые с магнитами ориентируются значительно лучше, чем контрольные испытуемые (табл. 26.6).

Несмотря на большой интерес к автобусным экспериментам, проведенным в США, результаты обоих принстонских опытов, свидетельствующие о наличии значимой ориентации у испытуемых с магнитами ($N = 34$, $e = -5 \pm 70°$, $r = 0{,}258$, $P = 0{,}017$, V-критерий; см. также табл. 26.6), остались в тени. Эта оплошность частично связана с ошибочным заявлением Гоулда (см. выше) о том, что длина среднего вектора в случае экспериментальной группы незначима, хотя в действительности это не так. Поскольку оба принстонских опыта, в которых использовались магниты, были проведены с той целью, чтобы проверить предположение об ухудшении способности к ориентации по сравнению с контролем, мы не можем теперь ретроспективно рассматривать их как подтверждение противоположной гипотезы. Тем не менее приятно отметить, что, если бы первый опыт Гоулда ставился для проверки нашей сегодняшней гипотезы, он мог бы обнаружить наличие значимой разницы между контрольной и экспериментальной группами ($N_{1,2} = 20{,}20$, $U = 134$, $P < 0{,}05$, односторонний критерий Уолрофа для двух выборок).

4. Магниторецепторы

4.1. Локализация

Все три типа исследований, касающиеся магниторецепции у человека, были направлены на локализацию магниторецептора (или магниторецепторов), опосредующих поведенческие реакции.

Используя реакцию лозоходцев в условиях, когда испытуемый подвергался действию высокочастотного электромагнитного «луча» (разд. 3.1), Гарвалик (Harvalik, 1978) экранировал разные по размеру участки тела при помощи металлических пластинок, которые не про-

пускали «луч». Судя по этим опытам, магниторецепторы должны находиться вблизи надпочечников и в области головы. При постепенном экранировании отдельных областей головы был выявлен непарный рецептор, расположенный по линии, соединяющей глаза, но несколько выше их и примерно на 13 мм вперед от ушного отверстия. О важности надпочечников для реализации реакции лозоходцев свидетельствуют истории болезни этих испытуемых: те из них, у которых были удалены надпочечники, реакции лозоходцев не обнаруживали.

Судя по результатам опытов с вращающимся креслом, за компасную ориентацию незрительной природы, вероятно, ответствен магниторецептор, находящийся в передней части головы (Baker, 1984b). На рис. 26.4 представлены результаты опыта, в котором к голове испытуемых с завязанными глазами прикрепляли по два металлических бруска – один из медного сплава, а другой из магнитного материала, причем северный полюс магнита был направлен вверх, как и в других аналогичных опытах (разд. 3.2). Магнитный брусок располагали спереди или сзади от ушной раковины. Через 10 мин снимали повязку с глаз и бруски и через 2 мин после этого тестировали способность испытуемого ориентироваться, затем снова завязывали ему глаза и укрепляли на голове два бруска, но оба они были немагнитные. Опыты проводили по двойному слепому методу. Бруски находились внутри конверта из хлопчатобумажной непрозрачной ткани и были помечены; их укреплял третий человек (т. е. не экспериментатор и не испытуемый), а их расположение на голове задавалось компьютером TRS 80. Опыты проводили в помещении, построенном только из дерева, с арматурой из медных сплавов, расположенном на краю леса в сельской местности в Глостершире. Входя в это помещение, экспериментаторы и испытуемые снимали с себя все металлические предметы. Случайное распознавание магнитных и медных брусков было полностью исключено.

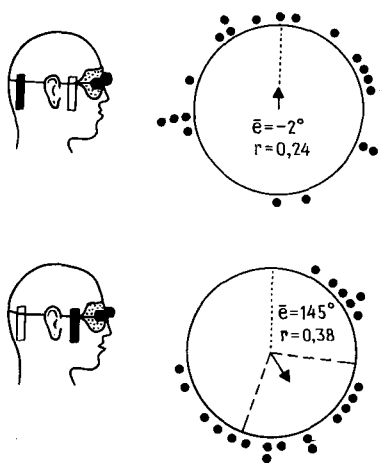


Рис. 26.4. Влияние расположения магнитного бруска на способность определять компасное направление после удаления магнита (из работы Baker, 1984, с упрощением). Во время опыта к голове испытуемых были прикреплены два медных бруска и надеты наушники (они на рисунке не изображены). Примерно за 3 мин до начала опыта прикрепляли два других бруска, один из которых (на рисунке он зачернен) был магнитным (200 Гс; северный полюс вверх), а другой (светлый) – медным. Все бруски находились внутри в конвертах из непрозрачной хлопчатобумажной ткани; опыты проводились по двойному слепому методу. Остальные условия такие же, что и в опыте, представленном на рис. 26.2.

Как видно из рис. 26.4, испытуемые (студенты, проходящие полевую практику, 1982 г.; см. табл. 26.1), у которых магнитный брусок был прикреплен спереди, ориентировались хуже, чем испытуемые с бруском, прикрепленным сзади ($N_{1,2} = 21$, 20, $U = 112$, $P = 0{,}011$, двусторонний критерий Уолрофа для двух выборок).

Из других опытов с вращающимся креслом известно (разд. 3.2.3), что испытуемые с немагнитным бруском способны к компасной ориентации. Однако в описываемом нами опыте из-за малого размера выборки формально не было контрольной группы – испытуемых с двумя немагнитными брусками. Поэтому мы не можем утверждать (хотя это и *представляется вероятным*), *что магнит, прикрепленный в передней* части головы и создающий искусственное поле, в котором стрелка компаса была бы направлена вверх, нарушает компасную ориентацию в большей степени, чем аналогичный магнит, прикрепленный к задней части головы.

Судя по автобусным опытам, способность к компасной ориентации у человека, перемещающегося в пространстве, также опосредуется магниторецептором, расположенным в передней части головы. С помощью электромагнитных шлемов, которыми мы пользовались в автобусных опытах, проведенных в Манчестере, в области головы испытуемых создавалось неоднородное магнитное поле. Мы нанесли это поле на карту и попытались сопоставить направление силовых линий в разных частях головы и ту картину влияния шлема на ориентацию, которая выявилась в первых четырех поездках, где эти шлемы использовались (Baker, Bailey; см. Baker, 1981). Было высказано предположение, что магниторецептор, участвующий в ориентации, расположен немного ниже линии, соединяющей глаза, на расстоянии 3–4 см от поверхности лица, т. е. примерно там, где к клиновидной кости прилегает мозг, а также обонятельный и зрительный нервы.

Таким образом, все три подхода к изучению магниторецепции у человека свидетельствуют о том, что магниторецептор находится в передней части головы. Кроме того, опыты на лозоходцах позволяют предположить наличие парных магниторецепторов в надпочечниках.

Интересно отметить, что у скульптур, высеченных 3–4 тыс. лет назад, имеются изображения расположенных в определенном месте «магнитных» элементов. Так, в Мексике обнаружены скульптурные изображения черепахи с магнитным полюсом, расположенным в лицевой области (Malmstrom, 1976; см. гл. 21), а в Гватемале встречаются человеческие фигуры, у которых магнит всегда расположен в височной части головы и в области диафрагмы (P. A. Dunn, V. H. Malmstrom, личное сообщение).

4.2. Возможное устройство магниторецептора

Поиски анатомических структур, которые могли бы играть роль магниторецепторов у человека, до сих пор основывались исключительно на

предположении о том, что такие рецепторы включают биогенные отложения магнитного материала, по-видимому магнетита (Lowenstam, 1962; Blakemore, 1975; Kirschvink, Gould, 1981; Yorke, 1981).

Магнитный материал в тканях приматов впервые обнаружил Киршвинк (Kirschvink, 1981 a). Как было установлено, мозжечок, средний мозг, мозолистое тело (но не кора больших полушарий) макак-резусов обладают диффузной изотермической остаточной намагниченностью насыщения (SIRM), составляющей примерно 25 пТл, что предполагает наличие 1–5 млн. однодоменных кристаллов на 1 г ткани.

Киршвинк (Kirschvink, 1981) исследовал и остаточную намагниченность надпочечников человека. Он обнаружил измеримое количество ферромагнитного материала с высокой коэрцитивностью, который, по-видимому, рассеян по всей ткани. Для создания такой величины остаточной намагниченности требуется 1–10 млн. однодоменных кристаллов магнетита на 1 г ткани.

Для поиска магнитных отложений в голове человека использовались как магнитометрические, так и гистологические методы. Магнитометрические измерения «мягких» тканей головы человека не выявили областей с заметной остаточной намагниченностью (т. е. с намагниченностью, превышающей более чем в два раза фоновый уровень, куда входит и SIRM пластмассового контейнера, в котором находится образец). SIRM черепа, ребер и решетчатой кости также не превышала фоновый уровень более чем в два раза. Однако в тонких, но очень твердых костях, образующих стенки клиновидно-решетчатого синусного комплекса, остаточная намагниченность была намного больше, чем удвоенный фон. Порядки величин SIRM всех исследованных тканей приведены в работе Baker et al., 1983. SIRM костной ткани синуса варьировала от 3,02 до $31{,}58 \cdot 10^{-6}$ ед. СГСМ/г.

Все образцы, исследованные магнитометрическими методами (кроме костей черепа и самой решетчатой кости), были подвергнуты и гистологическому анализу. Материал, окрашивающийся с помощью специфичных к железу красителей, обнаружен во всех мягких тканях и в костном мозге, но интенсивное специфическое окрашивание на окисное железо обнаружено только в случае клиновидно-решетчатого синуса (рис. 26.5). Здесь на глубине примерно 5 мкм от поверхности кости располагается сплошной слой окрашивающегося материала толщиной около 2 мкм. Однако совместные исследования этого препарата, проведенные Дж. Такачем (лаборатория ядерной физики Оксфордского университета) при помощи протонного зонда, не выявили в нем железа, хотя срезы того же самого образца кости клиновидного синуса при гистологическом исследовании давали положительную окраску на железо (Kennaugh, личное сообщение).

Ни в одном из упомянутых выше образцов тканей приматов с остаточной намагниченностью (т. е. в тканях мозга обезьяны, надпочечников человека, костной ткани синуса человека) магнетит с достоверностью не обнаружен. Источник остаточной намагниченности костей

Рис. 26.5. Фотография среза костной стенки клиновидного синуса женщины в возрасте 57 лет, полученного после окрашивания на окисное железо (Baker et al., 1983). На расстоянии примерно 5 мкм от поверхности кости виден окрашенный слой. Толщина кости около 200 мкм.

синуса исследуется в настоящее время в сотрудничестве с Дж. Киршвинком (Калифорнийский технологический институт). Единственный образец, доступный для исследования, был загрязнен при разрезании во время подготовки к фотографированию. Теперь его необходимо очистить.

Вместе с Д. М. Гатри и Дж. Г. Кеннафом было проведено гистологическое исследование секреторного содержимого клиновидного синуса человека, при этом особое внимание уделялось нервным волокнам. Их здесь немного, что и неудивительно для такой ткани. К сожалению, у нас больше нет возможности получать соответствующие образцы ткани человека (надеемся, временно), причем мы перестали их получать раньше, чем смогли изучить иннервацию и другие особенности костной ткани синуса с помощью электронной микроскопии. Поэтому в настоящее время в своих выводах о распределении железа и нервных волокон в костной ткани синуса человека нам приходится ограничиваться теми сведениями, которые дают параллельные исследования аналогичных костей грызунов (Mather et al., 1982). Эта работа детально описана в гл. 25, и мы остановимся здесь только на тех особенностях, которые могут иметь отношение к нашему исследованию на человеке.

Во-первых, мыши, как и человек, обладают магнитным «компасным чувтвом» (Mather, Baker, 1981); во-вторых, самая большая остаточная намагниченность в голове наблюдается у них вблизи обонятельной кости (Mather, Baker, 1981); в-третьих, под поверхностью решетчатой кости обнаруживается слой, дающий положительную окраску на железо

(Mather et al., 1982). В голове лесной мыши содержится также магнетит (Kirschvink, личное сообщение).

Является ли окрашивающийся на железо слой в костной ткани синуса человека и грызунов полностью магнетитовым или магнетит входит в его состав как один из компонентов, до сих пор неизвестно. Однако результаты современных исследований, проведенных на лесных мышах, а также наши исследования костной ткани синуса человека, проведенные с помощью протонного зонда в Оксфорде, наводят на мысль, что это менее вероятно, чем казалось вначале. Например, нам теперь известно, что у лесных мышей железосодержащий слой обнаруживается в костях тех частей головы, где SIRM гораздо меньше, чем у передней дорсальной области (гл. 25). Такой слой найден и в других костях, по крайней мере в большеберцовой кости. У игрунок *Callithrix* (Mather, Kennaugh, личное сообщение) тоже обнаружен окрашивающийся на железо слой под поверхностью кости в разных участках черепа. Можно предположить, что такие слои содержатся и во многих костях человека, в том числе и в тех, которые не обнаруживают SIRM, превышающую фон.

Катербах и др. (Kuterbach et al., 1982) показали, что у пчел в области абдомена, обладающего остаточной намагниченностью, связанной с наличием магнетита (Gould et al., 1978), имеются отложения железа, окрашивающиеся при помощи той же методики, которая использовалась при изучении костной ткани синуса человека. Эти отложения содержат гидроксиды железа, которые являются парамагнетиками, но могут быть биохимическими предшественниками магнетита. Такие соединения часто представляют собой биологические «хранилища» железа и являются предшественниками магнетита у хитонов и бактерий, проявляющих магнитотаксис (Towe, Lowenstam, 1967; Frankel et al., 1979). Для достижения уровня остаточной намагниченности, характерного для абдомена пчелы, достаточно, чтобы на долю магнетита приходилось всего 0,33% от количества железосодержащего материала, обнаруживаемого после окрашивания (Kuterbach et al., 1982).

Электронные микрофотографии костей головы лесной мыши, полученные Дж. Мэрупом Йоргенсеном (Дания), свидетельствуют о наличии в них кристаллоподобных образований, размеры которых варьируют от 4 × 2 мкм (что близко к размерам кристаллов гидроксидов железа) до менее чем 100 нм (что близко к размерам однодоменных частиц магнетита) (Йоргенсен, личное сообщение). До сих пор (декабрь 1983 г.) такие структуры были обнаружены только в решетчатых костях, где они располагались в виде скоплений вблизи нервных волокон. Однако, насколько известно, они находятся дальше от поверхности кости, чем тот слой, который выявляется при гистологическом исследовании.

В заключение можно сказать, что кости клиновидно-решетчатого синусного комплекса человека, по-видимому, обладают повышенной остаточной намагниченностью, но мы пока не можем с определенностью сказать, что является ее источником.

4.3. Физиология

Точность компасной ориентации в опытах с вращающимся креслом зависит от целого ряда факторов. Одни из них могут помочь нам установить природу и физиологические особенности магниторецептора (или магниторецепторов), ответственного за компасную ориентацию без участия органов зрения; другие, по-видимому, не имеют никакого отношения к магниторецепции.

Точность компасной ориентации зависит от времени суток. В первом сообщении об этом эффекте (Baker, Mather, 1982) предполагалось, что существуют два пика оптимальной ориентации – около полудня и около полуночи. Однако в дальнейшем наличие второго из этих пиков не было подтверждено, и в настоящее время представляется, что вслед за периодом наилучшей ориентации между 10 и 15 ч по Гринвичу происходит постепенное ее ухудшение (Baker, 1984b).

Сообщалось (Baker et al., 1982), что и в период между 10 и 15 ч точность ориентации может зависеть от того, из какой ткани сделана одежда испытуемого. Опыты, проведенные в это время суток на нудистах (Baker, 1984b), показали, что полностью раздетые испытуемые или испытуемые, одетые в длинный халат из хлопчатобумажной ткани, обнаруживают хорошую компасную ориентацию ($N = 39$, $e^\circ = 2 \pm 32^\circ$, $r = 0{,}400$, $P = 0{,}00025$, V-критерий и $N = 39$, $e^\circ = 7 \pm 34^\circ$, $r = 0{,}372$, $P = 0{,}0006$, V-критерий соответственно), причем способность к ориентации в этих двух случаях была одинакова ($N_{1,2} = 39{,}39$, $U = 706$, $P = 0{,}726$, двусторонний критерий Уолрофа на способность к ориентации для двух выборок). Однако испытуемые, одетые в такую же одежду, но из полиэфирной ткани, не обнаружили способности к ориентации ($N = 39$, $e^\circ = -3^\circ$, $r = 0{,}073$, $P = 0{,}257$, V-критерий), причем это различие было значимым как по отношению к полностью раздетым испытуемым ($N_{1,2} = 39{,}39$, $U = 607$, $P = 0{,}045$, односторонний критерий Уолрофа для двух выборок), так и к испытуемым в хлопчатобумажной одежде ($N_{1,2} = 39{,}39$, $U = 576$, $P = 0{,}033$, тот же критерий). У всех испытуемых в этих опытах к голове был прикреплен брусок из немагнитного материала (см. рис. 26.2), причем им было сказано, что брусок может быть и магнитным. Экспериментатор во всех этих опытах был раздетым.

Почему полиэфирные материалы влияли на ориентацию, до сих пор неясно, но, как нам кажется, это отчасти обусловлено электростатическими эффектами. Известно, например, что способность жуков к магниторецепции подвержена влиянию электрических полей (Schneider, 1961); возможно, и «полиэфирный эффект» имеет ту же природу. В то же время он может быть связан с неспецифическим воздействием на способность испытуемого к концентрации внимания.

Последствия, к которым приводит прикрепление магнита к передней части головы испытуемого (рис. 26.4), исчезают не сразу после того, как этот магнит убирают. Согласно предварительным данным, если магнит

был прикреплен к правому виску в течение 10 мин (200 Гс, северный полюс вверх), то исходная способность к компасной ориентации не восстанавливается в течение 24–48 ч (Karen Tricker, личное сообщение). Возможно, скорость восстановления зависит от ориентации испытуемых во время сна.

Имеются данные о том, что мозговые ритмы человека во время сна зависят от ориентации кровати (Kotleba et al., 1973); как мы полагаем, расположение кровати влияет и на результаты опытов с вращающимся креслом (Baker et al., 1982; Baker, Mather, 1982). Со времени появления этих сообщений мы стали включать данный показатель в список вопросов, задаваемых испытуемым перед началом опытов. На рис. 26.6 суммированы все данные по ориентации кровати в восьми сериях экспериментов, завершенных к концу 1982 г. и разделенных на группы в зависимости от одежды, которую носили испытуемые; данные тех же самых серий, сгруппированные в зависимости от времени проведения опыта, представлены в работе Baker, 1984b. Разные серии проводились на различных испытуемых (за исключением двух опытов на нудистах) в

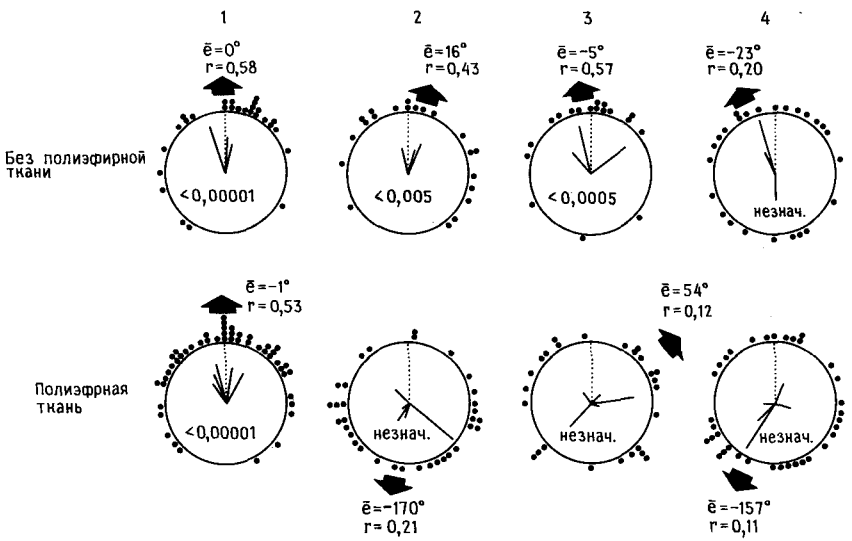


Рис. 26.6. Влияние расположения испытуемого во время сна и материала одежды на компасную ориентацию в опытах с вращающимся креслом. Исследовано пять групп испытуемых в одежде из полиэфирного материала или из хлопчатобумажной ткани; в трех группах испытуемые были раздеты или находились в одежде из хлопчатобумажной ткани. Обозначения аналогичны таковым на рис. 26.2, за исключением того, что средний вектор изображен вне круга. Линии внутри круга показывают средние векторы для отдельных групп. *1* – испытуемые, располагающиеся во время сна так, что их ноги обращены на север; *2* – на юг; *3* – на восток; *4* – на запад.

неодинаковых условиях, нередко в разных местах и исходно были предназначены для изучения других эффектов. Группы испытуемых формировались из персонала университета; лиц, посетивших университет в день открытых дверей; студентов (1981); жителей Брэмхолла; студентов (1982); членов британской национальной команды по ориентированию; нудистов из Манчестера (с последней группой проводили испытания дважды, когда на испытуемых была одежда из хлопка или полиэфирной ткани).

Данные, приведенные на рис. 26.6 и в работе Baker, 1984b, обнаруживают ряд особенностей. [Отметим, что при всех видах анализа в случае отдельных выборок используется уровень 3 (см. разд. 3.2.2); при сравнении двух выборок применяется непараметрический критерий Уолрофа на способность к ориентации в ожидаемом направлении (Batschelet, 1981, p. 127–128).] У испытуемых, спящих обычно ногами на север $\pm$ 45°, наблюдалась значимая способность к ориентации в опытах, проведенных в период с 10 до 15 ч по гринвическому времени ($N = 68$, $e° = 16 \pm 28°$, $r = 0{,}342$, $P = 0{,}00008$, V-критерий); такой же эффект был присущ и испытуемым, ориентирующимся во время сна ногами на юг ($N = 52$, $e° = -4 \pm 68°$, $r = 0{,}207$, $P = 0{,}017$, V-критерий). Различия между этими двумя группами были незначимы ($N_{1,2} = 68{,}52$, $U = 1602$, $P = 0{,}189$, односторонний критерий). Испытуемые, спящие в направлении восток–запад, напротив, не обнаружили способности к ориентации ($N = 87$, $e° = 5°$, $r = 0{,}090$, $P = 0{,}119$, V-критерий), и их оценки были значительно хуже, чем у испытуемых, располагающихся во время сна в направлении север–юг ($N_{1,2} = 87, 120$, $U = 4430$, $P = 0{,}032$, односторонний критерий).

Испытуемые, спящие ногами на юг, ориентировались в середине дня лучше, чем после полуночи ($N_{1,2} = 12{,}52$, $U = 106$, $P = 0{,}00046$, двусторонний критерий), тогда как у испытуемых, спящих ногами на север ($N_{1,2} = 10{,}68$, $U = 279$, $P = 0{,}362$) и в направлении восток–запад ($N_{1,2} = 11{,}87$, $U = 345$, $P = 0{,}134$), такой зависимости не обнаружилось. Таким образом, после полуночи способность к компасной ориентации у испытуемых, спящих ногами на север, значимо лучше, чем в группе испытуемых, располагающихся во время сна в южном, восточном и западном направлениях ($N_{1,2} = 10{,}23$, $U = 58$, $P = 0{,}013$, односторонний критерий).

Одежда из полиэфирной ткани слабо влияла на способность к компасной ориентации у испытуемых, спящих ногами на север ($N_{1,2} = 28{,}48$, $U = 663$, $P = 0{,}46$, односторонний критерий), но, по-видимому, оказывала влияние на испытуемых, спящих ногами на юг ($N_{1,2} = 21{,}33$, $U = 163$, $P = 0{,}0007$), восток ($N_{1,2} = 18{,}26$, $U = 117$, $P = 0{,}0026$) и запад, хотя в последнем случае различие не было значимым ($N_{1,2} = 25{,}35$, $U = 376$, $P = 0{,}178$).

Итак, общее впечатление, которое возникает при знакомстве со всеми этими результатами, таково, что способность к компасной ориентации у испытуемых, спящих ногами на север, более выражена, чем в других

группах. По предварительным данным, улучшение ориентации наступает после того, как человек спит в этом направлении в течение примерно недели.

5. Обсуждение

Уникальная особенность опытов на людях, которая выделяет их из всех других исследований, направленных на поиски магниторецепторов у животных, состоит в возможности получения поведенческих, магнитометрических и анатомических данных. Исследование реакции лозоходцев, а также способности к ориентации в опытах с вращающимся креслом и автобусных опытах указывает на наличие магниторецептора в передней части головы, где обнаруживается повышенный уровень остаточной намагниченности и, вероятно, присутствует железосодержащий материал.

Гипотезу о том, что область синусов ответственна за магниторецепцию у человека, обусловливающую компасную ориентацию и ориентацию на цель, еще предстоит проверить путем микроманипулирования магнитными полями в небольших областях головы в ходе опытов с вращающимся креслом и автобусных экспериментов. Пока же нам приходится довольствоваться данными о приблизительном совпадении этой области с результатами опытов по компасной ориентации и ориентации на цель, а также опытов на лозоходцах. Дальнейшее подтверждение этой гипотезы можно было бы получить при изучении развития способности к ориентации у детей. Как показывают результаты предварительных опытов, способность к ориентации, выявляемая в опытах с вращающимся креслом, обнаруживается впервые в возрасте около 5 лет и достигает того же или даже более высокого, чем у взрослых, уровня к 12 годам. Следует отметить, что клиновидный и решетчатый синусы при рождении малы, но быстро увеличиваются в течение примерно пяти лет, а в 12 лет достигают почти того же размера, что и у взрослых (Maresh, 1940; Caffey, 1978).

Независимо от того, содержится ли магнетит в материале костной ткани синуса, обнаруживающем положительную окраску на железо, различные аспекты компасной ориентации и ориентации на цель у человека согласуются, по-видимому, с гипотезой о магниторецепторе, в котором используются отложения магнитного материала. Эта точка зрения находит подтверждение в современных исследованиях на почтовых голубях.

Гоулд и Уолкот (см. Walcott, 1982) создавали вокруг головы почтового голубя сильное магнитное поле, а затем определяли хоминговую реакцию. Как показывают предварительные исследования, после того как в области головы голубя было приложено сильное переменное магнитное поле, его способность к магниторецепции становилась менее выраженной, тогда как после воздействия сильного статического поля магниторецепция заметно улучшалась. Авторы полагают, что степень

упорядоченности магнитных частиц, входящих в состав магниторецептора в голове голубя, уменьшается в переменном поле и увеличивается в постоянном внешнем магнитном поле.

Если принять, что при более высокой степени упорядоченности частиц магниторецепция осуществляется с большей точностью и надежностью, то можно предположить, что ориентация кровати, на которой спит испытуемый, влияет на его компасную ориентацию (Baker, 1984a; рис. 26.7). Этим можно было бы объяснить, во-первых, более точную ориентацию испытуемых, спящих ногами на север, и, во-вторых, данные о том, что, хотя точность компасного чувства у испытуемых, располагающихся во время сна ногами на север и на юг, одинакова, у последних к вечеру способность к ориентации ухудшается сильнее, чем у первых. Далее, в рамках этой гипотезы можно высказать несколько поддающихся проверке предположений. Во-первых, в тропиках обе категории испытуемых должны ориентироваться сходным образом. Во-вторых, в южном полушарии у людей, располагающихся во время сна ногами на юг, должна иметь место более точная компасная ориентация. В-третьих, магнитные бруски, прикрепленные вдоль магниторецептора северным полюсом вверх, должны в большей степени влиять на ориентацию испытуемых, спящих ногами на юг, чем на север, а для магнитов с южным полюсом, направленным вверх, картина должна быть обратной. Анализ ранее полученных данных и предварительные результаты новых специально поставленных опытов (Baker, 1984a, 1985) подтверждают это последнее предположение.

В предположении об упорядочении и разупорядочении частиц магнетита можно объяснить и другие особенности результатов, полученных в опытах с вращающимся креслом и в автобусных экспериментах, в частности улучшение ориентации на цель после наложения искусственного магнитного поля (табл. 26.6) и влияние магнита на ориентацию даже после его снятия (рис. 16.6; см. также Baker, 1984a, b, 1985). Этим же можно объяснить и влияние магнитной активности перед опытом на ориентационные способности человека и голубей.

Если последнее предположение справедливо, то это могло бы означать, что и в естественных условиях гипотетический магниторецептор, состоящий из частиц магнетита, находится в динамичном состоянии. Тогда высокое отношение «предшественник/магнетит» у пчел (Kuterbach et al., 1982) можно было бы объяснить тем, что в магниторецепторе постоянно происходит перестройка частиц магнетита. Это может быть связано с группированием или другими нарушениями расположения частиц магнетита во времени и с необходимостью замены их другими частицами оптимального размера и ориентации; в таком случае положение тела человека во время сна может играть роль в поддержании оптимальных характеристик магниторецептора.

Предположим, что у каждого индивидуума магнитные частицы в голове располагаются вполне определенным образом, зависящим от его ориентации во время сна (рис. 26.7). Предположим также, что испытуе-

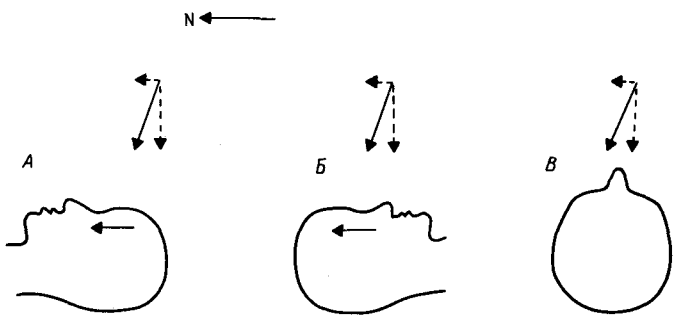


Рис. 26.7. Гипотеза, объясняющая влияние ориентации испытуемого во время сна на его магниторецепцию, исходя из упорядочения магнитных частиц в голове (Baker, 1984 a). Штриховые стрелки указывают направление вертикальной и горизонтальной компонент геомагнитного поля в умеренных широтах северного полушария. Поскольку человек, спящий ногами на север (*А*), время от времени поворачивается во сне, вертикальная компонента исчезает, и возникает четкая ориентировка частиц. Соответственно днем диполи в голове такого человека направлены примерно таким же образом, что и вектор геомагнитного поля. У человека же, спящего ногами на юг (*Б*), днем диполи ориентируется антипараллельно геомагнитному полю. У человека, ориентированного во время сна в направлении восток–запад (*В*), исчезают и вертикальная, и горизонтальная компоненты. Какая-то упорядоченность частиц в этом случае может иметь место только в том случае, если человек спит на правом или левом боку разное время.

мого обучают связывать определенный сигнал от магниторецептора с определенным компасным направлением. Тогда любое изменение в расположении магнитных частиц может привести к изменению сигналов, генерируемых магниторецептором для каждого компасного направления, и в результате может возникнуть ошибка в интерпретации компасного направления, сохраняющаяся и после устранения искусственного магнитного поля. В этом случае эффект последействия будет сохраняться до тех пор, пока старые или вновь образовавшиеся частицы магнетита не займут исходное положение благодаря определенной ориентации испытуемого во время сна или до тех пор, пока человек не научится ассоциировать новые сигналы магниторецептора с истинным компасным направлением. Однако, даже если переориентация частиц приведет к неверной интерпретации компасного направления, это вовсе не означает, что интерпретация угла поворота в геомагнитном поле также будет неверной.

Большинство (а возможно, и все) результатов опытов с вращающимся креслом и автобусных экспериментов совместимы с представлением о наличии магниторецептора, состоящего из частиц, способных к ориентации и переориентации как в естественных условиях, так и при искусственных воздействиях в ходе опыта. Перед нами стоит сейчас чрезвычайно интересная задача: построение внутренне непротиворечивой модели, которая позволит предсказать изменение ориентационной способ-

ности под влиянием определенного изменения в расположении частиц. Если мы сможем получить предсказуемые и воспроизводимые эффекты в опытах, основанных на такой модели, это позволит нам надеяться, что мы приближаемся к разрешению одной из наиболее интересных задач в биологии.

6. Заключение

Физиологические реакции приматов на изменения магнитного поля исследовали на обезьянах и на человеке. Был сделан вывод, что магнитные бури и сильные искусственные магнитные поля оказывают неблагоприятное влияние на физиологические процессы у приматов. С другой стороны, искусственные, но слабые магнитные поля, приложенные к поврежденной костной ткани, способствуют ее заживлению. Однако лишь немногие из этих физиологических реакций явным образом связаны с магниторецепцией. Исследование магниторецепции проводилось на людях, у которых изучали три типа поведенческих реакций так называемую реакцию лозоходцев, компасную ориентацию и ориентацию на цель. Результаты всех этих опытов позволяют предположить наличие магниторецептора в передней части головы, примерно на уровне глаз, но, вероятно, за ними; изучение реакции лозоходцев указывает также на существование магниторецептора в области надпочечников. Магнитометрическое и гистологическое исследования тканей человека показали, что надпочечники и костная ткань клиновидно-решетчатого синуса обладают повышенной остаточной намагниченностью и, вероятно, содержат отложения железа. Исследование компасной и целевой ориентации позволяет высказать предположение о том, что окружающее магнитное поле может влиять на магниторецепторы, изменяя упорядоченность магнитных частиц. В ряде случаев такие перестройки могут не ухудшать, а улучшать ориентационные способности человека.

Благодарности. Образцы тканей человека были предоставлены нам проф. Ейтсом, д-ром М. И. Райтом и сотрудниками факультета патологии Манчестерского университета. Д-р П. Дэгли и факультет геофизики Ливерпульского университета позволили использовать их магнитометр. Геомагнитная группа IGS (Эдинбург) снабдила нас сведениями о магнитной активности. В Манчестере автобусные эксперименты были проведены мною совместно с д-ром С. Е. Р. Бэйли (1979 г.), д-ром Дж. Г. Мазер (1979–1982 г.г.) и Р. Г. Мэрфи (1982 г.), в Принстоне – с проф. Дж. Л. Гоулдом (1981 г.), в Корнелле – с проф. К. Адлером (1981 г.). Р. Г. Мэрфи провел очень трудоемкую серию опытов с вращающимся креслом на манчестерских школьниках; около сотни друзей, членов моей семьи и студентов участвовали в качестве экспериментаторов в других аналогичных опытах. Д-р П. Земм, д-р Дж. Ратклиф, проф. Дж. Киршвинк и С. Хеммингс предоставили полезные литера-

турные ссылки. Я искренне благодарен всем им, а также тем, кто участвовал в опытах в качестве испытуемых (примерно 1000 человек). Работа финансировалась SERC Grant GR/B74337.

Литература

Alexander H. S. (1962). Biomagnetics – The biological effect of magnetic fields, Am. J. Med. Electron., **1**, 181–187.

Aneshansley D. J., Larkin T. S. (1981). V-test is not a statistical test of "homeward" direction, Nature, **293**, 239.

Baker R. R. (1980). Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacement: Possible involvement of a magnetic sense, Science, **210**, 555–557.

Baker R. R., 1981. Human Navigation and the Sixth Sense, Hodder and Stoughton, London.

Baker R. R., 1982. Migration: Paths through Time and Space, Hodder and Stoughton, London.

Baker R. R. (1984a). Signal magnetite and direction finding, Phys. Technol., **15**, 30–36.

Baker R. R., 1984b. Bird Navigation: The Solution of a Mystery? Hodder and Stoughton, London.

Baker R. R., 1985. Exploration and navigation: The foundation of vertebrate migration. In: Migration: Mechanisms and Adaptive Significance (M. A. Rankin, ed.), Port Aransas Marine Laboratory, Port Aransas.

Baker R. R., Mather J. G., 1982. A comparative approach to bird navigation: Implications of parallel studies on mammals. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 308–312.

Baker R. R., Mather J. G., Kennaugh J. H. (1982). The human compass? EOS, **63**, 156.

Baker R. R., Mather J. G., Kennaugh J. H. (1983). Magnetic bones in human sinuses, Nature, **301**, 78–80.

Barlow J. S. (1964). Inertial navigation as a basis for animal navigation, J. Theor. Biol., **6**, 76–117.

Barnothy M. F. (ed.), 1964. Biological Effects of Magnetic Fields, Vol. I, Plenum Press, New York.

Bassett C. A. L., Pawluk R. J., Pilla A. A. (1974). Augmentation of bone repair by inductively coupled electromagnetic fields, Science, **184**, 575–577.

Batschelet E., 1981. Circular Statistics in Biology, Academic Press, New York.

Beischer D. E., 1969. Vectorcardiogram and aortic blood flow of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in a strong superconductive electromagnet. In: Biological Effects of Magnetic Fields, Vol. 2 (M. F. Barnothy, ed.), Plenum Press, New York, pp. 241–259.

Beischer D. E. (1971). The null magnetic field as reference for the study of geomagnetic directional effects in animals and man, Ann. N. Y. Acad. Sci., **188**, 324–330.

Beischer D. E., Knepton J. C. (1944). Influence of strong magnetic fields on the electrocardiogram of squirrel monkeys, Aerosp. Med., **35**, 939–945.

Beischer D. E., Reno V. R., 1971. Magnetic fields and man; where do we stand today? In: AGARD Conference Proceedings N. 95, Part III, Special Biophysical Problems in Aerospace Medicine (A. M. Pfister, ed.), pp. C-12-1 – C-12-7.

Bird C., 1979. The Divining Hand: The 500-year-old Mystery of Dowsing, Dutton, New York.

Blakemore R. P. (1975). Magnetotactic bacteria, Science, **190**, 377–379.

Caffey J., 1978. Pediatric X-ray Diagnosis, 7th ed., Year Book, Chicago.

Drinker C. K., Thompson R. M. (1921). Does the magnetic field constitute an industrial hazard? J. Ind. Hyg., **3**, 117.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355.

Gärling T., Böök A., Lindberg E. (1979). The acquisition and use of an internal representation of the spatial layout of the environment during locomotion, Man Environ. Syst., **9**, 200–208.

Gatty H., 1958. Nature is your guide, Collins, London.

Gould J. L. (1980). Homing in on the home front, Psychol. Today, **14**, 62–71.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 1061–1063.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence. Science, **201**, 1026–1028.

Harvalik Z. V. (1978). Anatomical localization of human detection of weak electromagnetic radiation: Experiments with dowsers, Physiol. Chem. Phys., **10**, 525–534.

Howard I. P., Templeton W. B., 1966. Human Spatial Orientation, Wiley, New York.

Hudson W. H. (1922). On the sense of direction, Cent. Mag., **104**, 693–701.

Jaccard P., 1931. Le sens de direction et l'orientation lointain chez l'homme, Payot, Paris.

Juurmaa J. (1966). An analysis of the ability for orientation and operations with spatial relationships in general, Work Environ. Health, **2**, 45–52.

Keeton W. T., Larkin T. S., Windsor D. M. (1974). Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation, J. Comp. Physiol., **95**, 95–103.

Ketchen E. E., Porter W. E., Bolton N. E. (1978). The biological effects of magnetic fields on man, Am. Ind. Hyg. Assoc., J., **39**, 1–11.

Kholodov J. A., Alexandrovskaya S. N., Lukjanova S. N., Udarova N. S. 1969. Investigations of the reactions of mammalian brain to static magnetic fields. In: Biological Effects of Magnetic Fields, Vol. 2 (M. F. Barnothy, ed.), Plenum Press, New York, pp. 215–219.

Kirschvink J. L., 1981a. Biogenic magnetite (Fe_3O_4): A ferrimagnetic mineral in bacteria, animals, and man. In: Ferrites: Proceedings of the International Conference Japan, 1980, pp. 135–137.

Kirschvink J. L. (1981b). Ferromagnetic crystals (magnetite?) in human tissue, J. Exp. Biol., **96**, 333–335.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field sensitivity in animals, BioSystems, **13**, 181–201.

Kotleba J., Bielek J., Glos J., Bárta J. (1973). O možnom vplyve magnetického pol'a zeme na spánok človeka, Cs. Fysiol., **22**, 459–460.

Kuterbach D. A., Walcott B., Reeder R. J., Frankel R. B. (1982). Iron-containing cells in the honey bee (*Apis mellifera*), Science, **218**, 695–697.

Larkin T. S., Keeton W. T. (1976). Bar magnets mask the effect of normal magnetic disturbances on pigeon orientation, J. Comp. Physiol., **110**, 227–231.

Lewis D., 1972. We, the Navigators, Australian National University Press, Canberra.

Lord F. E. (1941). A study of spatial orientation of children, J. Educ. Res., **34**, 481–505.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Malmstrom V. H. (1976). Knowledge of magnetism in pre-Columbian Mesoamerica, Nature, **259**, 390–391.

Maresh M. M. (1940). Paranasal sinuses from birth to late adolescence, Am. J. Dis. Child., **60**, 58.

Mather J. G., Baker R. R. (1981). Magnetic sense of direction in woodmice for route-based navigation, Nature, **291**, 152–155.

Mather J. G., Baker R. R., Kennaugh J. H. (1982). Magnetic field detection by small mammals, EOS, **63**, 156.

Murayama M. (1965). Orientation of sickled erythrocytes in a magnetic field, Nature, **206**, 420–422.

Phillips J. B., Adler K., 1978. Directional and discriminatory responses of salamanders to weak magnetic fields. In: Animal Migration, Navigation, and Homing (K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, eds.), S Springer-Verlag, Berlin, pp. 325–333.

Rocard Y., 1964. Le Signal du Sourcier, Dunod, Paris.

Schneider F. (1961). Beeinflussung der Activät des Maikafers durch Veranderung der gegenseitigen Lage Magnetischer und elektrischer Felder, Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., **33**, 232–237.

Southern W.E. (1971). Gull orientation by magnetic cues: A hypothesis revisited, Ann. N.Y. Acad. Sci., **188**, 295–311.

Srivastava B.J., Saxena S. (1980). Geomagnetic–biological correlations: Some new results, Indian J. Radio Space Phys., **9**, 121–126.

Towe K.M., Lowenstam H.A. (1967). Ultrastructure and development of iron mineralization in the radular teeth of *Chryptochiton stelleri* (Mollusca), J. Ultrastruct. Res., **17**, 1–13.

Viguier C. (1982). Le sens de l'orientation et ses organs chez les animaux et chez l'homme, Rev. Philomath., **14**, 1–36.

von Lucannas F. (1924). On the sense of locality in men and animals, Rev. Revs., **70**, 218.

Walcott C., 1982. Is there evidence for a magnetic map in homing pigeons? In: Avian Navigation (F. Papi and H.G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 99–108.

Wiltschko R., Wiltschko W. (1978). Relative importance of stars and magnetic field for the accuracy of orientation in night-migrating birds, Oikos, **30**, 195–206.

Worchel P. (1951). Space perception and orientation in the blind, Psychol. Monogr., **65**, 3–32.

Yorke E.D. (1981). Sensitivity of pigeons to small magnetic field variation, J. Theor. Biol., **89**, 533–537.

Zusne L., Allen B. (1981). Magnetic sense in humans? Percept. Mot. Skills, **52**, 910.

Глава 27

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО ПОВОДУ СТАТИСТИЧЕСКИХ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЕМОВ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ БЭКЕРОМ

Том Дэйтон[1]

Глава, написанная Робином Бэкером, содержит методические и фактические ошибки в подразделах «Статистический анализ» и «Результаты», входящих в разделы «Компасная ориентация» и «Ориентация на цель». Сомнение вызывает и подраздел «Физиология» в разделе «Магниторецепторы». Все это существенно снижает ценность выводов, сделанных автором.

1. Статистический анализ

Сравнение средних, полученных при двух разных условиях, без построения и проверки формальной гипотезы непригодно для убедительного анализа данных. При сравнении статистик V-критериев для двух групп, коэффициентов корреляции или каких-либо других статистик необходимо использовать такой же подход, как и в случае более привычных статистик (например, средних). Нередко Бэкер делает некорректный вывод о статистическом различии между двумя группами, сравнивая результаты применения двух одновыборочных критериев. Например, ему следовало применить U-критерий Уилкоксона – Манна – Уитни в модификации Уолрофа (Batschelet, 1981, p. 125–128) ко *всем*, а не к некоторым специально выбранным случаям.

Односторонние критерии обычно нельзя использовать лишь на том основании, что мы можем «четко предсказать» ожидаемое направление. В этом проявляется разница между статистическими и «поисковыми» методологиями, о чем свидетельствует относительно редкое использование односторонних критериев в поведенческих работах, несмотря на изобилие в них «четких предсказаний». Исследователей интересует обычно любое различие между группами, даже если ожидается, что это различие имеет направленный характер. Бэкера, очевидно, интересовал

[1] *Tom Dayton*, Department of Psychology, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019.

любой эффект искусственных магнитных полей, поэтому он рассматривал «неожиданное» различие вовсе не как отсутствие различий; следовательно, его исходная гипотеза не была направленной.

Опасность применения одностороннего критерия в тех случаях, когда следует использовать двухсторонний, связана с удвоением вероятности появления ошибки I рода (т. е. ошибочного отрицания нулевой гипотезы). Статистические результаты, значимые на уровне $\alpha < 0{,}10$ в случае двухстороннего критерия, автоматически сводятся к значимым на уровне $\alpha < 0{,}05$ простым формальным принятием одностороннего критерия.

Я полагаю, что при анализе результатов, полученных Бэкером, следует использовать ненаправленные гипотезы, поскольку мы слишком мало знаем о возможных механизмах магнитного чувства у человека, чтобы с уверенностью говорить о наличии какого-либо эффекта вообще. В главе, написанной Бэкером, нет оснований принимать направленную гипотезу для совершенно нового круга явлений хотя бы по той причине, что она является обзором.

Иногда применение односторонних критериев оправдывают тем, что цена ошибки, связанной с отбрасыванием нулевой гипотезы (т. е. риск не обнаружить новое явление), больше, чем цена ошибочного предположения о наличии этого явления. Однако в таких случаях (и особенно в поисковом исследовании) необходимо использовать двухсторонние критерии и высокие значения α (более 0,10). Использование односторонних критериев неявным образом увеличивает вероятность появления ошибки I рода.

Бэкер справедливо указывает, что если данные не являются независимыми, необходимо анализировать их на более высоком уровне, чем «уровень один» (обычно называемый в литературе уровнем 1-го порядка). В таком случае нужно объединять данные по отдельным индивидуумам, опытам и т. п. до тех пор, пока результаты не станут независимыми. Анализ 2-го порядка широко используется в работах по ориентации, поскольку оценки направления, произведенные испытуемыми, почти всегда зависят от предыдущих оценок. Например, если испытуемый, участвующий в автобусных опытах, решил, что первый пункт, в котором была сделана остановка, находится к югу от дома, то, будучи перевезен на небольшое расстояние, он, вероятно, не станет думать, что находится теперь к северу. Следовательно, нужно усреднить оценки, сделанные испытуемым при определении направления во всех пунктах, и рассматривать результаты усреднения как единственную экспериментальную точку с $r = 1$.

Применение же анализа третьего порядка бывает целесообразно лишь в очень редких случаях. Бэкер неправ, утверждая, что если анализ 2-го порядка хорош, то анализ 3-го порядка еще лучше. Последний имеет смысл применять только тогда, когда есть причины подозревать, что испытуемые не являются независимыми друг от друга. У меня нет оснований для такого предположения, но если оно все-таки справедливо, то это значит, что опыты были так плохо организованы и проведены,

что полученным в них данным нельзя доверять независимо от примененного статистического анализа. Анализ более высокого порядка обладает определенными недостатками, поэтому не следует прибегать к нему, не будучи уверенным, что это совершенно необходимо. Цель его состоит в том, чтобы ценой частичной утраты информации, содержащейся в исходных данных, получить надежную оценку. Если исходные данные слабо зависят друг от друга, то при переходе к анализу более высокого порядка утрачивается довольно много независимой информации, и в таком случае, вероятно, лучше использовать анализ более низкого порядка.

Так, например, испытуемые, участвующие в автобусных опытах, по всей видимости, независимы друг от друга, поэтому следует использовать анализ 2-го, но не 3-го порядка. В то же время оценки, даваемые испытуемыми, которые участвуют не в одной, а в нескольких поездках, вероятно, не будут независимыми. Испытуемые могут рассуждать таким образом: «Вчера они везли меня к югу, но есть только одна длинная дорога в южном направлении; вероятно, они не повезут меня в одно и то же место два раза подряд, так что сегодня я вряд ли нахожусь к югу от дома». В данном случае более приемлем анализ 3-го порядка.

Наконец, поскольку в этой главе используется много критериев, фактическая вероятность ошибки I рода значительно превышает вероятность такой ошибки для отдельных критериев; это недостаток любого мета-анализа. Фактическая вероятность ошибки достигает очень большой величины, 0,5, при использовании 13,5 независимых критериев, в то время как для каждого из них она равна 0,05. (Отметим, что поскольку не все критерии, использованные Бэкером, являются независимыми, величина 0,5 достигается при большем их числе.) Значимый результат может быть получен чисто случайно, поэтому очень важно проверить его адекватность, проведя несколько аналогичных экспериментов. Для этого и следует использовать формальный мета-анализ, которым пренебрегает Бэкер.

2. Опыты с вращающимся креслом (разд. «Результаты»)

Когда в опытах с вращающимся креслом Бэкер попытался определить, ухудшается ли средняя точность оценок (средняя по всем испытуемым) в последней (восьмой) пробе по сравнению с первой, он не мог адекватно оценить, в какой мере испытуемые используют инерционное чувство. Здесь он опять-таки не применил формальный тест на различие между группами. Я согласен с тем, что характер различия не свидетельствует об использовании испытуемыми инерционного чувства (r в восьмой пробе больше, чем в первой), однако это различие – всего 0,047 – столь мало, что оно скорее всего является случайным. Заметим, что в данном случае следует руководствоваться только длиной вектора r, поскольку

инерциальная ошибка у всех испытуемых должна быть случайной по величине и направлению; средний угол в первой пробе должен быть таким же, что и в восьмой. Из предположения об использовании инерционного чувства следует, что число испытуемых, сделавших самые большие ошибки в восьмой пробе, должно быть больше, чем в первой, поэтому r, вычисленное для восьмой пробы, должно быть меньше, чем для первой. Однако я сильно сомневаюсь в правомочности такого сопоставления двух оценок. Кумулятивная ошибка, связанная с инерционным чувством, по-видимому, слишком мала по сравнению с другими эффектами, поэтому следовало бы проанализировать тенденцию изменения оценок в восьми пробах у каждого отдельного испытуемого.

Второй метод, использованный Бэкером для выявления инерционного чувства, фактически является просто тестом на выявление «хороших» и «плохих» испытуемых как таковых. Скорее всего «плохие» испытуемые будут одинаково «плохими» при определении как второй, так и первой оценок независимо от того, каким чувством они пользуются – магнитным или инерционным. Следовательно, этот способ бесполезен для выделения кумулятивной ошибки, присущей инерционному чувству.

3. Данные принстонских опытов не подтверждают выводов Бэкера

Я присутствовал при проведении серии опытов Принстон-2, вел счет некоторых карточек с ответами и при помощи компьютера вычислял по исходным данным статистики 2-го порядка. Я указал Гоулду на расхождения между моими данными и результатами его работы (Gould, Able, 1981), и он прислал мне поправки, сделанные после проверки карточек с ответами. Гоулд любезно предоставил в мое распоряжение и исходные данные серии опытов Принстон-1, из которых я определил статистики 2-го порядка. Из всех принстонских опытов значимая ориентация по направлению к дому наблюдалась лишь у группы испытуемых с магнитами в серии Принстон-1 (табл. 27.1). Заметим, что характер различия между «магнитной» и контрольной группами в сериях Принстон-1 и Принстон-2 неодинаков, и это наводит на мысль, что значимый результат в серии Принстон-1 является случайным; вероятность получения по меньшей мере одного значимого результата случайным образом при проведении 12 принстонских опытов, представленных в табл. 27.1, составляет около 40%.

Бэкер никогда не сообщал о незначимости различий между «магнитной» и контрольной группами в серии Принстон-2, а указывал лишь на значимость такого различия в серии Принстон-1; выводы о такой значимости были основаны на расчетах, проведенных *им самим*. Однако в этой серии он необоснованно использовал односторонний критерий; применение же корректного для данного случая двухстороннего крите-

Таблица 27.1. Анализ 2-го порядка применительно к результатам принстонских опытов[1)]

Данные	n	e[2)]	r	V
Контрольные испытуемые		Принстон-1		
02.05.80	20	−94,3	0,3709	−0,551
30.10.80	15	−172,6	0,3074	−4,573
31.10.80 и 24.11.80	19	−95,7	0,2783	−0,527
Итого[3)]	50	−107,4	0,2329	−3,485
Испытуемые с магнитом				
2.5.80	20	−6,4	0,3348	6,653**
Контрольные испытуемые		Принстон-2		
16.2.81	20	−8,8	0,1733	3,426
17.2.81	19	44,7	0,1928	2,605
18.2.81[4)]	10	−8,9	0,1235	1,220
Итого[3)]	45	19,0	0,1436	6,110*)
Испытуемые с магнитом				
18.2.81	15	13,1	0,2131	3,113
Все американские контрольные данные				
Принстон-1[3)]	50	−107,4	0,2329	−3,485
Принстон-2[3)]	45	19,0	0,1436	6,110*)
Олбани[5)]	10	77	0,14	0,315
	9	79	0,17	0,292
Корнелл[5)]	30	20	0,541	15,251***)
Итого	144	−1,8	0,1284	18,485**)

Испытуемые с магнитом по отношению к контрольным испытуемым

	$n_{маги}$	$n_{контр}$	U по Уолрофу
Принстон-1 2.5.80	20	20	188,5
Принстон-2 18.2.81	15	10	62

[1)] Все критерии – двухсторонние. Сравните эту таблицу с табл. 26.4.

[2)] e – угловое отклонение 2-го порядка по отношению к направлению на дом.

[3)] При анализе оценок четырех испытуемых в серии Принстон-1 использован анализ 3-го порядка, поскольку эти испытуемые участвовали в опытах 30.10.80 и 31.10.80; в случае других испытуемых я пренебрег их неоднократным участием в опытах, поскольку между опытами был большой перерыв. Сходным образом были обработаны результаты четырех испытуемых в контрольной группе опытов Принстон-2.

[4)] Оценки одного испытуемого, которые дали $r = 0$, были исключены из анализа.

[5)] Я не обсчитывал исходные данные опытов в Олбани и Корнелле и никак не проверял их.

*) $0{,}05 < P < 0{,}10$; **) $0{,}01 < P < 0{,}05$; ***) $P < 0{,}0001$.

рия к его неверным числам приводит к незначимому результату. Я не обнаружил никакой значимой разницы между «магнитной» и контрольной группами ни в серии Принстон-1, ни в серии Принстон-2. Здесь особенно уместны двухсторонние критерии, поскольку используются противоположные гипотезы: от предположения о том, что постоянные магниты облегчают ориентацию (например, в манчестерских опытах

1981–82 гг.; гл. 26), до предположения об их «дезориентирующем» эффекте (например, в опытах, проводившихся в Бернард-Кастле, о чем впервые сообщил Бэкер в 1980 г.).

Итак, я в отличие от Бэкера считаю, что в принстонских опытах серии 2 ни в «магнитной», ни в контрольной группах не наблюдается значимой ориентации к дому; такая ориентация имела место лишь для «магнитной» группы в серии 1. Хотя анализ результатов всех контрольных опытов, проведенных в Америке (см. табл. 27.1), обнаруживает значимый эффект, это связано, по-видимому, с большим вкладом, вносимым нетипичными данными корнеллских опытов, которые могут быть подвергнуты сомнению (см. примечание к гл. 29). Различия между «магнитной» и контрольной группами в сериях Принстон-1 и Пристон-2 не являются значимыми. Таким образом, единственный результат автобусных опытов, который мог бы свидетельствовать о наличии чувствительности к магнитному полю (различие между «магнитной» и контрольной группами), не был воспроизведен никем, кроме самого Бэкера.

4. Сравнение «магнитной» и контрольной групп в опытах Бэкера

Бэкер привел результаты сравнения «магнитной» и контрольной групп, участвующих в серии опытов в Бернард-Кастле, только для п. 1! Однако в этих опытах было по две остановки (Baker, 1980), и, следуя четкой логике Бэкера, которой он придерживался в других случаях, описанных в гл. 26, а также его обычной практике, следовало бы усреднить оценки, делаемые испытуемым в обоих пунктах, и применить критерий Уолрофа 2-го порядка. Я проделал эту процедуру для п. 1 опытов в Бернард-Кастле и в отличие от Бэкера ($U = 69$) нашел, что различие является незначимым ($U_{15,16} = 93$, $P > 0{,}05$, двухсторонний критерий). Включение данных, полученных в п. 2, еще более ухудшило бы этот результат, поскольку для них $U_{15,16} = 113$, $P \gg 0{,}05$. Хотя я не мог провести анализ 2-го порядка из-за отсутствия сведений об испытуемых, я ради любопытства провел анализ 1-го порядка и получил $U_{30,32} = 405$, $P \leqslant 0{,}29$. (Заметим, что при проведении всех этих анализов была использована правильная методика приписывания средних рангов одинаковым значениям.)

Таким образом, в противоположность утверждению Бэкера различия между «магнитной» и контрольной группами являются незначимыми во всех случаях – рассматриваются ли данные, полученные в п. 1 и 2, или объединенные данные, применяются ли статистики 1-го или 2-го порядка.

Анализ результатов остальных манчестерских опытов 1979 1980 гг. (в которые входили и опыты в Бернард-Кастле) тоже не выявил значимых различий между «магнитной» и контрольной группами, хотя, по мнению Бэкера, такие различия существуют. Это же относится и к манчестерским опытам 1981–1982 гг.

Если Бэкер был прав в том, что в «магнитной» группе в Бернард-Кастле способность к ориентации ослаблена, то почему позже (в остальных манчестерских опытах 1979–1980 и 1981–1982 гг.) наблюдалась противоположная тенденция? Это расхождение указывает по меньшей мере на необходимость применения двухсторонних критериев, а скорее всего означает, что результат является случайным. Отметим, что применение в манчестерских опытах 1981–1982 гг. таких же магнитных брусков, что и в Бернард-Кастле, не дало такого же эффекта.

5. Сравнение «магнитной» и контрольной групп с использованием индекса К-6

Бэкер не применил формального теста на различие корреляции между способностью к ориентации и индексом К-6 для «магнитной» и контрольной групп (табл. 26.5). Я провел z-преобразования Фишера и не обнаружил значимых различий между группами (табл. 27.2). Таким образом, наличие магнита, по-видимому, не влияло на корреляцию между магнитной активностью и ориентацией испытуемого. Еще одним подтверждением того, что необходимо было применять двухсторонние критерии, является тот факт, что влияние магнитов, прикрепленных к голове испытуемых, оказывалось противоположным, когда о нем судили по компасной оценке или по указательному жесту.

Таблица 27.2. Сравнение z-преобразований Фишера для «магнитных» и контрольных групп. Корреляции между К-6 (показателем магнитной активности) и способностью к ориентации на цель[1)]

	Контрольная группа	«Магнитная» группа	F	P
Компасные оценки				
Корреляция	−0,905	−0,310		
z-преобразование	−1,499	−0,320	0,9686	0,063
Указательный жест				
Корреляция	0,452	−0,310		
z-преобразование	0,4872	−0,320	0,8997	0,200

[1)] Корреляции для испытуемых с магнитами не отличались значимым образом от корреляции для контрольных испытуемых. Данные о корреляции взяты из табл. 26.5. Для каждого из четырех условий $n = 8$. Оба критерия двухсторонние.

6. Физиология магниторецепторов

В разд. 4 Бэкер несколько раз необоснованно использовал односторонние критерии. Так, применение двухстороннего критерия не подтвержда-

ет гипотезу о роли одежды испытуемого и об ориентации его кровати (север–юг или восток–запад), которую высказал Бэкер исходя из одностороннего критерия. Аналогичным образом Бэкер некорректно оценивал связь между ориентацией испытуемого во время сна, с одной стороны, и временем проведения опыта и характером одежды, – с другой. Правда, выводы, которые можно сделать из этих данных, не изменяются и при использовании двухсторонних критериев.

7. Заключение

Относительно статьи Бэкера можно высказать четыре замечания методологического характера. Перечислим их в том порядке, в котором уменьшается их важность.

1. Принстонские данные вопреки заверениям Бэкера не подтверждают его гипотезу.

2. Бэкер часто не использовал надлежащие статистические критерии при сравнении «магнитной» и контрольной групп; применение таких критериев обычно показывает, что эти группы не различаются.

3. Применение односторонних критериев вместо двухсторонних вдвое повышает вероятность ошибочного выявления эффекта. Большинство односторонних критериев у Бэкера не достигает значений, соответствующих $\alpha = 0{,}05$ при использовании двухстороннего варианта.

4. Необоснованное применение анализа 3-го порядка уменьшает количество информации, извлекаемой из исходных данных при помощи статистических приемов.

Благодарности. Я благодарен Джозефу Ли Роджерсу за ценные замечания.

Литература

Baker R. R. (1980). Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacement: Possible involvement of a magnetic sesnse, Science, **210**, 555–557.

Batschelet E., 1981. Circular Statistics in Biology, Academic Press, New York.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 1061–1063.

Глава 28

НАВИГАЦИОННЫЕ СПОСОБНОСТИ ЧЕЛОВЕКА. ПОПЫТКИ ВОСПРОИЗВЕСТИ АВТОБУСНЫЕ ОПЫТЫ БЭКЕРА

Кеннет П. Эйбл, Уильям Ф. Дженджитс[1]

Как сообщается в работах Бэкера (Baker, 1980; 1981), испытуемые, у которых завязаны глаза, по-видимому, могут определять направление, в котором находится их дом (начальная точка поездки), при помощи письменной или устной оценки или указательного жеста рукой. Способность к ориентации была выражена в достаточно сильной степени и статистически значимые результаты были получены для групп, состоящих из 10–20 человек. Кроме того, по данным Бэкера, способность правильно указывать направление к дому иногда, по-видимому, ухудшалась, если к голове испытуемых прикрепляли магнитные бруски или катушки Гельмгольца (см., однако, комментарии Дэйтона, гл. 27). За исключением одного совместного опыта в Корнелле (гл. 29), все другие попытки повторить этот простой эксперимент Бэкера не привели к успеху (Gould, Able, 1981; гл. 27).

По нашему мнению, ситуация, обрисованная в главе, которая написана Бэкером, существенно отличается от реальной. Проведенные недавно опыты по перевозке испытуемых, особенно те из них, в которых было несколько остановок, привели к гораздо худшим результатам (см. табл. 26.3); они показали, что в целом наблюдается лишь очень слабая способность оценивать направление к дому, которую можно выявить при помощи статистического анализа высших порядков. Кроме того, оказалось, что ориентация испытуемых, к голове которых прикреплен магнитный брусок, не ухудшается, а, по-видимому, улучшается. Во всяком случае, ситуация здесь остается неясной.

Уже после первых сообщений Бэкера мы попытались воспроизвести основной феномен – способность испытуемых с завязанными глазами определять направление к дому. Две такие попытки были описаны вкратце в работе Gould, Able, 1981. Здесь мы даем сводку всех опытов по

[1] *Kenneth P. Able, William F. Gergits*, Department of Biology, State University of New York, Ablany, New York 12222.

перевозке людей, проведенных к настоящему времени. Для сравнения мы использовали такой же поход, что и Бэкер, применив анализ 2-го порядка для случаев с несколькими остановками во время поездки.

Что касается определения направления в конечной точке пути при помощи указательного жеста, то все индивидуальные и сгруппированные данные не отличались от случайных (табл. 28.1; рис. 28.1, *А*). Среднее по пяти испытаниям превышало 85°, а незначимое среднее по всем данным было направлено в обратную сторону по отношению к дому.

Письменные компасные оценки направления к дому были немного лучше. Средние для каждого из четырех испытаний были меньше 79°, и лишь в одном из них был выявлен значимый по V-критерию средний вектор. В опытах со многими остановками статистически значимый результат был получен только для одного пункта (первая остановка в опыте, проведенном 16 апреля 1981 г.). Однако в этот день, как и в опыте 7 мая 1981 г., средние для первых трех остановок были несколько меньше. Распределение, представленное на рис. 28.1, *Б*, обнаруживает наличие слабой ориентации ($r = 0{,}289$, $P < 0{,}05$, V-критерий), причем среднее угловое отклонение составляет + 38°.

При обсуждении этих данных, а также некоторых результатов Бэкера необходимо учитывать ряд моментов.

1. Мы не проводили опытов, в которых к голове испытуемых был прикреплен магнит, а пытались прежде всего получить воспроизводимые данные, свидетельствующие о способности человека определять направление к дому. Не получив четкого эффекта, мы не могли ставить дальнейшие опыты с наложением искусственного магнитного поля.

2. Если гипотеза Бэкера о навигации, основанной на магнитном чувстве, справедлива, то непонятно, почему компасные оценки, представленные в письменном виде, точнее указательных оценок. Интуитивно более вероятной представляется обратная ситуация. Но даже по данным самого Бэкера (см. табл. 26.3) указательные оценки в целом оказываются гораздо хуже, чем компасные оценки, представленные в письменном виде. С другой стороны, если испытуемый пытается построить мысленную карту, основанную на оценке направлений поворотов, ускорений и других особенностей траектории, то более верными должны быть именно письменные оценки. Чтобы достичь нужной точности, испытуемый должен лишь изобразить, что он находится, скажем, в северо-восточном квадранте по отношению к дому. Суметь же указать на юго-запад, используя инерционное чувство, гораздо труднее.

3. Исходя из нашего личного опыта как испытуемых, а также из ответов других испытуемых на вопросы, задаваемые после каждой пробы, мы полагаем, что в основе слабо выраженной способности к ориентации, проявляющейся при письменных оценках, может лежать использование инерциальных ориентиров. В опытах с бóльшим числом остановок отмечалась лучшая ориентация на трех первых остановках и последующее быстрое ее ухудшение (рис. 28.2). Сходная тенденция, вероятно, имела место и в принстонских опытах. Такой эффект согласу-

Таблица 28.1. Сводка групповых оценок направления к дому в опытах, в которых испытуемых перевозили в темных очках[1)]

Дата	Место назначения	Расстояние, км	Число остановок	Число испытуемых	Средний вектор		V-критерий
					e°	r	
Оценки, сделанные указательным жестом руки							
24 апреля 1980 г.	Смолли-Роуд	16	1	10	+105	0,25	Незначимо
24 апреля 1980 г.	Олд-Чэтэм	17	1	9	+140	0,19	»
16 апреля 1981 г.	Микэниквилл	77	5	17	−85	0,18	»
7 мая 1981 г.	»	77	5	9	−116	0,33	»
2 марта 1984 г.	Олд-Чэтэм	17	1	22	+144	0,16	»
Компасные оценки в письменной форме							
24 апреля 1980 г.	Смолли-Роуд	16	1	10	+77	0,14	»
24 апреля 1980 г.	Олд-Чэтэм	17	1	9	+79	0,17	»
16 апреля 1981 г.	Микэниквилл	77	5	17	−17	0,35	<0,05
7 мая 1981 г.	»	77	5	9	+50	0,37	»

[1)] Оценка направления путем указательного жеста проводилась только в конечном пункте поездки. В поездках с несколькими остановками производили анализ 2-го порядка компасных определений направления в письменной форме, при этом усредняли данные, полученные на нескольких остановках для каждого отдельного испытуемого.

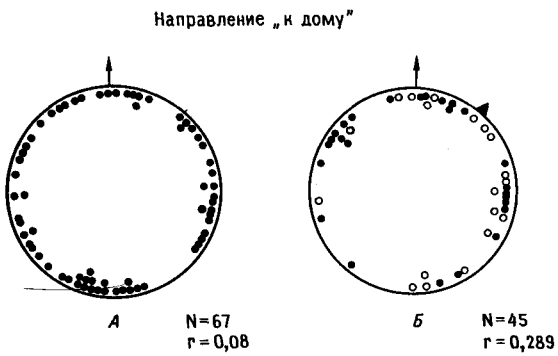


Рис. 28.1. Распределение оценок направления к дому в автобусных опытах. Испытуемым завязывали глаза и перевозили их в автобусе, окна которого были покрыты алюминиевой фольгой. *А*. Указательные оценки, даваемые испытуемыми во время остановки, когда их выводили по одному из автобуса (при этом на них по-прежнему были одеты темные очки). *Б*. Компасные оценки направления к дому, сделанные в письменной форме. Светлые кружки – оценки, сделанные в поездке с одной остановкой, темные кружки – результат усреднения пяти оценок, сделанных в одной поездке с многими остановками. r – длина среднего вектора, N – число испытуемых.

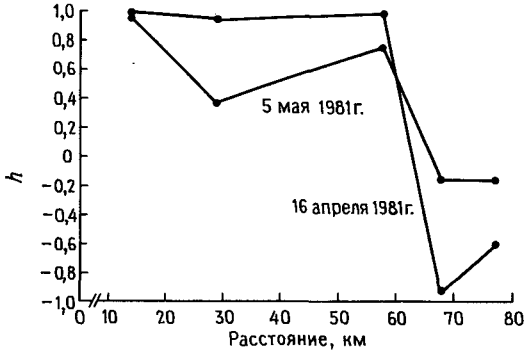


Рис. 28.2. Зависимость компоненты, направленной к дому [она равна $\cos(\alpha-\beta)$, где α – среднее направление для данного распределения, β – направление к дому] от расстояния, на которое испытуемые были увезены от исходного пункта.

ется с гипотезой о доминирующей роли инерционной системы (в этом случае ошибки должны накапливаться в ходе поездки), но противоречит предположению Бэкера.

4. Если наше предположение о важности инерционной системы справедливо, то очень большую роль должен играть выбор маршрута. Он должен содержать много медленных плавных поворотов с остановками, расположенными в разных квадрантах относительно дома. При этом перемещения должны происходить на достаточно большие расстояния: испытуемый, правильно определивший, что его перевезли в западном направлении, не сможет оказаться к востоку от дома до тех пор, пока его не перевезут на значительное расстояние.

Все это следует иметь в виду при обсуждении наших результатов, и мы надеемся на правильную их интерпретацию и со стороны других исследователей. Самое важное – это то, что их нельзя рассматривать как подтверждение опытов Бэкера. Указательные оценки направления к дому были совершенно случайными, а письменные оценки свидетельствовали о гораздо менее выраженной способности к ориентации, чем в опытах Бэкера. Статистически значимая ориентация наблюдалась только в одном опыте, причем на этот результат сильно влияли оценки, сделанные на первой остановке. Связана ли слабо выраженная способность оценивать направление к дому, наблюдавшаяся при использовании описательного метода, с магнитным чувством, мы не знаем. Если учесть имеющиеся данные, то, как нам кажется, следует отдать предпочтение менее привлекательной гипотезе: слабая ориентация, иногда проявляемая испытуемыми, основана на использовании ориентиров немагнитной природы, например инерциальных.

Литература

Baker R. R. (1980). Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacement: Possible involvement of a magnetic sense, Science, **210**, 555–557.

Baker R. R., 1981. Human Navigation and the Sixth Sense, Hodder and Stoughton.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 1061–1063.

Глава 29

ХОМИНГОВАЯ ОРИЕНТАЦИЯ У ЧЕЛОВЕКА. КРИТИКА И АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ГИПОТЕЗЫ

Крег Адлер, Крис Р. Пелки[1]

1. Введение

Бэкер (гл. 26) представил исчерпывающий обзор тестов по ориентации людей, позволяющий дать детальную оценку этого потенциально интересного и в высшей степени противоречивого феномена. Гипотеза о том, что люди, которых перемещают в пространстве с завязанными глазами, обнаруживают неосознаваемое компасное чувство, основанное на детекции магнитного поля Земли, была впервые высказана Бэкером (Baker, 1980) и проверена им в серии дополнительных экспериментов (см. ссылки в гл. 26). Однако в единственной попытке воспроизвести эти данные Гоулд и Эйбл (Gould, Able, 1931) не смогли подтвердить гипотезу Бэкера, и ее удовлетворительное обоснование до сих пор отсутствует.

Мы были заинтригованы исходными опытами Бэкера (Baker, 1980), и по нашему приглашению он прибыл в Корнеллский университет в феврале 1981 г., чтобы показать свою методику и подготовить нас к серии опытов, которые мы планировали провести сами. Эксперименты, проведенные Бэкером в Корнелле, дали наиболее статистически значимые из полученных когда-либо ранее результатов (см. табл. 26.3 и 26.4 в гл. 26). Это побудило нас подробно изучить их и тщательно подготовиться к нашим последующим опытам в Корнелле. В этой статье мы пытаемся суммировать данные корнеллских опытов и предложить альтернативное объяснение результатов, никоим образом не связанное с компасным чувством человека. Мы хотим рассказать также о моделировании с помощью метода Монте-Карло при той же величине выборок и числе остановок, что и в автобусных опытах Бэкера, проведенных в Англии (табл. 26.3 в гл. 26), а также способами обработки результатов. Хотя в нашей модели используются не истинные данные Бэкера, а «случайные» числа, мы получили статистически значимую

[1] *Kraig Adler* and *Chris R. Pelkie*, Section of Neurobiology and Behavior, Cornell University, Ithaca, New York 14853.

«ориентацию», сравнимую с результатами Бэкера. Наше намерение состоит в том, чтобы показать наличие альтернативных объяснений результатов автобусных опытов на людях. До тех пор пока не будет убедительно продемонстрирована реальность компасного чувства у людей, преждевременно, на наш взгляд, двигаться дальше и пытаться делать заключения о сенсорной основе этого чувства.

2. Автобусные опыты, проведенные в Итаке, шт. Нью-Йорк

Бэкер (гл. 26 табл. 26.4) сообщает об опыте, проведенном в феврале 1981 г. в Итаке, давшем статистически высоко значимый результат ($P = 0{,}00006$ по V-критерию). Хотя Бэкер утверждает, что «этот опыт был проведен Адлером... вместе со мной», процедуры и маршрут были выбраны им, а Адлеру маршрут был неизвестен, т. е. он был фактически на положении испытуемого. Мы можем подтвердить статистический анализ Бэкера в этом опыте (см. примечание 1; правда, он ошибочно смешал данные, не являющиеся независимыми, что обсуждается ниже в разд. 3), но его доказательства вызывают критическое отношение к ним в связи с процедурой тестирования; возникает также подозрение, что сделанное Бэкером заключение о способности человека к ориентации, может быть обусловлено исключительно топографическими особенностями Итаки.

Итака расположена на южном конце длинного (65 км) озера, а Корнеллский университет, откуда были взяты испытуемые, расположен на восточном холме, смотрящем на озеро сверху. Таким образом, двигаясь от отправной точки в кампусе, автобус не мог перевезти испытуемых к западу или к югу без того, чтобы не спуститься довольно круто с холмов в город Итаку; при этом разность уровней составляла 215 м. Даже если бы можно было выбрать круговой маршрут от кампуса до города без крутых перепадов, воспринимаемых испытуемыми как изменение уровня, по нашему мнению, испытуемые в целом исключали возможность перемещения их к югу или западу – если они не чувствовали изменения высоты – просто потому, что такое перемещение, исходя из знания топографии Итаки, представлялось им невозможным. (В действительности, Бэкер выбрал маршрут в направлении NNE от начальной точки.) При такой топографии создаются определенные трудности, поскольку возможности выбора у части испытуемых оказываются сильно суженными, и это может повлиять на значимость в выборе направления (см. далее обсуждение в разд. 3 и примечание 2).

Мы пытались избежать тех методических процедур, которые, как нам казалось, подвержены влиянию субъективных факторов, внося изменения в порядок проведения наших собственных опытов. Потенциальным источником информации у испытуемых в опытах Бэкера служили внешние запахи и особенно звуки. Например, в таком маленьком городе, как

Итака, имеется несколько шоссе, по которым транспорт движется с большой скоростью; испытуемые в опыте Бэкера могли отмечать звуки машин и использовать их если не для ориентировки как таковой, то хотя бы для того, чтобы уменьшить диапазон возможностей выбора. Другими словами, использование таких сигналов, вероятно, не позволяло испытуемым точно определять компасное направление, однако оно могло повлиять на их выбор за счет исключения из рассмотрения некоторых направлений. Поэтому в наших опытах мы проигрывали магнитофонные записи фонового шума (естественные звуки прибоя) и в течение всей поездки опрыскивали автобус освежителем воздуха, чтобы замаскировать эти посторонние сигналы. Хотя глаза у испытуемых были закрыты не только темными очками, но и темной тканью, окна автобуса покрывались непрозрачной бумагой, чтобы свести к минимуму разницу в нагревании, зависящую от положения солнца (так было во всех опытах, кроме первого).

Чтобы избежать смещения в оценках испытуемых или при записи данных, был введен ряд «двойных слепых» процедур. Во-первых, все инструкции были записаны на магнитной ленте, причем они были сделаны одним из нас, но зачитаны человеком, который ничего не знал о поездке; во всех опытах использовалась одна и та же магнитофонная запись. Благодаря магнитофонной записи тех обращений к испытуемым, которые производились на каждой остановке (делаемых в опытах Бэкера устно и импровизированно), мы ликвидировали возможность того, что испытуемые могли бы воспользоваться неосознаваемыми экспериментатором изменениями в интонации или сообщаемых на разных остановках сведениях. Во-вторых, испытуемым разрешалось снимать темные очки на каждой остановке после того, как они произвели оценку направления. Затем мы предъявляли им знак в форме креста, показывающий основные страны света, и при помощи магнитофонной записи испытуемых информировали, какова правильная ориентация, тогда как Бэкер указывал компасные направления и называл их. В-третьих, все листки с данными обрабатывались опытным лаборантом, который ничего не знал о маршруте или особенностях опыта. Поскольку среди сведений, получаемых от испытуемых, было направление стрелки, нарисованное ими в блокноте, это – без специальной подготовки лаборанта – могло бы привести к субъективному толкованию результатов. Наконец, в каждом опыте, в котором у испытуемых к переносице были прикреплены магнитные или латунные бруски (поблизости от предполагаемого магниторецептора по Бэкеру), оба металлических кусочка равного размера и веса, заключенных в одинаковую оболочку, фиксировались другим лаборантом, который не имел никакого представления о маршруте и не принимал никакого другого участия в опыте. Таким образом, лица, производящие обработку данных, не знали, какие испытуемые были «опытными» (с магнитными брусками) и не могли оказывать преимущественного внимания их ответам; более того, хотя принадлежность испытуемых к «опытной» или контрольной группе

подтверждалась в конце опыта, эта информация была закодирована, и помощник, расшифровывающий данные, не знал, какие из них принадлежат «опытным» испытуемым (рис. 29.1).

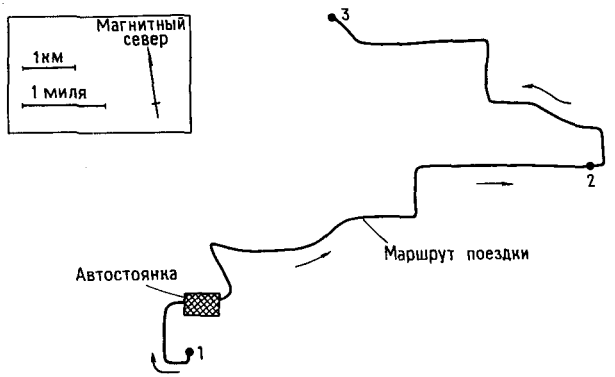
После этих предполагаемых улучшений в методике проведения опытов мы полагали, что если результаты, полученные Бэкером в Итаке, обусловлены просто артефактами процедурного характера, то мы не получим сгруппированных распределений оценок в наших пробах. К нашему удивлению, в них обнаружилось больше статистически значимых сгруппированных распределений, чем этого можно было ожидать, если бы они были чисто случайными (табл. 29.1). Вначале мы находились в недоумении, до тех пор пока не обнаружили важное звено в комментариях, содержащихся в послетестовом вопроснике, который все испытуемые должны были заполнить. Эти добровольно сообщенные

Рис. 29.1. Ориентация испытуемых в черных очках, которых везли по маршруту, схематически изображенному вверху (опыт Корнелл-4). Автобусная поездка началась в кампусе (*1*) и затем было сделано 10 кругов на автостоянке; вопросы испытуемым задавались на остановках *2* и *3*. Данные представлены в виде диаграмм, сгруппированных в зависимости от остановки, на которой проверяли ориентацию испытуемых, и применявшегося воздействия (К – контрольные испытуемые, М – испытуемые с магнитными брусками, укрепленными на голове). Например, в опытах, представленных вверху слева (А и Б) испытуемых просили: «Напишите, в каком направлении отсюда находится последняя остановка» (в данном случае – начало пути); (*А* – «обозначьте направление буквенно»; *Б* – «изобразите направление при помощи стрелки»; подробности в тексте). Аналогичная процедура имела место и в других опытах; например, в опыте, представленном на *Г*, испытуемых просили нарисовать в блокноте стрелку, указывающую на последнюю остановку (в данном случае – остановка 2). Для сравнения данных, полученных на разных остановках, в качестве ожидаемого значения принимали 0° (так, для *А* истинное ожидаемое направление 249° по отношению к магнитному северному полюсу). Обратите внимание, что в табл. 29.1, напротив, направления всех средних групповых векторов даны по отношению к магнитному северному полюсу = 0°, чтобы можно было сравнить результаты отдельных опытов. *I* и *II* – анализ данных на остановке 2 > 1 и 3 > 2 соответственно.

Расстояние по трассе между пунктами 1 и 2– 12,7 км (без учета пути, проделанного на территории автостоянки), направление от пункта 2 к пункту 1–249°; расстояние между пунктами 2 и 3–7,4 км, направление от пункта 3 к пункту 2–143°. Во время поездки и во время выбора направления на испытуемых были двойные темные очки (см. текст). MV – средний вектор (изображенный также стрелкой внутри круга); *r* – длина стрелки в круге, отражающая дисперсию среднего; u – V-критерий; *p* – абсолютная вероятность. Во всех опытах распределение тестируется по отношению к ожидаемому (но смещенному, как описано выше) направлению 0°.

В большинстве отдельных опытов (5 из 8) имеет место значимая ориентация. Ни в одном случае при сравнении «опытной» группы с контрольной не обнаружено значимых различий при использовании критерия Уотсона U^2n,m; в случае наиболее различающихся распределений (Б и Е) $U^2 = 0{,}15$, $p > 0{,}1$. По-видимому, магнитные бруски, укрепленные на переносице (величина магнитного поля на расстоянии 10 см – 0,44 Гс, магнитный северный полюс – кверху), не влияли заметным образом на выбор направления. Магнитные бруски были расположены так, что могли воздействовать на любой внутричерепной магниторецептор, в том числе тот, который, по предположению Бэкера (Baker, 1981), находится поблизости от обонятельных луковиц.

сведения вскрыли неожиданный подход, которым пользовались некоторые испытуемые при определении направления, и позволили выдвинуть гипотезу, открытую для объективного анализа. Эти испытуемые говорили, что они рассматривали передний конец автобуса как север (и верхнюю часть блокнота – тоже), несмотря на наши инструкции, записанные на магнитной ленте, в которых мы пытались перед каждой пробой показать, что истинные компасные направления не имеют отношения к положению передней части автобуса. Такая ошибочная интерпретация инструкции – это предостережение тем исследователям, которые проводят такого рода опыты на людях: даже тогда, когда даются, по-видимому, ясные указания, некоторые испытуемые тем не менее могут руководствоваться собственным выбором, соответствующим их собственной субъективной системе отсчета.



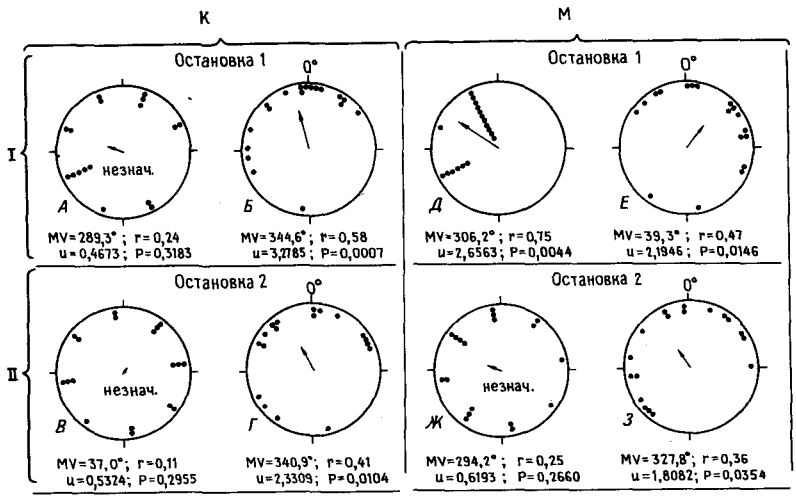


Таблица 29.1. Сводные данные и тестовая статистика для автобусных опытов в Итаке[1)]

	Опыт Бэкера				Опыт Корнелл-1	
Дата опыта	20.02.81	20.02.81	20.02.81	20.02.81	16.04.82	16.04.82
Тестовая остановка>последняя остановка	2 > 1	3 > 2	4 > 2	5 > 2	2 > 1	3 > 2
Направление на последнюю остановку	180	243	304	17	210	146
Направление передней части автобуса	300	190	275	145	322	188
Число испытуемых	30	28	28	29	8	10
Групповая средняя компасная оценка	208,9	271,8	306,1	34,8	218,8	45
Средняя длина вектора (r)	0,3	0,39	0,23	0,31	0,34	0,06
Гипотеза А: компасная оценка сделана по отношению к магнитному северу = 0° (рис. 29.2, *А*)						
Ожидаемая компасная оценка	180	243	304	17	210	146
Вероятность по V-критерию	**0,0225**	**0,0052**	**0,0415**	**0,0128**	0,0871	0,5203
Гипотеза Б: компасная оценка сделана по отношению к передней части автобуса = 0° (рис. 29.2, *Б*)						
Ожидаемое компасное направление	240	53	29	232	248	318
Вероятность по V-критерию	**0,025**	0,9889	0,3288	0,9875	0,1142	0,4944
Групповые средние стрелочные оценки, измеренные относительно верхней части блокнота = 0°	233,1	138,9	153,8	262,1	254,8	205,6
Групповые средние стрелочные оценки, измеренные относительно магнитного севера = 0°	173,1	328,9	68,8	47,1	216,8	33,6
Средняя длина вектора (r)	0,27	0,3	0,18	0,27	0,25	0,53
Гипотеза В: стрелочная оценка сделана относительно магнитного севера = 0° (рис. 29.2, *В*)						
Ожидаемое направление стрелки	180	243	304	17	210	146
Вероятность по V-критерию	**0,0177**	0,4347	0,7817	**0,0353**	0,158	0,8223
Гипотеза Г: стрелочная оценка сделана относительно передней части автобуса (верхнего края						
Ожидаемое направление стрелки	120	73	219	162	172	334
Вероятность по V-критерию	0,1003	0,7117	0,8811	0,812	0,2359	0,1107
Групповое среднее индивидуальных разностных углов (каждый отдельный разностный угол = стрелочная оценка индивидуума минус индивидуальная компасная оценка, измеренные по отношению к магнитному полюсу = 0°)						
Групповой средний разностный угол	302,7	139,4	316,3	109	338	164,9
Средняя длина вектора (r)	0,27	0,16	0,19	0,26	0,4	0,13
Гипотеза Д: компасная и стрелочная оценки сделаны испытуемыми по отношению к магнитному						
Ожидаемый разностный угол 0°	0	0	0	0	0	0
Вероятность по V-критерию	0,1245	0,814	0,1462	0,743	0,0666	0,7087
Гипотеза Е: компасная оценка сделана испытуемым относительно магнитного севера = 0°, а						
Ожидаемый разностный угол	300	190	275	145	322	188
Вероятность по V-критерию	**0,0171**	0,2277	0,1371	0,0531	0,06	0,3002

Опыт Корнелл-2		Опыт Корнелл-3		Опыт Корнелл-4			
27.04.82 2 > 1	27.04.82 3 > 2	11.05.82 2 > 1	11.05.82 3 > 2	29.06.82 2 > 1 (медные бруски)	29.06.82 2 > 1 (магниты)	29.06.82 3 > 2 (медные бруски)	29.06.82 3 > 2 (магниты)
210	146	249	143	249	249	143	143
322	188	98	322	100	100	321	321
20	20	11	12	18	18	18	18
99,7	247,5	226,7	167,7	178,3	195,2	180	77,2
0,12	0,17	0,37	0,51	0,24	0,75	0,11	0,25
210	146	249	143	249	249	143	143
0,6067	0,5851	0,0515	**0,0128**	0,3183	**0,0044**	0,2955	0,266
248	318	151	181	149	149	182	182
0,7467	0,3595	0,3294	**0,0086**	0,1075	**0,0012**	0,2507	0,6514
144,6	155,6	153,4	182,9	133,6	188,3	162,9	149,8
106,6	343,6	251,4	144,9	233,6	288,3	123,9	110,8
0,5	0,15	0,5	0,76	0,58	0,47	0,41	0,36
210	146	249	143	249	249	143	143
0,7693	0,8211	**0,0108**	**0,0002**	**0,0007**	**0,0146**	**0,0104**	**0,0354**
блокнота) = 0° (рис. 29.2, *Г*)							
172	334	347	105	349	349	104	104
0,0927	0,1708	0,5912	**0,0027**	0,9282	0,0819	**0,0108**	**0,0174**
1,9	218,8	96,4	326	89,5	104,9	294,3	351
0,42	0,22	0,38	0,73	0,56	0,56	0,42	0,12
северу = 0° (рис. 29.2, *Д*)							
0	0	0	0	0	0	0	0
0,0042	0,8585	0,5798	**0,002**	0,4878	0,8089	0,1492	0,2345
стрелочная оценка – относительно передней части автобуса (рис. 29.2, *Е*)							
322	188	98	322	100	100	321	321
0,0207	0,1185	**0,0369**	**0,0003**	**0,0008**	**0,0005**	**0,0129**	0,2626

[1] «Опыт Бэкера» (столбцы 1–4) соответствует столбцу «Корнелл» в табл. 26.4 обзора Бэкера (гл. 26); см. примечание 1, в котором обсуждаются различия наших данных и данных Бэкера. В опыте «Корнелл-4» данные, полученные на испытуемых с магнитными или медными брусками (рис. 29.1), представлены в отдельных столбцах для каждой из остановок. Обозначения колонок включают в себя дату опыта и сокращения, касающиеся тестируемой и последней остановок; кроме того, указывается направление на последнюю остановку («цель»), направление передней части автобуса и размер выборки. Размер выборки в отдельных опытах непостоянен, поскольку для обработки брали данные только тогда, когда испытуемые давали четкие оценки направления и в компасной, и в стрелочной форме, так как для проверки гипотез Д и Е было необходимо иметь обе оценки у данного индивидуума.

Таблица по горизонтали разделена на три части, представляющие разные формы анализа. В первой части дана статистика по компасным оценкам и две альтернативные гипотезы (А и Б), относящиеся к этому вопросу. Далее приводится статистика, основанная на стрелочных оценках и связанные с этим альтернативные гипотезы В и Г. В последней части анализируются отношения между компасными и стрелочными оценками испытуемых в свете альтернативных гипотез Д и Е.

Рассмотрим в качестве примера первую колонку данных (опыт Бэкера, остановка 2 > 1). *Дата опыта – 20 февраля 1981 г.; оценки направления производились на остановке 2* по отношению к остановке 1, которая была расположена под углом 180° к остановке 2; на этой остановке передняя часть автобуса имеет азимут 300°; четкие ответы были получены от 30 испытуемых. Групповой средний вектор компасных оценок направлен под углом 208°, его длина (*r*) равна 0,3; эти данные представляют среднее из компасных оценок отдельных испытуемых (т. е., если испытуемый написал «NE», то это рассматривалось как 45° по отношению к магнитному северному полюсу). Гипотезы А и Б описаны в тексте и проиллюстрированы на рис. 29.2, *А, Б*; табличные данные дают компасную оценку, предсказываемую каждой гипотезой, и вероятность совпадения с ней по V-критерию. Для гипотезы А предсказывается направление 180° (V-критерий, $P = 0{,}0225$); для гипотезы Б ожидается направление 240° ($P = 0{,}025$). Для гипотез В и Г направление группового среднего вектора стрелочных оценок, измеренного по отношению к верхнему краю блокнота испытуемого, составляет 233,1°; то же по отношению к северному

На основании данных послетестового вопросника, заполненного испытуемыми, мы выявили несколько альтернативных механизмов, которыми пользовались некоторые из них при ответе на вопросы. К счастью, есть возможность проанализировать фактический материал в связи с каждым из этих механизмов, чтобы выяснить, имеются ли данные в его пользу. Некоторые из этих механизмов не имеют никакого отношения к компасному чувству, но, по-видимому, полностью подтверждаются корнеллскими данными, как и в случае механизма, постулированного Бэкером. Очевидно, что все это – варианты апостериорного анализа, поэтому на их основании нельзя придти к какому-либо окончательному выводу. Мы рассматриваем наши собственные пробы лишь как предварительные исследования, однако гипотезы, которые описаны ниже и которые в той или иной степени подтверждаются нашими данными, могут быть использованы как априорные предсказания, способные служить основой для будущих тестов.

Первый из двух вопросов, задаваемых на каждой остановке, касался компасной оценки: «Пользуясь одним из восьми компасных направлений, напишите в нижней части блокнота, каково направление отсюда к последней остановке». Восемь компасных направлений были обозначены на информационном листке, который читали испытуемые и который отбирался у них перед началом пробы. Эти восемь направлений N, NE, E, SE, S, SW, W и NW были изображены на компасной диаграмме

магнитному полюсу – 173,1°. Чтобы рассчитать средний угол стрелочных оценок, сделанных в субъективной системе координат, в которой за 0° принято направление передней части автобуса, направление на верхний край блокнота принимали за 0° и измеряли угол, образуемый стрелкой, при помощи транспортира (т. е., если испытуемый рисовал стрелку, указывающую на правый край блокнота, это означало 90°). На каждой остановке верх блокнота у каждого испытуемого располагался в направлении кабины шофера, азимут которой измеряли компасом также на каждой остановке. Чтобы рассчитать средний угол стрелочных оценок испытуемого в координатах «реального мира», азимут передней части автобуса добавляли к углу, изображенному стрелкой. Например, если испытуемый рисовал стрелку, указывающую на правую сторону блокнота, а передняя часть автобуса на этой остановке была направлена под углом 90°, то стрелочная оценка испытуемого в координатах «реального мира» оценивалась как 180°. С математической точки зрения несущественно, добавляется ли азимут передней части автобуса к каждой индивидуальной оценке или же к групповому среднему впоследствии. В любом случае будет получена одна и та же длина среднего вектора (в данном случае $r = 0{,}27$). Таким образом, можно непосредственно сравнить результаты анализа в рамках гипотез В и Г. Гипотезы В и Г описаны в тексте и проиллюстрированы на рис. 29.2, *В, Г*; даны стрелочные оценки, предсказываемые каждой гипотезой, и вероятности по V-критерию.

В случае гипотез Д и Е были определены разностные углы между компасной и стрелочной оценками у каждого испытуемого, причем эти оценки мы измеряли и приводили к одной и той же системе координат (например, по отношению к магнитному северному полюсу = 0°). Средний разностный угол для всех испытуемых в данном случае составляет 302,7° при длине среднего вектора, равной 0,27. Гипотеза Д предсказывает разностный угол 0° ($P = 0{,}1245$ по V-критерию); согласно гипотезе Е, разностный угол равен азимуту передней части автобуса, т. е. в данном случае 300° ($P = 0{,}0171$ по V-критерию). Гипотезы Д и Е описаны в тексте и проиллюстрированы на рис. 29.2, *Д, Е*.

Статистически значимые величины V-критерия выделены жирным шрифтом ($P < 0{,}05$). Обсуждение результатов отдельных опытов дано в тексте.

информационного листка. Испытуемым было сказано, чтобы при обозначении направления они пользовались не градусами, а буквами.

Два разных способа, или механизма, при помощи которых испытуемые отвечали на этот вопрос, заключались в следующем.

Механизм А. Испытуемый мог оглядеть карту «с птичьего полета» его теперешней позиции и определить абсолютное направление на последнюю остановку в рамках «реального мира», внешнего по отношению к автобусу (рис. 29.2, *А*). Следовательно, хотя испытуемый был вынужден в течение всей поездки располагаться по ходу автобуса, при записи своих оценок он мог не принимать во внимание расположение передней части автобуса в этот момент. Именно такой референтной системой должны были пользоваться испытуемые – согласно инструкции – при определении компасного направления. Чтобы помочь в этом испытуемым, перед тестами проводили короткие демонстрации, показывающие независимость «направления на последнюю остановку» от «расположения передней части автобуса». Предложенное Бэкером магнитное компасное чувство – это один из возможных механизмов определения направления с учетом внешней референтной системы (по отношению к расположенной извне точке отсчета).

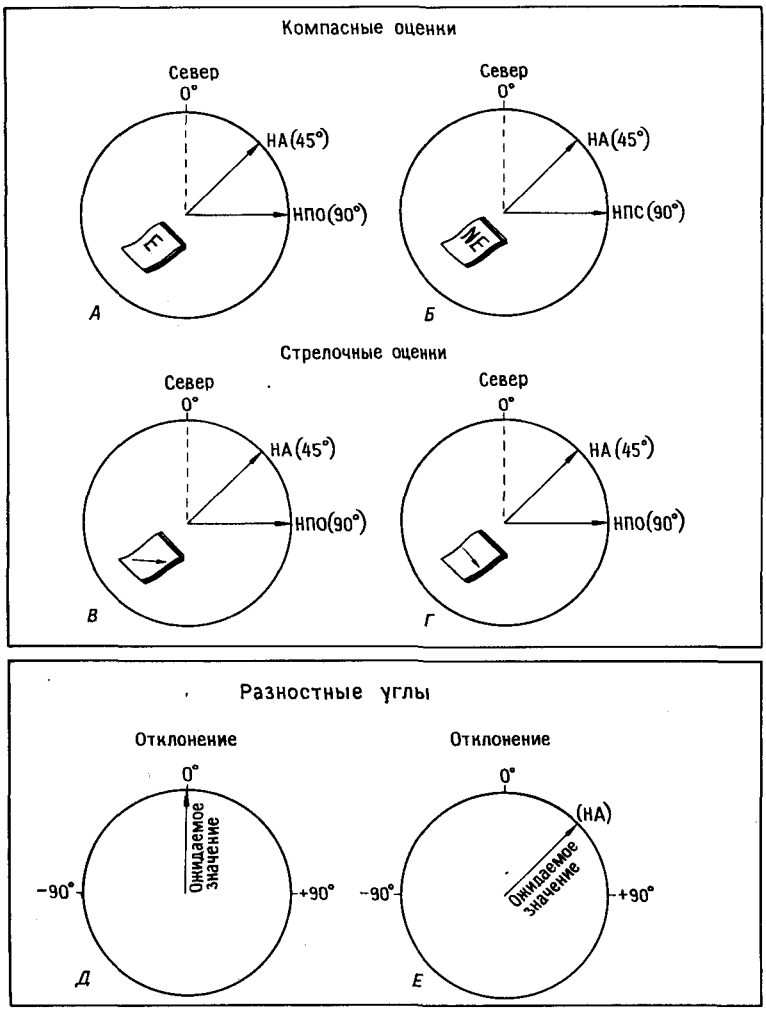
Гипотеза А. Угловые значения компасных оценок испытуемых должны быть распределены равномерно по отношению к теоретически заданному «направлению на последнюю остановку». Если V-критерий

превышает критическую величину при $P < 0{,}05$, то данные группируются значимым образом около теоретически заданного направления (Batschelet, 1981, с. 59).

Результат А. В опытах, проведенных в Итаке и представленных в табл. 29.1, на всех четырех остановках в опытах Бэкера и лишь на двух из десяти остановок в корнеллских опытах обнаружено значимое группирование данных. Заметим, однако, что не все из этих остановок были независимыми (см. в разд. 3 обсуждение проблем, возникающих из-за отсутствия независимости данных) и нельзя просто подсчитывать число

Рис. 29.2. Иллюстрация шести альтернативных гипотез. В кругах А – Г северный магнитный полюс (0°) расположен вверху каждого круга; НА – направление передней части автобуса; НПО – направление на последнюю остановку. В данном примере НПО – *восток* (90°), НА – *северо-восток* (45°). В *А* и *Б* испытуемым было предложено написать в блокнотах буквы, обозначающие компасное направление. Как показано, верхний край блокнота был расположен по направлению к кабине водителя. Для простоты принято, что испытуемый сделал правильную оценку, независимо от того, какую систему координат он использовал. *А*. Испытуемый использовал в качестве референтной системы «реальный мир» и сделал правильную компасную оценку НПО в блокноте. *Б*. Испытуемый рассматривал направление верхнего края блокнота и кабины водителя как север; поэтому, пытаясь назвать направление правого переднего угла автобуса, он в действительности, исходя из субъективной референтной системы, указывает не на восток, а на северо-восток. *В*, *Г*. Испытуемых просили нарисовать в блокноте стрелку, указывающую НПО. *В*. Испытуемый, пользуясь координатами «реального мира», изобразил стрелку, правильно показывающую на восток (90°). *Г*. Испытуемый рассматривал верх блокнота как направление на север, и стрелка, указывающая на «восток», в действительности оказалась направленной на 135°. В *Д* и *Е* гипотезы иллюстрируются совершенно другим способом. Здесь вычислен разностный угол между стрелочной и компасной оценками у каждого испытуемого. Поэтому верх круга изображает не северный магнитный полюс, а нулевую разность между компасной и стрелочной оценками. *Д*. Предсказанный разностный угол для того случая, когда испытуемый использовал одну и ту же референтную систему в обоих способах определения направления. Например, в примерах *А* и *В* испытуемый использовал систему координат «реального мира»; поскольку его компасная и стрелочная оценки указывали на восток (90°), разностный угол равен 0° (что показано в *Д*). *Е*. Разностный угол в ситуации, когда испытуемый использовал две разные референтные системы, производя эти оценки. В этом примере он использовал при компасной оценке координаты «реального мира» (как в *А*, т. е. восток, или 90°), но, рисуя стрелку, принимал верхнюю часть блокнота за 0° (как в *Г*, где он изобразил стрелку, указывающую на 135°, хотя считал, что она показывает на восток). Чтобы иметь возможность непосредственно сравнивать *Д* и *Е*, все компасные и стрелочные оценки были выражены в координатах «реального мира». Таким образом, мы рассчитали, что в *Е* разностный угол испытуемого представляет собой разность между стрелочной оценкой (135°) и компасной (90°) и равен 45°. В этом конкретном случае, когда испытуемый при компасной оценке использовал истинный север, а при изображении стрелки принимал за север верхний край блокнота, предсказываемый разностный угол между двумя оценками – это угол, совпадающий с направлением передней части автобуса. Испытуемые могут использовать и другие референтные системы, однако обязательным условием является их четкая идентификация, без которой нельзя сделать какие-либо предсказания о выборе направления. Подробности см. в тексте.

значимых распределений, подтверждающих данную гипотезу, и сравнивать его с остальными. Считаем ли мы независимыми все 14 остановок или только 6, которые являются истинно независимыми (т.е. вторая остановка в пробе Бэкера и первая остановка в каждой из пяти корнеллских проб), – в любом случае очевидно, что относительное число остановок, показывающих сгруппированность данных, в наших корнеллских опытах меньше, чем в опытах Бэкера в Итаке. Вероятно, это различие может быть связано с более строгими условиями корнеллских опытов, в том числе с наличием двойных слепых процедур.



Механизм Б. Испытуемый может «ощущать», где находится последняя остановка (это ощущение он приобрел, вероятно, посредством идеографической референтной системы), *но не умеет назвать это направление* (например, говоря таким образом: «Я знаю, что эта остановка расположена справа от меня, но я не знаю, куда указывает это направление – на север или на восток»). Бэкер (Baker, 1980, с. 555) сообщал, что испытуемые, пытаясь назвать направления, иногда путаются в них. Чтобы дать правильное наименование воспринятому направлению, испытуемый должен иметь какую-то внешнюю референтную точку. В нормальных условиях такая референтная система может создаваться при помощи уличных знаков, показаний наручного компаса и т. п. В описываемых опытах почти все внешние системы отсчета, как мы полагали, были исключены. Однако одной – и, возможно, очень важной референтной системой – являлось направление перемещения самого испытуемого в то время, когда он делал свою оценку. Если передний конец автобуса (чему соответствовал верхний край блокнота испытуемого) принят за 0°, или за север, то направление, указанное в записи, должно быть смещено от истинного на угол, равный углу между продольной осью автобуса и направлением на север (рис. 29.2, *Б*). Предсказываемый V-критерием угол есть «направление на последнюю остановку минус направление передней части автобуса», и если вероятность V-критерия меньше 0,05, то эта гипотеза является ценной альтернативой к гипотезе А.

Гипотеза Б. Угловые значения компасных оценок испытуемых распределены равномерно относительно теоретически ожидаемого направления (равного «направлению на последнюю остановку минус направление передней части автобуса»). Если же V-критерий превышает критический уровень при $P < 0{,}05$, то данные группируются около теоретически ожидаемого направления.

Результат Б. При анализе такого рода значимое группирование обнаруживается в данных, полученных на трех остановках во время итакских опытов. Интересно отметить, что те же самые остановки дали значимые результаты и в соответствии с гипотезой А. Сравнивая результаты только этих трех проб, мы не можем придти к выводу, какую из гипотез (А или Б) они подтверждают в большей степени (именно в этих пробах были получены истинно независимые данные: остановка $2 > 1$[1] в опыте Бэкера; остановка $3 > 2$; тест 4, остановка $2 > 1$, магнит – см. табл. 29.1).

Второй вопрос, который задавали на каждой остановке, касался стрелочной оценки направления: «Пожалуйста, положите ваш блокнот верхним краем по направлению к переднему концу автобуса. Помощник проверит, как Вы это сделали. Блокнот следует положить правильно, поскольку данные, записанные в нем, имеют для нас значение. На листке

[1] Знак > здесь обозначает «по отношению». – *Прим. ред.*

блокнота нарисуйте стрелку, указывающую направление отсюда к последней остановке».

Было обнаружено по меньшей мере два способа, какими испытуемые интерпретировали эту кажущуюся совершенно ясной просьбу.

Механизм В. Испытуемый мог определить истинное направление от теперешней остановки до предыдущей и нарисовать в блокноте стрелку, которая указывает прямо на последнюю остановку. Таким образом, он мог бы принять за референтную систему не расположение кабины водителя автобуса, а координаты внешнего мира (рис. 29.2, *В*): именно такого ответа мы и ожидали от испытуемых. (Если бы испытуемому *разрешили встать, свободно повернуться и указать на последнюю* остановку рукой, то, вероятно, его рука указывала туда же, что и стрелка, которую он рисовал в определенным образом ориентированном блокноте). Мы использовали следующий способ определения координат «реального мира» при стрелочных оценках испытуемых. Их инструктировали держать свои блокноты верхним краем по ходу автобуса. Пока испытуемые рисовали стрелки, помощник выходил из автобуса и определял при помощи компаса направление его переднего конца. Затем углы, образуемые стрелками, измеряли при помощи транспортира, а компасные направления стрелок определяли с учетом расположения продольной оси автобуса на каждой остановке.

Гипотеза В. Измеренные по отношению к магнитному северу, принятому за 0°, направления стрелок, нарисованных испытуемыми, случайным образом распределены вокруг теоретически ожидаемого направления («направления на последнюю остановку»). Если V-критерий превышает критическую величину при $P < 0{,}05$, то данные группируются вокруг теоретически заданного направления.

Результат В. Из табл. 29.1 видно, что 8 из 14 остановок дали результаты, свидетельствующие об их значимом группировании. В общем смысле было бы приятно сознавать, что человек обладает способностью указывать (с помощью руки или стрелки) реальное направление к цели, а не просто описывать ее компасное направление. На основании приведенных выше результатов складывается впечатление, что испытуемые, рисуя стрелку, способны определить направление на цель (но см. результаты в гипотезе Е).

Механизм Г. Испытуемый может иметь «чувство», что он знает название истинного направления (например, «я знаю, что оно к востоку»), но ему требуется внешняя референтная система, чтобы определить направление, в каком рисовать стрелку. Один из способов построения внешней референтной системы – это принять передний конец автобуса за 0°, или север. Тогда испытуемый, считающий, что истинное направление – это восток и принимающий, что передний конец автобуса смотрит на север (0°), нарисует стрелку, указывающую на правую сторону автобуса (рис. 29.2, *Г*). При этом он рассматривает блокнот как стандартную карту, где север бывает всегда вверху. Эта стрелка указывает истинное направление в системе координат внешнего мира только в том

случае если кабина водителя действительно направлена на север. Референтная система испытуемого и его оценка отклоняются от системы «реального мира» (где север = 0°) в направлении часовой стрелки на угол, соответствующий расположению переднего конца автобуса. Таким образом, V-критерий предсказывает направление, математически равное «направлению на последнюю остановку плюс направление переднего конца автобуса».

Гипотеза Г. Стрелки, нарисованные испытуемыми и измеренные по отношению к магнитному северному полюсу, равному 0°, распределены случайным образом по отношению к теоретически ожидаемому направлению («направлению на последнюю остановку плюс направление переднего конца автобуса»). Если V-критерий превышает критическое значение с $P < 0{,}05$, данные группируются значимым образом около теоретически ожидаемого направления.

Результат Г. Лишь 3 из 14 остановок дали результаты, сгруппированные достоверным образом (табл. 29.1). Интересно отметить, что для тех же трех остановок была обнаружена группировка данных в соответствии с гипотезой В.

Напомним, что в процедуре тестирования стрелочная оценка непосредственно следовала за компасной. Поэтому кажется вероятным, что испытуемый, который только что сделал правильную на его взгляд компасную оценку, будет использовать ту же информацию, рисуя стрелку, и выберет направление, совпадающее с его более ранней компасной оценкой. Проблема, стоящая перед испытуемым, касается того, какую референтную систему использовать, рисуя стрелку: или «реальный мир», где север соответствует 0°, или же субъективную точку отсчета, не обязательно коррелирующую с «реальным миром». Бэкер (гл. 26) предполагает, что испытуемые используют информацию «реального мира», выявляемую путем магниторецепции, для того чтобы зафиксировать свою точку отсчета, необходимую при ориентации. Этот способ нам также казался естественным – до тех пор, пока комментарии, сделанные некоторыми испытуемыми, не побудили нас рассмотреть и другую возможность – а именно, что при изображении стрелки испытуемый может пользоваться чисто субъективной системой отсчета.

Механизм Д. Если при изображении стрелки, испытуемый пользуется критериями «реального мира», то стрелочная оценка будет соответствовать компасной, которую только что произвел испытуемый. При вычитании угла компасной оценки каждого испытуемого (север = 0°) из его стрелочной оценки (измеренной в той же системе координат, т. е. север = 0°) получают «разностный угол» для этого испытуемого (рис. 29.2, *Д*). Следовало бы ожидать, что эти два угла не будут различаться (т. е. разностный угол будет равен 0°, или что ошибка будет нулевой; это не следует путать с 0° при оценке компасного чувства) в том случае, если испытуемый делает обе оценки, исходя из критериев «реального мира».

Гипотеза Д. Разностные углы всех испытуемых на каждой остановке

должны быть распределены случайным образом по отношению к предсказываемой V-критерием нулевой ошибке. Альтернативная гипотеза констатирует, что если стрелочные оценки испытуемых основаны на их компасных оценках, то средняя групповая ошибка (вычисленная из индивидуальных значений «стрелка минус компас») должна группироваться около ошибки, равной 0°.

Результат Д. Из 14 остановок, о которых сообщается в табл. 29.1, только для двух показано значимое группирование около нулевой ошибки, но по совершенно другим причинам. Напомним, что ошибка в 0° имела место тогда, когда стрелочные и компасные оценки испытуемых совпадали, но при этом не требовалось, чтобы выбранное направление соответствовало в какой-то мере истинному направлению в «реальном мире». Например, если испытуемый выбрал восток и нарисовал стрелку, указывающую на восток, то разностный угол будет равен 0°, хотя ожидаемое направление в критериях «реального мира» будет, скажем, юго-западным. Итак, при таком выборе направления испытуемыми, даже если их оценки не совпадают друг с другом, среднее разностных углов может значимым образом группироваться около ошибки в 0°.

В корнеллском опыте 3 (остановка $3 > 2$) испытуемые в целом смогли, по-видимому, дать правильные компасные оценки (гипотезы А и Б), а также правильно изобразить стрелки (гипотезы В и Г); неудивительно, что на этой остановке разностные ошибки между индивидуальными компасными и стрелочными оценками были малы и группировались около ошибки 0° в соответствии с гипотезой Д (V-критерий, $P = 0{,}002$). Заметим однако, что значимое группирование наблюдалось и в корнеллском опыте 2 (остановка $2 > 1$) (V-критерий, $P = 0{,}0042$), хотя в этом случае не было значимого группирования в соответствии с гипотезами А–Г. В последнем примере мы, по-видимому, имеем дело со случаем, когда большинство испытуемых проявляли последовательность при компасном и стрелочном определении направления, но их оценки не коррелировали с направлением, соответствующим «реальному миру», или с оценками других испытуемых.

В трех других случаях (опыт Бэкера, остановки $2 > 1$ и $5 > 2$; корнеллский опыт 4, остановка $2 > 1$, магнит) компасные и стрелочные оценки показали значимое группирование, но в соответствии с гипотезой Д группирования здесь нет. Этот результат кажется непонятным до тех пор, пока мы не рассмотрим альтернативный механизм (Е).

Механизм Е. Если стрелочная оценка испытуемого зависит от его компасной оценки (как и в механизме Д), но испытуемый использует как ориентир при изображении стрелки «направление передней части автобуса = 0°», то следует сделать другое предсказание относительно разностного угла. Такая ситуация может возникнуть, когда испытуемый имеет чувство направления в «реальном мире» и называет его в компасных терминах, но повороты автобуса запутали его до такой степени, что он не может указать компасное направление, которое назвал. Бэкер (Baker, 1981a, с. 68–69) сообщает об аналогичной ситуации, когда

испытуемые были сбиты с толку поворотами, совершенными в последние минуты, непосредственно перед выбором направления.

При анализе этих данных мы постоянно производили преобразование всех компасных и стрелочных оценок по отношению к магнитному северному полюсу, равному 0°. Чтобы придать стрелке направление «реального мира», мы к углу, образуемому стрелкой, прибавляли угол, образуемый продольной осью автобуса. Например, испытуемый мог дать компасную оценку – «восток» (как на рис. 29.2, *А*), но затем рисовал стрелку в блокноте, указывающую на правую сторону автобуса (как на рис. 29.2, *Г*). Направление продольной оси автобуса – 45°, следовательно, испытуемый нарисовал стрелку, которая в действительности, т. е. в критериях «реального мира», указывает на 135°, т. е. на юго-восток. Испытуемый «правильно» изобразил стрелку, указывающую на восток в принятой им системе координат («направление переднего конца автобуса = 0°»), но разностный угол, вычисленный в соответствии с нашей методикой анализа данных, будет равен «стрелка минус компас», т. е. 135° – 90° = 45°. Из рис. 29.2, *Г* можно видеть, что разностный угол обусловлен просто поворотом системы координат, вызванным поворотом автобуса на 45°. Гипотеза Е предполагает, что испытуемый пытается сохранять внутренние устойчивые координаты, и разностный угол, с точки зрения испытуемого, будет при этом равен 0°, но с нашей точки зрения математически он равен углу поворота автобуса (рис. 29.2, *Е*).

Гипотеза Е. Разность: стрелочная оценка (сделанная исходя из предположения, что угол поворота автобуса равен 0°) минус компасная оценка (сделанная исходя из того, что магнитный северный полюс = 0°) в системе координат «реального мира» (магнитный северный полюс = 0°) дает разностный угол для каждого индивидуума. Гипотеза Е предсказывает, что разностные углы отдельных испытуемых будут распределены случайным образом по отношению к направлению переднего конца автобуса. Альтернативная гипотеза заключается в том, что разностные углы будут группироваться значимым образом около ошибки, равной направлению переднего конца автобуса.

Результат Е. В половине из 14 проб, описанных в табл. 29.1, имеется значимое группирование в соответствии с гипотезой Е. Результаты, полученные на двух остановках (корнеллский опыт 2, остановка 2 > 1, и опыт 3, остановка 3 > 2), являются сомнительными, поскольку они показывают значимое группирование и в рамках гипотезы Д. (В действительности результаты последней из этих остановок удовлетворяют, по-видимому, предсказаниям всех шести гипотез!) Данные остальных пяти проб подтверждают гипотезу Д, но не Е. При тщательном анализе данных этих пяти проб не возникает однако никакого разумного объяснения того, почему в этих случаях должна подтверждаться гипотеза Д.

Обсуждение. В случае остановки 2 > 1 в опыте Бэкера компасные оценки группируются значимым образом (в соответствии с гипотезами А и Б, так что основа этого группирования неясна); стрелочные оценки

также сгруппированы по отношению к магнитному северному полюсу. Таким образом, исходя из представлений Бэкера, можно ожидать, что обе эти оценки – компасная и стрелочная – зависят от одной и той же (внешней) системы координат и что эти данные, вероятно, дадут значимое группирование и в соответствии с гипотезой Д. В действительности этого не наблюдается (V-критерий, $P = 0{,}1245$), а вместо этого имеется значимое группирование, соответствующее предсказаниям гипотезы Е (V-критерий, $P = 0{,}0171$). Аналогичная картина выявляется в корнеллском опыте 4 (остановка $2 > 1$, магниты). Эти результаты в совокупности с данными большинства корнеллских тестов наводят на мысль, что правильной может быть гипотеза Е, согласно которой испытуемый использует при оценке направления при помощи стрелок не координаты «реального мира», а субъективную референтную систему. Мы понимаем, что возможны и другие комбинации между компасными и стрелочными оценками, удовлетворяющие иным предсказаниям. Наша задача состоит не в исчерпывающем описании всех возможных комбинаций, а в том, чтобы показать, что некоторые альтернативные способы анализа одних и тех же данных приводят к альтернативным гипотезам по крайней мере столь же хорошо, как и гипотезы, основанные на наивной точке зрения о том, что испытуемые производили свои оценки в соответствии с методом, который мы исходно ожидали. Чтобы избежать такой ситуации, недостаточно опросить испытуемых, что́ или как они делали; такой способ приобретения этой крайне важной информации нельзя считать надежным. Бэкер сам отмечал, что его испытуемые никогда не умели надежным образом рассказать, как они справлялись с задачей (Baker, 1981a, с. 37). Однако можно попытаться понять, как они в действительности отвечали на вопросы, если анализировать данные с точки зрения альтернативных гипотез, что мы и начали делать.

Исходя из этого ретроспективного анализа, мы не утверждаем, что доказали ошибочность интерпретации Бэкера. Мы надеялись показать лишь то, что данные, полученные в Итаке (как в опытах Бэкера, так и в наших собственных), открыты для различных интерпретаций, одинаково хорошо обоснованных, и что в будущих опытах такого рода следует предусмотреть способы, позволяющие различить альтернативные гипотезы. Наш опыт показывает, что в будущем испытания должны быть организованы более тщательно, с учетом переменных, взаимодействующих между собой в рамках V-критерия (расположение переднего конца автобуса, направление на последнюю остановку, величина выборки). Мы согласны с Гоулдом и Эйблом (Gould, Able, 1981), что автобусные испытания сами по себе технически просты, но это вовсе не означает, что их легко организовать должным образом или что они поддаются простой интерпретации.

3. Ориентированные распределения случайных данных

Бэкер (гл. 26, разд. 3.3.2) справедливо отмечает злоупотребления статистикой, нередко встречающиеся в литературе по ориентации. Наряду с другими критическими замечаниями он указывает на неправомерное группирование данных, не являющихся независимыми. Однако, осудив других за это, он сам производит смешивание данных (табл. 26.3) способом, который не годится по двум причинам. Во-первых, в столбце «компасные оценки» он объединяет данные, полученные на нескольких остановках в одном и том же испытании (так было в 23 из 31 опытного дня). Во-вторых, суммируя все данные в конце таблицы, Бэкер смешивает все испытания способом, отклоняющимся от статистических норм по меньшей мере в двух отношениях: 1) некоторые испытуемые участвовали более чем в одном опыте (см. примечание 3), так что опытные дни не являются полностью независимыми; 2) величина выборки варьирует от 5 до 42 (см. примечание 4). Специалисты в области статистики, конечно, обращали наше внимание на предосторожности, которые следует соблюдать при использовании определенных статистических критериев, и вполне обоснованно – в противном случае возможность ошибки первого типа сильно возрастает (Batschelet, 1981). В обсуждаемых автобусных опытах объединение данных, полученных на нескольких остановках в ходе одного испытания, совершенно неприемлемо (см. ниже). Сам Бэкер (гл. 26, разд. 3.3.2) также выдвигает вполне существенное соображение, согласно которому по биологическим причинам нельзя смешивать данные нескольких остановок в одном и том же испытании: «оценка испытуемым направления к дому в каком-либо одном пункте строится на основании оценок, сделанных на предыдущих остановках, и подвержена влиянию этих оценок». Кроме того, в ходе анализа второго порядка не следует, по-видимому, смешивать вместе данные опытов с одной и опытов с несколькими остановками (в последнем случае всем испытуемым во время остановки сообщалась правильная компасная информация – см. примечание 5).

Учитывая опасности биологического и статистического характера, возникающие при объединении таких данных, мы полагаем, что заключение, сделанное Бэкером на основании автобусных опытов («слабая, но статистически достоверная способность к ориентации на цель в условиях перемещения с закрытыми глазами»; гл. 26, разд. 3.3.3), может в действительности быть связано со смещением от ожидаемого значения, усиленным благодаря комбинации большого количества данных. Используя приемы, предложенные впервые Коулом (Cole, 1957), мы решили проверить это предположение расчетным путем, взяв ту же величину выборки и применив те же статистические процедуры, что и Бэкер, но положив в основу не полученные в опыте данные, а случайные числа.

Будучи лишены исходных данных Бэкера и желая убедить себя, что

мы подсчитываем наши компасные оценки так же, как он, мы пересчитали его результаты для нескольких испытаний. Например, данные второго испытания, проведенного 29 июня 1979 г. (табл. 26.3), были опубликованы ранее по крайней мере трижды (Baker, 1980, рис. 4; 1981a, рис. 6.2; 1981b, рис. 7), и каждый раз Бэкер приводил рисунки, на основании которых можно было реконструировать исходные данные. Используя их, мы рассчитали тот же средний вектор ($e°$), длину вектора (r) и вероятность V-критерия, приводимую Бэкером (табл. 26.1); были проверены результаты нескольких других опытов Бэкера и правильность его расчетов подтвердилась. В результате мы получили те же самые общие значения второго и третьего порядков (табл. 26.3). Очевидно, что в процессе моделирования на ЭВМ мы использовали точно те же приемы, что и Бэкер (см. примечание 6).

Проводя это моделирование, мы однако решили изменить одну переменную, которая, по нашему глубокому убеждению, является весьма важной в реальных опытах на людях. В последнем случае можно отметить ряд факторов, вызывающих смещение распределения, в том числе и тех, на которые обращал внимание сам Бэкер (см. примечание 7). Не исключено, что знание локальной географии (специфической топографии, местной системы дорог), а также звуки и запахи, поддающиеся локализации, и солнечное тепло оказывает слабое влияние на выбор, делаемый испытуемым, и приводит к статистически значимому смещению всего распределения.

На первом этапе моделирования при помощи ЭВМ (Apple Macintosh) генерировались случайные «компасные числа» от 1 до 360° (см. примечание 8). Были использованы те же самые количества «испытуемых» и «остановок» в ходе одного опыта, что и в табл. 26.3, и случайные числа обрабатывались так же, как это делал Бэкер со своими данными. На следующих этапах моделирования множество случайных чисел уменьшалось на 10°, и проводился тот же самый анализ. Это делалось для того, чтобы имитировать смещение, связанное с тем, что часть испытуемых оценивала направление, выбирая не из полной окружности (360°), а из ее части. Всего производилось 110 прогонов программы, имитирующей ситуацию по методу Монте-Карло. Мы осознаем, что ограничение искусственно генерируемых «компасных чисел» дугой, несколько меньшей 360°, означает, что эти данные не являются случайными в строго математическом смысле, однако это небольшое отклонение от истинной случайности было необходимо, чтобы смоделировать влияние различных смещающих факторов. Как отмечено в разд. 2, после определения направления своего перемещения по отношению к исходному пункту на последующих остановках испытуемые выбирали направление в зависимости от выбора, сделанного на первой остановке. Например, если испытуемый думал, что он был перевезен к югу и выбирал на первой остановке направление на север, и автобус продолжал свое движение в некоем направлении, не совпадающем, по-видимому, с тем, которое вело обратно к первой остановке, то испытуемый выбирал компасное на-

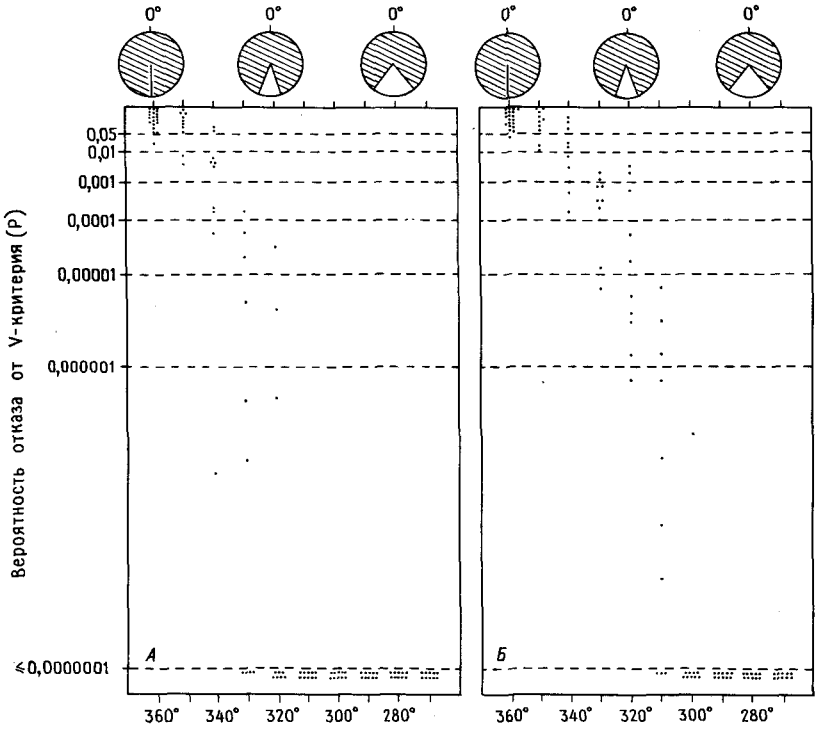


Рис. 29.3. Результаты моделирования с помощью метода Монте-Карло опытов по ориентации, описанных в табл. 26.3, в основу которого положены не реальные данные, а случайные числа. *А*. Задача этой модели – исследовать влияние объединения подверженных смещению данных при анализе второго порядка («уровень 2», как это обозначено в табл. 26.3). Независимой переменной в этой модели является дуга, внутри которой индивидуум делает свои оценки направления. Очевидно, что при выборе внутри дуги, равной 360°, оценки являются случайными, но при уменьшении дуги до 320° оценки отклоняются от случайности (как показано на диаграмме вверху, дуга возможных значений имеет центр около 0°, а исключенных значений – около 180°) (незаштрихованные участки).

Для каждой из 9 дуг (от 270 до 350°) было сделано по 10 прогонов программы, а для дуги 360° – по 20 (всего 110 прогонов программы). Обратите внимание, что в одном из прогонов в случае дуги в 360° был получен статистически значимый результат ($P < 0{,}05$), а в случае дуги в 350° – то же было в 2 из 10 прогонов ($P < 0{,}05$). В случае дуги в 330° в большинстве (7 из 10) прогонов программы результат был значимым при $P < 0{,}00001$; такой уровень значимости представляет интерес, так как он близок к тому, который привел Бэкер для своих данных (табл. 26.3). *Б*. Те же 110 наборов данных подвергнуты анализу третьего порядка («уровень 3» в табл. 26.3). При сравнении с результатами анализа второго порядка (в *А*) видно, что анализ третьего порядка, по-видимому, еще более подвержен влиянию небольших смещений, эффект которых в этом случае усилен. Из этой модели следует, что смешивание данных, не являющихся независимыми (как делал Бэкер), усиливает любые смещения при использовании анализов второго и третьего порядка, и это приводит к статистической значимости результата даже тогда, когда исходные «данные» представляют собой случайные числа. Детальное обсуждение этих вопросов содержится в тексте.

правление на вторую остановку, которое не было истинно случайным по отношению к его выбору на первой остановке. Иначе говоря, на второй остановке он производил выбор не из всех возможных направлений внутри окружности (т.е. дуги в 360°), а из несколько меньшего набора возможностей (т.е. дуги в 270 или 300°). Если это справедливо, то возникает вопрос – в какой мере это небольшое отклонение может повлиять на результат статистической обработки, когда смешиваются данные многих остановок?

Оказывается, влияние этого фактора было очень велико. Из графиков, приведенных на рис. 29.3 можно видеть, что хотя выбор направления на данной остановке лишь незначительно связан с его выбором на предыдущей остановке, тем не менее суммарные результаты второго порядка являются почти всегда статистически значимыми с вероятностью 0,05. На рисунке видно, что при уменьшении дуги на 20° (до 340°) преобладают возможности случайного выбора, но если дуга составляет 330°, то уровень значимости выбора будет близким к рассчитанному Бэкером в его исследованиях ($P < 0{,}00001$; см. табл. 26.3).

На основании этого анализа мы приходим к заключению, что принимаемое Бэкером «слабое, но значимое» доказательство в пользу компасных реакций человека может вызываться отнюдь не наличием компасного чувства. Действительно, такие же значимые результаты могут быть получены благодаря кумулятивным эффектам очень слабых смещающих факторов, воспринимаемых испытуемыми во внешнем мире, в условиях, когда выборка достаточно велика. Очевидно, что наличие компасного чувства у человека еще не доказано и для этого необходимы дополнительные исследования.

Благодарности. Мы благодарим многих студентов и сотрудников Корнеллского университета, принимавших участие в наших опытах в качестве добровольцев; большинство из них в то время были студентами-биологами I курса. Наши опыты финансировались Национальным научным фондом (BNS–7924525), а анализ данных проводился при участии Национального института здравоохранения (NS–19089) (оба гранта предоставлены К. Адлеру). Мы благодарим членов Корнеллской группы по ориентации за советы при организации наших опытов: Ирену Браун, Джона Б. Филлипса, Тимоти Ларкина и Джерри Вальдфогеля. Мы признательны также Ирене Браун, Джону Д. Крофорду, Томасу Дэйтону, Джону Б. Филлипсу и Тимоти Ларкину за критические замечания по нашей рукописи.

Литература

Baker R. R., (1980). Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacement: Possible involvement of a magnetic sense, Science, **210**, 555–557.

Baker R. R., 1981a. Human Navigation and the Sixth Sense, Hodder and

Stoughton, London.

Baker R. R., 1981b. Man and other vertebrates: A common perspective to migration and navigation. In: Animal Migration (D. J. Aidley, ed.), Cambridge University Press, London, pp. 241–260.

Batschelet E., 1981. Circular Statistics in Biology, Academic Press, New York.

Cole L. C., (1957). Biological clock in the unicorn, Science, **125**, 874–876.

Emlen S. T., Wiltschko W., Demong N. J., Wiltschko R., Bergman S. (1976). Magneticdirection finding: Evidence for its use in migratory indigo buntings, Science, **193**, 505–508.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 1061–1063.

Примечания

Примечание 1. Бэкер прежде всего преобразовывал реальное значение компасной оценки в ожидаемую ошибку (отклонение), измеряемую в градусах (табл. 26.4). Затем он подсчитывал средний вектор первого порядка для каждого испытуемого, рассматривая результат обработки ошибок испытуемого в каждом опыте как единичный вектор и затем определял среднее из четырех единичных векторов, соответствующих четырем остановкам. Поскольку все 30 испытуемых в корнеллском опыте Бэкера дали четыре пригодные для использования компасные оценки, число средних векторов первого порядка было 30 ($N = 30$). Каждый средний вектор первого порядка рассматривался далее как единичный вектор, используемый при определении среднего вектора второго порядка (r, e° в табл. 26.4). Была рассчитана вероятность того, что средний вектор второго порядка не группируется значимым образом около ошибки 0° (P для V-критерия в табл. 26.4).

В табл. 29.1 приведены средние векторы компасных оценок, сделанных на каждой остановке в опыте Бэкера. Для сравнения компасных и стрелочных данных мы использовали результаты только тех испытуемых, которые на каждой остановке давали четкие стрелочную и компасную оценки. Поэтому мы не учитывали данные одного или двух испытуемых на трех (из четырех) остановках. Некоторые испытуемые не изобразили стрелку, или нарисовали две стрелки, или же стрелку без определенного конца, указывающего направление. Встречались и непонятные узоры – у испытуемого, для которого задача, по-видимому, была слишком трудной. (То, что Бэкер использовал в своем анализе данные всех 30 испытуемых, вполне правомерно, поскольку все они действительно дали четкие компасные ответы на каждой из четырех остановок.)

Примечание 2. Маршрут, выбранный Бэкером, был таков, что варианты ответов, даваемых испытуемыми, по-видимому, были довольно ограниченными. Исходный план Бэкера в опытах в Корнелле состоял в том, чтобы использовать два стартовых пункта, сводя к минимуму трудности, связанные с тем, что испытуемый делает свой выбор в условиях неполной окружности, и это может вызвать смещение среднего группового вектора. О «двухстартовой» процедуре Бэкер информировал испытуемых на собрании, проведенном перед началом поездки (мы

записали все его инструкции на магнитофоне, чтобы в дальнейшем пользоваться ими при организации наших собственных опытов). Однако при выборе остановок влияния смещающих факторов преодолеть не удалось. Первая остановка в опыте Бэкера (названная остановка 2 > 1; см. табл. 29.1 для идентификации остановок) была сделана в конце довольно прямого десятикилометрового отрезка большого шоссе. Испытуемые в большинстве своем жили в Итаке в течение многих лет и, вероятно, знали особенности топографии и дорожной сети этого района, так что одно это обстоятельство могло привести к высокой степени сгруппированности данных, полученных здесь. Вначале не было намерения останавливаться в этом месте, но водитель пропустил запланированный поворот на 90°, который должен был быть за 1 км до намеченной остановки. Тогда Бэкер попросил шофера остановиться и произвел здесь компасные и стрелочные определения (вместо того, чтобы повернуть на 270° и достичь запланированной остановки); эта просьба была основана на его личном опыте, согласно которому испытуемые запутывались в ответах, если резкие повороты имели место непосредственно перед тем, как они должны были отвечать на вопросы (Baker, 1981a, рис. 7.4). После того как было покончено с вопросами на этой условной остановке (остановка 2 > 1), автобус направился к месту, где было намечено сделать вторую остановку. В этом пункте все испытуемые сняли темные очки, и им было указано направление на север. Затем было сказано, что эта остановка – начало второй части поездки, которая будет рассматриваться как цель при всех последующих остановках (3 > 2, 4 > 2, 5 > 2). Последующие три остановки пытались расположить как можно шире вокруг цели, но реально они оказались внутри дуги в 134°, а все четыре остановки находились внутри дуги в 197° (см. рис. 29.3 в связи со статистическим эффектом ограничения выбора в пределах столь малых дуг). Если испытуемые поняли, что они не могли переместиться далеко к западу (по направлению к озеру), поскольку их перевезли на восток, то в своих ответах они легко могли отклоняться от случайности, говоря, что цель при последующих остановках находилась где-то по направлению к западу. Даже если бы они определяли направление как северо-запад или юго-запад, это все равно привело бы к значимому группированию оценок по V-критерию, если бы большинство участников группы отвечало сходным образом.

Примечание 3. При исследовании ориентации животных часто необходимо комбинировать результаты нескольких тестовых выборок, но это можно делать лишь при некоторых условиях. Одно из них состоит в том, что выборки являются независимыми (Batschelet, 1981, с. 197–198); в случае автобусных опытов на людях это условие будет соблюдаться, если отдельные испытуемые будут участвовать в эксперименте только один раз. Однако при расчете своего «уровня 2» и «уровня 3» Бэкер (табл. 26.3) получил суммарные значения, объединив результаты 31 опыта, в которых многие испытуемые участвовали более одного раза. Это становится очевидным, если тщательно сравнить описание Бэкером

отдельных опытов (Baker, 1981a, с. 14–19), которые составляют первые 16 испытаний в табл. 26.3, со сводкой опытов 1976–1979 гг., проведенных им же (1981a, с. 21). Например, четыре опыта в табл. 26.3, имевшие место с 15 октября по 5 ноября 1979 г., соответствуют «манчестерской серии III» в сводке Бэкера; в таблице он приводит величину выборки, равную 60, но его сводка ясно указывает, что эти данные получены на 34 испытуемых. Что касается серии 1976–1978 гг. (10 испытаний), то в табл. 26.3 Бэкер включил 76 отдельных данных, но в его более ранней сводке отмечено, что участвовало 64 испытуемых. На это указывает и сам Бэкер (Baker, 1980, с. 556): «Несколько испытуемых принимали участие в двух поездках (в серии I)». Кроме того, исходя из приведенных размеров выборок, шесть испытаний, проведенных Бэкером в ноябре 1980 г. (табл. 26.3), выглядят подозрительно, как будто в каждой из трех пар проб были использованы одни и те же испытуемые. Очевидно, что испытания Бэкера не дают набора независимых фактов, т. е. он нарушает одну из фундаментальных предпосылок используемых им статистических критериев.

Примечание 4. Следующее условие анализа второго порядка, которое должно соблюдаться, состоит в том, что каждая проба должна быть «основана на одном и том же числе наблюдений» (Batschelet, 1981, с. 198). В данном случае это означает, что для объединения результатов отдельных испытаний с целью проведения анализа второго порядка в каждом испытании должно быть одно и то же число испытуемых. «Небольшие отклонения ... допустимы, однако значительные отклонения существенно усложняют статистический анализ», – отмечает Батчеле. В пользу этого положения можно привести графические данные (Batschelet, 1981, рис. 10.1.1), показывающие, что даже двукратное различие в размере выборки оказывает большое влияние на распределение r-значений. Размер выборок у Бэкера (табл. 26.3) варьирует от 5 до 42, т. е. в восемь раз. Трудно представить, что такой разброс в размере выборок можно квалифицировать как «небольшой» в смысле Батчеле, но ни в одной из публикаций Бэкера нет указаний на то, что он осознает эту проблему или что он подвергал результаты какой-либо статистически оправданной коррекции. Анализ на «уровне 2» и «уровне 3», проведенный Бэкером, не считается и с этой статистической предпосылкой.

Примечание 5. Оставшийся без ответа вопрос, относящийся к протоколу автобусных опытов, состоит в том, каково влияние последовательных остановок на компасные ответы испытуемого, если учесть, что по мере передвижения он приобретает все больше информации о своем маршруте и получает уточняющую компасную информацию на каждой остановке. Статистически оправдано комбинирование оценок испытуемых при расчете среднего вектора первого порядка, но при этом предполагается, что они отвечают на один и тот же вопрос без получения добавочной компасной информации в ходе испытания. Птица, находящаяся в ориентационной клетке, может производить повтор-

ные оценки направления миграции, основанные на меняющихся сигналах, например вращающемся звездном небе; при вычислении среднего вектора первого порядка для данной ночи объединяются данные, полученные на отдельных птицах (Emlen et al., 1976). Однако такое объединение данных не будет статистически оправданным, если экспериментатор раз в час будет давать фиксированные ориентационные сигналы, чтобы птица могла свериться по ним. Влияло ли на испытуемых обозначение руководителем эксперимента севера, если это точно совпадало с оценкой испытуемого? Что чувствовали те испытуемые, оценки которых были совершенно ошибочными, когда они сталкивались со сведениями, противоположными их собственному представлению? Вызывало ли это быстрое приспособление к «правильной» оценке своего местоположения? В некоторых испытаниях Бэкера за одну поездку делалось до девяти остановок. По-видимому, в опытах такого рода испытуемые в действительности получали куда больше сведений о маршруте, чем испытуемые, у которых была только одна остановка. Методическая особенность наших опытов в Корнелле состояла в том, что каждая остановка была «целью» для компасной оценки, делаемой на следующей остановке; мы надеялись, что это уменьшит дополнительные влияния многих остановок, ориентирующихся на одну-единственную «цель». Однако ретроспективно мы чувствуем, что не достигли полного успеха на этом пути. Оказывается, в поездках с несколькими остановками очень трудно не сообщать испытуемым дополнительных сведений. Наиболее адекватным в будущих исследованиях, будет по-видимому, маршрут с одной остановкой, что существенно облегчит контролирование направления и длины маршрута.

Примечание 6. В процессе моделирования случайные «компасные числа» создавались, как описано в примечании 8. Во всех случаях предполагалось, что «компасные числа» подобраны так, чтобы отражать «отклонение от ожидаемого значения». Таким образом, все V-критерии можно было использовать обычным образом, рассматривая 0° (отсутствие ошибки) как предсказанное направление. У нас было то же число «испытуемых» и «испытаний», что и в табл. 26.3 у Бэкера. Например, в опыте Бэкера от 20 ноября 1976 г. шесть испытуемых произвели по три оценки направления. При моделировании создавалось шесть наборов, каждый из которых состоял из трех случайных чисел, и эти данные комбинировали (по три одновременно), чтобы получить шесть средних векторов первого порядка. Затем векторы первого порядка объединяли в средний вектор второго порядка, что соответствует данным, представленным Бэкером для каждого из 31 испытаний и определяли вероятность V-критерия для этого среднего вектора второго порядка. По Бэкеру 31 средний вектор можно затем комбинировать двумя разными способами. Во-первых, можно рассчитать «большой средний» вектор (операция, обозначаемая Бэкером как анализ на «уровне 2») путем комбинирования 414 векторов первого порядка, как если бы все они были независимыми (они не были таковыми; см. примечание 3).

Во-вторых, каждому из 31 векторов первого порядка можно приписать длину, равную 1, и провести анализ на «уровне 3», или анализ третьего порядка. V-критерии применяли к «большому среднему» и к результатам анализа третьего порядка. Например, на рис. 29.3, *A* точка, соответствующая 300°, представляет собой «большой средний» вектор из 414 векторов первого порядка. Векторы первого порядка рассчитывали из значений, лежащих между − 150 и + 150°, с 0° в центре этого диапазона значений.

Как указывает Бэкер (гл. 26, разд. 3.3.2), в автобусных опытах анализ первого порядка, в котором каждое полученное значение обрабатывают так, как если бы все они были независимыми, использовать нельзя. Тем не менее мы провели анализ первого порядка, чтобы определить, каков будет эффект этой неправильно произведенной обработки. Полученное распределение существенно не отличалось от результатов анализа второго порядка, приведенного на рис. 29.3, *A*.

Примечание 7. Было отмечено влияние слабых и не очень слабых сигналов окружающей среды, однако Бэкер не проводил их эффективного контролирования. Как обсуждалось в тексте, район Итаки имеет четко обрисованную топографию, что связано с его расположением в центре области Фингеровских озер в северной части штата Нью-Йорк, – местности, образованной при последнем оледенении из озер и долин, идущих в целом в направлении с севера на юг. Крутые склоны находятся в основном на восточной и западной оконечностях района. Таким образом, люди, знакомые с этой местностью (как это было в опыте Бэкера: см. примечание 2), вполне могли сузить выбор направления, используя, например, сведения о высоте в ходе своего перемещения («закладывание» ушей или кинестетическая обратная связь); если же таких сведений они не получали, то их выбор направления все равно оказывался суженным. В корнеллском опыте Бэкера была выбрана дорога, в которой отсутствовали какие-либо крутые спуски. Единственный относительно плоский участок, которого можно достичь без подъема на холм и последующего спуска, находится в направлении NNE от корнеллского кампуса. Поскольку испытуемые могли догадаться, что это было единственным возможным направлением поездки, Бэкер использовал второй «старт» после того, как автобус достиг ровного места. Тем не менее, если при втором «старте» испытуемые знали, где они находятся, они могли знать и то, что озеро Каюга расположено недалеко к западу, поэтому при последующем движении они должны оказаться к востоку от второго «старта».

То же самое смещение в исходной оценке направления могло играть роль и в манчестерских опытах Бэкера. На рис. 3.7(b) (Baker, 1981a) автор демонстрирует и четко отмечает в подписи, что «все поездки начинались от пункта, расположенного на 8 км к SSE». Можно предположить, что эта дорога ведет от университета к объездному участку дороги, связанному с главными трассами в области Манчестера. Были ли испытуемые достаточно знакомы с местностью, чтобы иметь силь-

ную уверенность в том, что их везут к югу? Из рис. 3.7(b) (Baker, 1981a) видно, что все поездки и остановки за исключением «E» находились ниже прямой, идущей через кампус в направлении, примерно соответствующем NE–SW. Таким образом, испытуемому, который почувствовал, что его повезли к югу, достаточно было произнести «север», чтобы его оценка оказалась правильной.

Бэкер сообщает, что некоторые из его испытуемых уверяли, что они чувствовали на лице солнечное тепло (Baker, 1981a, с. 38), но замечает далее, что если они могли ориентироваться и в отсутствие сигналов от солнца, значит, эти сигналы не были существенными. Тем не менее он заключает свое короткое обсуждение на эту тему признанием, что даже если «восприятие положения солнца по отношению к направлению перемещения не является основой навигации во время пути... им все-таки можно пользоваться, если оно доступно» (Baker, 1981a, с. 38). Дело в том, что поездки на автобусе были столь короткими, что солнце, если оно было на небе, можно было успешно использовать как фиксированный ориентационный признак. Адекватным контролем в этом отношении могут быть только испытания, проведенные в течение короткого промежутка времени в полночь, поскольку даже темные очки и занавески на окнах все же позволяют обнаруживать некоторое количество света и тепла, если светит солнце. Бэкер сообщает также, что его испытуемые в какой-то степени использовали в качестве сигналов индустриальные запахи и звуки аэропорта, но не приводит сведений о том, были ли эти сигналы полезными и пытался ли он их контролировать в своих опытах (Baker, 1981a, с. 37).

Цитируем Бэкера: «Нет сомнения, что все сигналы, замеченные студентами, могли служить информацией, полезной для определения ими направления движения» (Baker, 1981a, с. 37). Хотя испытуемые или не осознавали, или не могли описать, какими же сигналами они пользовались, не исключено, что они тем не менее подсознательно руководствовались этими или иными сигналами. Без адекватного контроля всех возможных сигналов, в том числе знания местной топографии (что почти невозможно исключить), автобусные опыты – в том виде, в котором они проводились – недостаточны, чтобы доказать наличие чувства направления, основанного на магниторецепции.

Примечание 8. Поскольку выбор числа определяется конечным количеством возможных значений в данной ячейке памяти, микрокомпьютеры генерируют псевдослучайные последовательности чисел. Микрокомпьютер «Макинтош» дает возможность зарядить генератор случайных чисел 65536 различными исходными величинами, контролируемыми программой (при использовании программы на Бейсике разные положительные случайные числа могут создавать разные наборы случайных чисел). Программа может производить считывание с встроенных часов и использовать в качестве постоянно меняющегося начального числа количество секунд, прошедших с полуночи. В действительности мы использовали этот способ перед генерацией каждого «множества» при

каждом прогоне программы (на него приходилось 1760 случайных «множеств»; это означает, что для построения рис. 29.3 было использовано 193 600 случайных «множеств» и 110 прогонов программы). В связи со скоростью реализации программы (примерно 7,25 мин на один прогон программы) генерация не каждого «множества» начиналась новым начальным числом; в среднем в течение одного прогона программы создавалось примерно 125 разных начальных чисел.

Ответ Бэкеру

Просмотрев в рукописи ответ Робина Бэкера на наши критические замечания (гл. 34), мы хотим подчеркнуть или разъяснить некоторые моменты, которые, по-видимому, остались ему непонятными. Мы представляем читателям эти короткие комментарии, чтобы обратить их внимание на существенные пункты расхождения между нами, которые Бэкер в значительной степени оставил без ответа.

Автобусные опыты в Итаке. В разделе «Протокол опытов» Бэкер сравнивает результаты своих испытаний, проведенных в Итаке, и более поздних наших, в которых мы предприняли ряд специальных предосторожностей (так называемые «строгие опыты», по терминологии Бэкера), и приходит к ошибочному заключению. Бэкер утверждает, что «*число* остановок, показывающих наличие значимой ориентации к дому ..., в строгих опытах больше» (курсив наш). Это верно, но внимательный читатель заметит из нашей табл. 29.1, что в корнеллских опытах Бэкера было только 4 остановки, а в наших более поздних опытах – десять, если включить сюда все ситуации. Бэкер смешивает абсолютное число с относительным, а именно последнее, очевидно, следует сравнивать; мы специально предупреждали против такой ошибочной интерпретации (см. раздел «Результат А» в нашей главе). Таким образом, если использовать процедуру, которую мы рекомендуем,– сравнивать только истинно независимые результаты, полученные на первой остановке,– то в опытах Бэкера значимая ориентация установлена в 100% остановок, а в наших более строгих опытах – в 60% остановок (3 из первых 5 остановок), т. е. это противоречит тому, что утверждает Бэкер. Между прочим, ссылка Бэкера в этом месте на наличие ориентации по такому показателю, как жест рукой, является, по-видимому, просто недоразумением. Ни в одном из наших опытов испытуемых не просили показывать направление рукой; несомненно, Бэкер имел в виду стрелочные оценки (см. гипотезу В). Однако изображение стрелки существенно отличается от указательного жеста, поскольку оно вынуждает испытуемого думать, имея в виду блокнот (как в гипотезах Е и Д); а не руководствоваться кинестетическими ощущениями, как это бывает, когда ему разрешили встать, повернуться и сделать указательный жест.

В том же разделе Бэкер сокрушается по поводу того, что ориентация к дому, показанная в наших строгих опытах, «была утрачена в лабиринтах апостериорного анализа». Он совершенно упускает суть этой части

нашей критики. Мы намеренно применили апостериорный анализ, пытаясь выяснить, не могут ли другие гипотезы – в дополнение к той, которая была исходно выдвинута Бэкером, – разумно объяснить опыты в Итаке и привести к новым гипотезам, доступным последующей проверке. Ответом является четкое «да», но Бэкер не признает и не обсуждает альтернативные гипотезы. Примечательно, что гипотеза Е полностью объясняет результаты опытов в Итаке – так же, как и исходная гипотеза Бэкера. Как мы подробно обсуждали в своих критических комментариях, это не доказывает, что интерпретация Бэкера неверна. На что нам хотелось бы особенно указать Бэкеру, а также другим исследователям, которые захотят в будущем провести автобусные опыты, так это на необходимость принять во внимание разные, а не одну-единственную гипотезу и организовать решающие эксперименты, которые позволили бы различать эти гипотезы.

Ориентированные распределения из случайных данных. В разделе «Анализ второго порядка» Бэкер заявляет, что мы неправы, предполагая, что он смешал вместе данные различных остановок, – вместо этого он использовал анализ второго порядка. Мы прекрасно понимали, что он использовал анализ второго порядка (мы должны были знать это, чтобы использовать его точную расчетную технику при моделировании с помощью метода Монте-Карло), и тщательное прочтение первого параграфа этого раздела, а также и других в нашей главе должно было бы сделать ясным, что мы рассматриваем анализ второго порядка как один из видов смешивания данных. Анализом второго порядка можно пользоваться вполне корректно при соблюдении некоторых условий. К сожалению, как об этом говорится в примечаниях 3 и 4 в нашей главе, Бэкер, проводя анализ второго порядка, нарушает статистические нормы, по крайней мере, дважды и мы были вынуждены использовать эти ошибочные способы объединения данных, чтобы точнее провести моделирование его испытаний. Мы, как и другие его критики, согласны с Бэкером, что употребление статистических приемов, характерных для анализа второго порядка, является корректным (и это действительно так при соблюдении определенных условий), – но читатели не должны на этом основании заключать, что мы соглашаемся с использованными Бэкером некорректными приемами анализа.

Возвращаясь к нашему моделированию методом Монте-Карло манчестерских данных Бэкера, мы хотим отметить два момента. Во-первых, для такого моделирования вообще несущественно, снимались ли на каждой остановке темные очки или нет. Бэкер информирует нас, что удаление темных очков на каждой остановке «...не является частью процедуры наших опытов в Манчестере...», но опубликованные им материалы оставляют неясность в этом отношении. Например, он сообщает (Baker, 1981a, с. 37), что в двух испытаниях серии I половина испытуемых не имела темных очков, но в подписях к табл. 26.3 не сказано, включены сюда эти испытуемые или нет. Позднее в его книге (Baker, 1981a, с. 76, рис. 7.11) приводятся результаты серий I и III, где

было по пять остановок (на рисунке показано, что направление указывает испытуемый без темных очков). Если сравнить общий размер выборки на этом рисунке ($N = 300$) с аналогичным параметром для серий I и III в его табл. 26.3 (серия I – строчки 1–10, серия III – строчки 13–16), где $N = 468$, то можно предположить, что в 168 случаях испытуемые снова надевали очки перед тем, как двигаться дальше. Даже в последнем обзоре (гл. 26, разд. 3.3.1) Бэкер говорит: «*обычно* испытуемые имеют темные очки как во время поездки, так и тогда, когда производят оценку направления» (курсив наш). Нет ничего удивительного в том, что многие читатели, подобно нам, не имели ясности в отношении процедуры закрывания глаз испытуемым в опытах Бэкера, и поэтому его недвусмысленное заявление, цитированное выше, представляется исключительно важным.

Во-вторых, Бэкер никак не комментирует главный вывод, сделанный нами при моделировании его опытов. Он заключается в том, что небольшие отклонения от ожидаемого направления, возможные в процессе его выбора испытуемым, сильно увеличиваются, когда посредством анализа второго порядка смешиваются данные многих остановок, и это почти всегда приводит к значимому результату. Даже если мы исключим влияние такого фактора, как удаление темных очков (поскольку Бэкер теперь заявляет, что темные очки не снимались), все же существуют и многие другие возможности, такие, как топография местности или кинестетические сигналы, способные вызывать смещение оценок испытуемого от случайных: это обсуждалось достаточно подробно в примечании 7 к нашей главе, но было проигнорировано Бэкером. Разумеется, возможно (и Бэкер мог бы убедить нас в этом), что то смещение, которое приводит к неслучайности выбора направления, создают сигналы магнитной природы, но Бэкер, по-видимому, не желает принять во внимание, что в действительности в этом могут принимать участие и некоторые факторы немагнитной природы. Как ясно показывает наша модель, небольшое уменьшение диапазона, из которого производится случайный выбор, – от 360 до 330° – может привести к статистически значимым результатам в 70% случаев (рис. 29.3), если данные многих остановок смешать при помощи анализа второго порядка тем способом, который применял Бэкер.

Заключение. Таким образом, настойчивое утверждение Бэкера в его «Заключительных замечаниях» о том, что американские данные соперничают с его собственными манчестерскими, демонстрируя наличие навигационной способности человека, основанной на магниторецепции, попросту является ложным. Мы не отделываемся поверхностным объяснением наших результатов «...пользуясь апостериорным анализом, статистическими и арифметическими софизмами...», как утверждает Бэкер. Наоборот, мы пытались показать не то, что интерпретация Бэкера ложна, а то, что возможны и другие способы объяснения данных. Апостериорный анализ – это важный способ развития новых доступных проверке гипотез (как, например, нашей гипотезы Е), который, как мы

надеемся, позволит нам лучше понять, как осуществляется процесс ориентации у человека; однако, проводя такой анализ, мы должны пользоваться статистически оправданными приемами, чтобы наши усилия не привели к артефактным результатам.

Нет сомнения, что способность к ориентации у человека, которую пытается доказать Бэкер, является интригующей и заслуживает дальнейшего исследования. Однако мы нанесем ущерб этому исследованию, если ограничим свои размышления одним-единственным возможным механизмом или же, пытаясь ответить на вопрос, будем применять непригодные экспериментальные или статистические методики.

Глава 30

ОТСУТСТВИЕ ХОМИНГОВЫХ СПОСОБНОСТЕЙ У ЧЕЛОВЕКА, ВЫЯВЛЕННОЕ В ОПЫТАХ С ПЕРЕМЕЩЕНИЕМ

Джеймс Л. Гоулд[1]

Бэкер утверждает, что оценки направления, которые испытуемый делает на отдельных остановках, не являются независимыми и поэтому их следует сгруппировать. Действительно, такие оценки не могут быть полностью независимыми, но в гл. 27 указывается, сколь велики издержки, связанные с утратой потенциально полезных сведений при использовании анализа второго порядка. Мы (Gould, Able, 1981) решили представить результаты анализа первого порядка, поскольку 1) Бэкер также иногда поступал таким образом (Baker, 1980a, b; 1981) и 2) анализ реальной степени независимости последовательных оценок убедил нас в том, что в противоположность спекулятивным заявлениям на этот счет подобные оценки были в большой степени независимыми. Если бы мы слепо применяли анализ второго порядка, слишком много информации было бы утрачено. (Наши результаты и анализ первого порядка представлены на рис. 30.1 и в табл. 30.1.) Логика исследования данных на независимость у нас была такова: если оценка, производящаяся на данной остановке, зависит от оценки, сделанной на предыдущей остановке, то разница между ними в среднем будет близка к 0°; если же, наоборот, последующая оценка совершенно не зависит от предыдущей, то они будут различаться в среднем на $\pm$ 90°. Данные, характеризующие различия между последовательными оценками у контрольных испытуемых, приведены в табл. 30.2. Средняя разница между этими оценками составила 83,6° – значение, более близкое к предсказанию, исходящему из идеи о полной независимости оценок. Тем не менее читатель может признавать убедительной аргументацию в пользу анализа второго порядка; как видно из табл. 30.3, в этом случае значимой ориентации не обнаруживается.

---

[1] *James L. Gould*, Department of Biology, Princeton University, Princeton, New Jersey 08544.

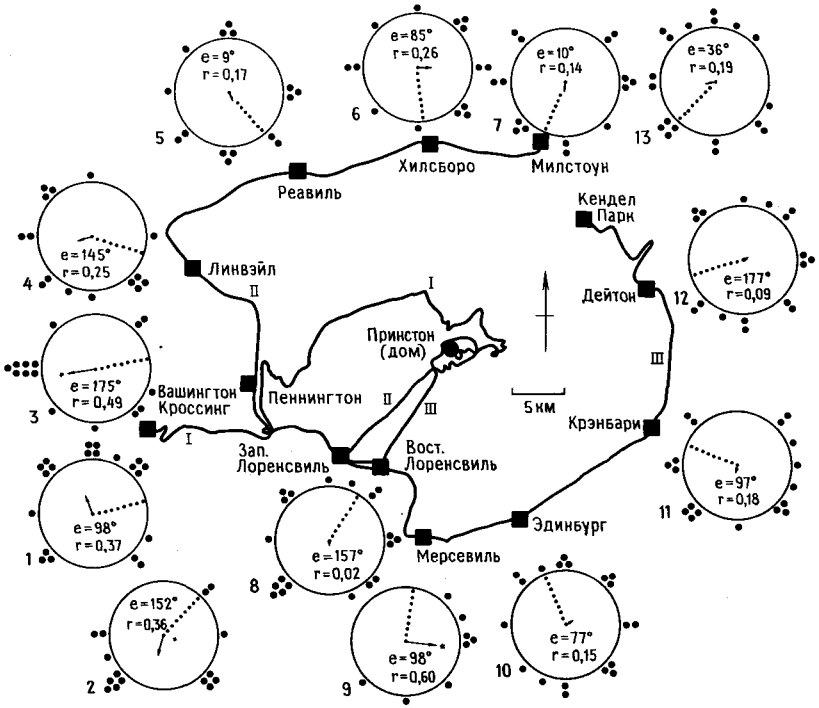


Рис. 30.1. 209 индивидуальных оценок направления к дому в первых четырех принстонских опытах обозначены точками по периферии 13 кругов, каждый из которых представляет результаты, полученные на соответствующей остановке (путь указан сплошной линией). Внутри круга точками изображено направление к дому, а стрелкой – средний вектор из сделанных оценок; e – угловая разница (ошибка) между направлением среднего вектора и направлением к дому; r – длина вектора; звездочка – наличие статистически значимого результата при 5%-ном уровне значимости (критерий Рэлея). При модификации V-критерия (по Рэлею) с учетом ожидаемого направления ни на одной из остановок не получено значимого (с 5%-ным уровнем) результата.

Помимо вопроса о том, как лучше анализировать результаты принстонских опытов – на уровне анализа первого или второго порядка, следует также разобраться в двух серьезных ошибках Бэкера, которые отмечены в гл. 27. Статистическая методика, которой он пользуется, часто не оправдана, а там, где она является корректной, его расчеты не всегда верны. Кроме того, имеются другие ошибки, совершенно неверная интерпретация и ошибочные заключения, что ослабляет делаемые им выводы или приводит к противоречию с ними. Наиболее существенной, по-видимому, является величина эффекта, которую он приводит. Даже до того, как Бэкер начал проводить опыты в «оптимальное» время суток и выбирать испытуемых с учетом их одежды, положения во

Таблица 30.1. Сводка данных опытов по оценке направления

	Место[1]	Воздействие[2]	N	Средний вектор		Статистическая значимость[4]	
				отклонение[3]	длина	z-критерий	V-критерий
А	Милстоун (20 км NNE)	К	20	−78°	0,24	н. з.[5]	н. з.
В	Hilsboro (18 km N)	К	20	12°	0,30	»	0,5
В	Реавиль (20 км NW)	К	20	−145°	0,18	»	н. з.
Г	Линвэйл (23 км WNW)	К	20	−176°	0,05	»	»
Д	Кингстон (4 км NE)	К	19	3°	0,26	»	»
Е	Пеннингтон (18 км W)	К	19	−34°	0,16	»	»
Ж	Рингоуз (25 км WNW)	К	19	54°	0,29	»	»
З	Флемингтон (26 км NW)	К	19	149°	0,14	»	»
И	Кротон (33 км WNW)	К	9	−147°	0,16	»	»
К	Роуздэйл (5 км N)	К	12	−166°	0,12	»	»
		М	14	−140°	0,08	»	»
Л	Роки Хилл (16 км NNE)	К	12	40°	0,31	»	»
		М	14	−144°	0,30	»	»
М	Бель Мид (22 км NNE)	К	12	22°	0,23	»	»
		М	14	128°	0,35	»	»
Н	Вудс Тэвен (27 км NNE)	К	12	−49°	0,27	»	»
		М	14	56°	0,19	»	»

[1] Расстояния от места отправления.
[2] К – контроль, М – магнит.
[3] По отношению к ожидаемому направлению (к дому в случае контрольной группы, на 180° от дома в случае испытуемых с магнитными брусками).
[4] z-критерий Рэлея с вероятностью 0,05; V – модифицированный критерий Рэлея с 5%-ным уровнем значимости.
[5] н. з. – незначимо.

Таблица 30.2. Проверка независимости данных принстонских автобусных опытов

Дата опыта	Число испытуемых	Число остановок	Средняя разница между последовательными оценками
30 октября 1980	15	5	74,6°
31 октября 1980	8	6	92,8°
24 ноября 1980	11	5	91,3°
16 февраля 1981	20	4	80,3°
17 февраля 1981	19	4/5	82,0°
18 февраля 1981	11	4	85,9°
		Взвешенное среднее	83,6°

Таблица 30.3. Анализ второго порядка данных принстонских автобусных опытов

Опыт	Остановки	Статистика второго порядка
2 мая 1980	1	—
30 октября 1980	2–7	> 0,1
31 октября 1980	8–13	> 0,1
24 ноября 1980	9–13	> 0,1
Объединенные данные	2–13	> 0,1
16 февраля 1981	А–Г	> 0,1
17 февраля 1981	Д–З/И	> 0,1
18 февраля 1981	К–Н	
Контрольные испытуемые		> 0,1
Испытуемые с магнитными брусками		> 0,1
Объединенные данные	А–Н	> 0,1
Объединенные данные	2–13; А–Н	> 0,1

время ночного сна, употребления носовых капель и т. п., он обнаружил потрясающе сильный эффект. Направленные к дому компоненты средних векторов, по данным Бэкера (Baker, 1981), были $\sim 0{,}49$, а средняя угловая ошибка – всего лишь 13,5°. Даже хорошо тренированные почтовые голуби редко достигают таких результатов. Если различные манипуляции, проведенные Бэкером с данными опытов в Принстоне/Олбани, были корректными, величина эффекта должна быть ничтожной по сравнению с той, которая приводится им: компонент среднего вектора, направленный к дому, равен 0,01, а средняя угловая ошибка = 96,4° (при случайных оценках ожидается ошибка в 90°). Читатели, вероятно, согласятся с тем, что способность к магнитной ориентации у людей, или по крайней мере у американцев, слишком мала, чтобы ей можно было приписать какое-либо адаптивное значение.

Хотя в опытах в Принстоне и Олбани намеревались повторить испытания Бэкера, для них характерен лучший контроль. Например, Бэкер характеризует свои дороги как «исключительно извилистые», но даже беглое сравнение различных маршрутов в книге Бэкера и в нашей статье (Gould, Able, 1981) показывает, что маршруты, выбранные Бэкером, были относительно простыми. При проведении наших совместных опытов в Принстоне Бэкер фактически настаивал на упрощении маршрута, хотя мы требовали сохранить круговые движения автобуса в начале пути. Заслуживает упоминания и способ, которым исключалось использование испытуемыми зрения. У Бэкера были так называемые темные очки для сна, которые используют люди, пытающиеся заснуть при свете. Эти очки, однако, позволяют относительно хорошо видеть пол, так как они неплотно прилегают к носу; после темновой адаптации испытуемые могли даже видеть через эти темные стекла. В принстонских опытах глаза испытуемых были закрыты двумя слоями темного бархата и слоем темной шерсти, что обеспечивало хорошее прилегание к носу. И все же

нам казалось, что этого недостаточно, и мы просили испытуемых сидеть с закрытыми глазами (Бэкер не упоминает о такой инструкции, и он не давал ее при проведении двух опытов в Принстоне). Мы всегда держали окна в автобусе закрытыми и завешивали их, тогда как Бэкер, по его словам, лишь иногда принимал эту меру предосторожности. В опытах в Олбани были использованы столь же эффективные темные очки и капюшоны, причем эти опыты проводились в вечернее время, что уменьшало возможность зрительной ориентации.

Рассматривая способ, каким Бэкер проводил два принстонских опыта, следует учесть по меньшей мере три других различия: мы всегда пользовались протоколом в письменной форме, отказывались отвечать на вопросы (правда, мы повторно зачитывали нужную часть протокола) и не давали инструкций, когда указывали направление поездки или показывали карточку с изображением стран света, которую использовали для объяснения, как записывать направление. На основании фотографии, приведенной в книге Бэкера, и фильма, показанного им на семинаре в Принстоне, мы можем добавить к этому списку различий еще кое-что. Например, мы не выводили своих испытуемых на крышу здания в кампусе, чтобы они познакомились с топографией окружающей местности (естественно, что мы хотели свести к минимуму использование ими топографических ориентиров).

При обсуждении автобусных опытов других исследователей Бэкер допускает ряд ошибок, о которых читатель, вероятно, хотел бы знать. Во-первых, он утверждает, что корректным является только V- или z-критерий, но не говорит, какой именно. Раз z-критерий просто указывает на наличие любой неслучайной ориентации, его следует предпочесть, если не иметь в виду определенное направление ориентации, как в случае, когда на испытуемых были укреплены магниты. Например, Бэкер применяет этот вариант статистики, чтобы апостериорно заключить, что автобусы определенной марки существенно влияют на компасные оценки (Baker, 1981). У некоторых животных установлена также зависимость выбора ими направления от того места, где их выпустили. В отличие от этого V-критерий менее требователен в отношении длины среднего вектора, но для его применения необходимо наличие ориентации в предсказанном направлении. Мы используем оба типа статистических методов, чтобы не создавалось впечатления, будто мы выбираем апостериорную статистическую методику для подтверждения наших выводов. Результаты обработки по z-критерию приведены на рис. 30.1 и в табл. 30.1; анализ по V-критерию показывает отсутствие значимой ориентации для всех случаев, представленных на этом рисунке и в этой таблице (Gould, Able, 1981).

Бэкер предпочитает цитировать данные, приведенные в газетах и популярных журналах, но читатель, вероятно, хочет иметь ссылки на работы, прошедшие научное рецензирование. Например, в журнале Psychology Today, в котором опубликованы статья Бэкера (Baker, 1980a) и предварительное сообщение об одном принстонском эксперименте

(Gould, 1980), неправильно расположена одна опытная точка на рисунке, что привело к зловещей «противоречивости», отмеченной Бэкером. Читатели, сравнившие эту диаграмму с той, которая имеется в статье Гоулда и Эйбла (Gould, Able, 1981), увидят, что основной показатель – средний вектор, который не был воспроизведен – в обеих публикациях один и тот же. Проблемы, возникавшие у Бэкера при подсчете среднего вектора, уже обсуждались в гл. 27, поэтому можно обойтись без добавлений, касающихся других противоречий между нами (Gould, Able, 1981) и якобы «корректной» иллюстрацией, являющейся результатом вычислений Бэкера и приведенной в его статье. Расчеты не отличаются сложностью, и читатель сам может провести их и сравнить результат с опубликованными величинами. Кроме того, читатель может обратиться к статье Дэйтона (гл. 27), где расчеты были, очевидно, проделаны весьма тщательно на основе карточек с данными, полученными от испытуемых. Мы считаем, что заключения Дэйтона убедительны и совпадают с нашими (Gould, Able, 1981). Копии карточных данных, предоставленные в 1981 г. и Бэкеру, и Дэйтону, доступны для любого заинтересованного исследователя.

Читатель не должен также быть введен в заблуждение заявлением Бэкера, будто сравнение данных, полученных на контрольных и «опытных» (с магнитными брусками) испытуемых производилось только в серии I; в действительности данные Бэкера представлены и в результатах другого опыта такого рода, которые приводятся в нашей статье в табл. I (Gould, Able, 1981). Утверждение Бэкера, что у принстонских испытуемых с магнитными брусками наблюдалась значимая ориентация, является неверным. Данные, которые были получены в этом совместном испытании, где было четыре остановки, таковы: $r = 0{,}08$, $a = -140°$; $r = 0{,}30$, $a = -144°$; $r = 0{,}35$, $a = 128°$; $r = 0{,}19$, $a = -49°$. Из этих данных нельзя сделать никаких определенных выводов. Корректные и статистически незначимые величины, полученные при анализе второго порядка, представлены в нашей табл. 30.3 и в гл. 27.

Наконец, следует, вероятно, еще раз подчеркнуть опасность, связанную с проведением апостериорного анализа. Когда статистическая методика и проверяемые ею гипотезы выбираются задним числом, это приводит к значительному риску. Бэкер тяготеет к такой практике. В частности, эта его тенденция проявляется хотя бы в том, как охотно он цитирует работу Сриваставы и Саксены (Srivastava, Saxena, 1980), в которой сообщается о трех корреляциях, сделанных задним числом. Для большинства читателей должно быть очевидно, что если мы принимаем как статистический критерий $P = 0{,}05$, то примерно в одной из каждых двадцати проб эта корреляция имеет спорный характер. Таким образом, если мы начнем сопоставлять, скажем, три разных магнитных параметра с двадцатью видами болезни или дорожных происшествий, то получим три ложные корреляции. Сходным образом, если мы проверяем вариабельность одних и тех же данных разными статистическими приемами, условия для таких ложных корреляций будут еще лучше. Действительно,

если разделить испытуемых по времени проведения опыта, их положения во время сна, различиям в их привычках и т. п., то ложные корреляции неизбежны. Единственный правильный курс – это обработка данных в соответствии с одной гипотезой, которая затем подвергается строгой проверке одними и теми же методами.

Подытоживая сказанное, можно заключить, что расчеты Бэкера, по-видимому, неверны и способны ввести в заблуждение; его методика иногда сомнительна, а результаты невоспроизводимы. Наш вывод состоит в том, что у человека, вероятно, отсутствует сколько-нибудь выраженная способность чувствовать направление на основе сигналов магнитной природы.

Примечание, добавленное при корректуре. Дж. У. М. Уэстби и К. Дж. Патридж (личное сообщение; статья находится на рецензии) провели большую серию опытов (450 проб), пытаясь повторить результаты Бэкера, в ходе которых была принята во внимание критика в его адрес. Они также не смогли получить какие-либо данные, подтверждающие хоминговую способность у людей.

Литература

Baker R. R. (1980a). Homing instincts of humans, Psychol. Today, **14**, 61–72.

Baker R. R. (1980b). Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacements: Possible involvement of a magnetic sense, Science, **210**, 555–557.

Baker R. R., 1981. Human Navigation and the Sixth Sense, Hodder and Stoughton, London.

Gould J. L. (1980). Homing in on the home front, Psychol. Today, **14**, 62–71.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 1061–1063.

Srivastava B. J., Saxena S. (1980). Geomagnetic–biological correlations: Some new results, Indian J. Radio Space Phys., **9**, 121–126.

Глава 31

ИЗУЧЕНИЕ ОРИЕНТАЦИИ ПО НАПРАВЛЕНИЮ К ДОМУ У ЛЮДЕЙ С НАРУШЕНИЯМИ ЗРЕНИЯ

Тимоти К. Джадж[1]

1. Введение

Хоминговая способность обнаружена у животных многих видов в ситуации, когда их увозили от дома на различные расстояния, а затем выпускали. Недавно проведенные эксперименты показали, что в условиях перемещения такая способность выявляется и у человека (Baker, 1980). Однако результаты этих опытов не всегда воспроизводимы (Gould, Able, 1981). В этой главе описан опыт с перемещением, проведенный на людях с нарушениями зрения.

2. Методы

Девяти добровольцам из Северо-восточной ассоциации слепых (Олбани, Нью-Йорк) одевали темные очки и капюшоны. Испытуемых помещали в фургон, окна которого были покрыты алюминиевой фольгой, и везли по маршруту длиной 43,5 км, проходившему по городским улицам и главным дорогам округа, где было много закруглений и крутых поворотов. Шесть из девяти испытуемых могли частично видеть, два были слепыми от рождения, а у одного зрение было совершенно нормальным. На первых четырех остановках испытуемых просили дать письменную оценку направления к дому. На пятой (и последней) остановке их снова просили дать письменную оценку, а затем по одному выводили из фургона и предлагали указать направление, в котором находится их дом, т. е. Северо-восточная ассоциация слепых в Олбани. Все эти данные были подвергнуты статистической обработке, как это описано у Батчеле (Batschelet, 1981).

---

[1] *Timothy K. Judge*, Department of Biological Sciences, State University of New York, Albany, New York 12222.

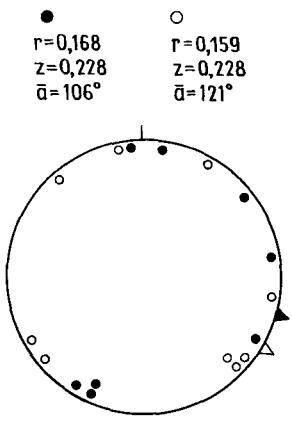


Рис. 31.1. Темные кружки – средние ошибки при определении направления к дому, сделанные каждым испытуемым в ходе поездки с несколькими остановками при оценках, выраженных в письменной форме. Светлые кружки – оценки направления к дому, сделанные путем указательного жеста. Различие в размерах выборки в этих двух случаях связано с тем, что одному из испытуемых было трудно дать оценку в письменной форме. r – длина вектора, z – оценка однородности данных по z-критерию Рэлея, $\bar{a}$ – среднее направление.

3. Результаты

Письменные оценки направления к дому анализировали при помощи статистики второго порядка. Она включала в себя определение отклонения оценки в письменной форме от истинного направления к дому на каждой остановке и у каждого испытуемого при помощи процедуры, описанной Бэкером (гл. 26). Эти данные объединяли и вычисляли длину среднего вектора из пяти значений. С оценками направления, полученными при помощи жеста рукой, производили статистический анализ первого порядка, определяя среднее направление и длину вектора.

Суммарные письменные и указанные жестом оценки направления не выявили значимой ориентации на цель (рис. 31.1). Письменные оценки направления к дому дали среднее, равное 106°, при длине вектора $r = 0{,}168$. Оценки, сделанные при помощи указательного жеста, дали среднее, равное 121°, и длину вектора $r = 0{,}159$. Эти результаты не являются значимыми ни по критерию Рэлея, ни по V-критерию.

4. Обсуждение

В некоторых недавно проведенных опытах были сделаны выводы о том, что человек обладает способностью использовать для ориентации магнитное поле Земли (гл. 26). В опытах Бэкера испытуемые, которых перевозили на автобусе, обнаружили статистически значимую ориентацию в направлении дома. Однако при проведении подобных опытов в США такой результат был получен далеко не во всех случаях (Gould, Able, 1981).

Бэкер утверждает, что человек способен обнаруживать изменения геомагнитного поля и может пользоваться этим при ориентации. Мы проводили эксперимент по методике Бэкера (Baker, 1980) с участием в качестве испытуемых людей с нарушением зрения. Если человек облада-

ет магнитным компасным чувством, то оно, вероятно, будет лучше выражено у индивидуумов, лишенных зрительной информации. Как и во многих других опытах, проведенных в США, мы не обнаружили значимой ориентации в направлении дома. Отчасти это может быть обусловлено малой величиной выборки; однако это было неизбежно в связи с малочисленностью в общей популяции людей с нарушениями зрения.

Благодарности. Мне хотелось бы поблагодарить пациентов и сотрудников Северо-восточной ассоциации слепых в Олбани за помощь при проведении экспериментов, а также д-ров К. П. Эйбла и Х. М. Джаджа за поддержку и руководство.

Литература

Baker R. R. (1980). Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacement: Possible involvement of a magnetic sense, Science, **210**, 555–557.

Batschelet E., 1981. Circular Statistics in Biology, Academic Press, New York.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 1061–1063.

Глава 32

ПОПЫТКА ВОСПРОИЗВЕСТИ ОПЫТЫ С ВРАЩАЮЩИМСЯ КРЕСЛОМ

Джозеф Л. Киршвинк, Карла А. Петерсон, Майкл Шве, Пол Филмер, Бренда Родер[1]

Опыт Бэкера с вращающимся креслом (гл. 26) привлекателен тем, что с его помощью можно проверить гипотезу магниторецепции у человека. Для него требуется лишь несколько студентов (в отличие от автобусного опыта), и его можно проводить в течение достаточно большого периода времени. Кроме того, он поддается ряду двойных слепых контролей в отношении магнитного поля и позиции испытуемого, что трудно осуществимо в автобусных опытах.

Мы провели модифицированную версию опыта с вращающимся креслом зимой и весной 1982 г., используя 10 студентов младших курсов из Калифорнийского технологического института. По предложению доктора Бэкера студентов вначале отсортировывали посредством вопросника и выбирали только тех, кто во время сна ориентировался ногами на север, не употреблял систематически стереонаушники и не пользовался общественным транспортом. Наше вращающееся кресло было сделано из дерева, как и у Бэкера, но отличалось тем, что его крутили плавно на немагнитной системе подшипников из нержавеющей стали, а не на четырех колесах. По рекомендации Джеймса Рэнди (личное сообщение) глаза испытуемым закрывали непрозрачными очками для подводного плавания, а на уши надевали немагнитные наушники со звукоизоляцией.

Опыты проводили в большой подвальной камере под студенческим общежитием. Это помещение было выбрано прежде всего из-за близости к местожительству испытуемых и из-за относительно малых локальных градиентов магнитного поля. Большие величины поля при измерении магнитометром обнаруживались только около водопроводных труб в потолке на высоте 3 м, но там, где находилось вращающееся кресло, поддающиеся измерению колебания магнитного поля отсутствовали.

---

[1] *Joseph L. Kirschvink, Karla A. Peterson, Michael Chwe, Paul Filmer* and *Brenda Roder*, Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, California, 91125.

Вместо того чтобы изменять поле около головы испытуемого при помощи магнитных брусков, укрепляемых ремешком, как это делал доктор Бэкер, мы использовали две пары больших (около 2 м в диаметре) катушек квадратной формы, отклоняющих горизонтальную компоненту геомагнитного поля. Катушки образовывали куб, причем одна пара, расположенная по линии магнитных полюсов N–S, могла полностью компенсировать горизонтальную компоненту поля вокруг головы испытуемого или вызвать его инверсию, а другие могли создавать компоненту той же величины, направленную на восток или на запад. Питание к каждой паре катушек подводили по кабелю, который шел вверх через узкую дыру в цементном потолке, проходил 15 м по коридору в находящемся наверху студенческом общежитии и далее к источнику питания, расположенному в небольшой студенческой библиотеке. Для контроля электрической схемы служили два ключа в библиотеке, подключенные так, что в экспериментальной комнате могло создаваться разное (N, S, E, W) результирующее поле; для выбора этих направлений с одинаковой вероятностью служили наборы случайных чисел, которые считывались с таблицы. Хотя находящийся в подвальном помещении экспериментатор мог при помощи небольшого зуммера сообщить в библиотеку о начале опыта и необходимости вновь установить поле случайным образом, опыт был вдвойне «слепым», поскольку человек, сидящий в библиотеке, не имел способа сигнализировать в подвал. Новое поле устанавливалось медленно, в течение 4–5 с, чтобы избежать искрения или вибраций в катушках.

Эксперимент состоял из восьми последовательных проб на каждом испытуемом. В начале каждого опыта испытуемым показывали, где находится магнитный север (при выключенном питании катушек). Как описано у Бэкера, экспериментатор всегда оставался позади испытуемого и медленно вращал кресло в произвольном направлении, останавливая его случайным образом в одном из восьми направлений (N, NE, E...). Направления остановки задавались четными/нечетными группами из трех цифр из таблицы случайных чисел, а сигналом к ответу для испытуемого служило легкое прикосновение экспериментатора к его плечу. Испытуемых инструктировали, чтобы они прежде всего указывали направление, в котором по их мнению находится север, а затем определяли направление, к которому они обращены лицом. Хотя этот двойной ответ дает одну и ту же оценку того, где, как думали испытуемые, был север, мы решили действовать таким образом, чтобы проверить устойчивость пространственной ориентации испытуемых.

Все испытуемые быстро усвоили схему пространственной ориентации, и разница в оценке направления по этим двум показателям отсутствовала или была очень небольшой. После каждого опыта, т. е. после восьми поворотов кресла, сравнивали ответы с записью направлений магнитного поля, сделанной в библиотеке. Результаты анализировали по отношению к истинному географическому северу (не обращая

внимания на любые изменения магнитного поля) и по отношению к экспериментально измененному магнитному северу.

Ясно, что каждый последовательный ответ в ходе опыта, состоящего из восьми вращений кресла, зависит, по меньшей мере частично, от направления, в котором испытуемый находился до того, как началось вращение. По этой причине вместо того, чтобы оценивать результат каждой отдельной пробы, мы использовали средний вектор из всех восьми ответов как независимую оценку ориентационной точности (гл. 27). На рис. 32.1 показаны результаты анализа второго порядка, характеризующие оценку направления и сгруппированные по отношению к географическому и искусственному магнитному северу. В обоих случаях значимая ориентация в каком-либо направлении отсутствует (критерий Рэлея, $P < 0{,}10$): правда, имеется слабая тенденция остаточного вектора указывать на юг. Ответы второго порядка, сгруппированные по индивидуумам (табл. 32.1), также показывают, что значимая ориентация была лишь у одного испытуемого из семи, причем она была направлена на юго-восток!

Наши результаты противоречат данным Бэкера, но, быть может, это обусловлено различиями в процедурах проведения опытов? Эти различия заключаются в следующем: 1) в наших опытах испытуемых вращали дольше и на большее число градусов, чем в опытах Бэкера; 2) большинство наших опытов проводилось в первой половине дня или вечером, а не в период 10–15 ч; 3) в наших опытах испытуемые были одеты в свое собственное платье, и мы не проверяли их нижнее белье на наличие в нем синтетической или шелковой ткани; 4) наконец, мы проводили опыты в подвале общежития, а не в изолированной деревянной постройке. Мы

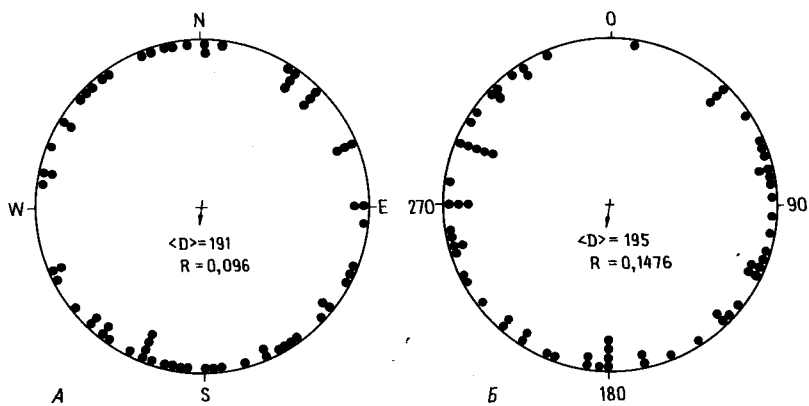


Рис. 32.1. Результаты опытов с вращающимся креслом, проведенных на студентах Калифорнийского технологического института. Каждая точка – среднее направление, полученное в опыте из восьми проб. Направления оценивали по отношению к северу геомагнитного поля в помещении (*А*) и по отношению к искусственному полю (*Б*), D – направление, R – длина среднего вектора.

Таблица 32.1. Результаты анализа второго порядка, полученные в опытах с вращающимся креслом на испытуемых из Калифорнийского технологического института[1)]

Испытуемый	Количество опытов, состоящих из 8 проб	Оценки по отношению к комнате				Оценки по отношению к магнитному полю			
		указание азимута r	P	словесная оценка азимута r	P	указание азимута r	P	словесная оценка азимута r	P
А	13	219/0,2545	$>0,10$	224/0,2672	$>0,10$	176/0,1519	$>0,10$	169/0,1468	$>0,10$
Б	11	237/0,2165	$>0,10$	225/0,2508	$>0,10$	52/0,2669	$>0,10$	121/0,2654	$>0,10$
В	10	30/0,2089	$>0,10$	359/0,1923	$>0,10$	202/0,2950	$>0,10$	200/0,3662	$>0,10$
Г	9	125/0,5526	$>0,05$	122/0,5787	$>0,025$	91/0,4633	$>0,10$	96/0,4178	$>0,10$
Д	8	34/0,3565	$>0,10$	32/0,3765	$>0,10$	242/0,5559	$>0,05$	251/0,4307	$>0,10$
Е	7	250/0,3668	$>0,10$	243/0,4250	$>0,10$	271/0,4310	$>0,10$	265/0,4813	$>0,10$
Ж	6	236/0,2711	$>0,10$	208/0,1358	$>0,10$	202/0,3581	$>0,10$	207/0,4861	$>0,10$

[1)] Не упомянуты трое испытуемых, на которых было проведено слишком мало (2, 1 и 1) опытов, хотя они и вошли в 68 опытов, результаты которых представлены на рис. 32.1. Уровни значимости по критерию Рэлея даны в столбцах, отмеченных «P», и рассчитаны для указанного числа опытов и при указанных значениях r. Ответы, находящиеся на пределе значимости, дали лишь испытуемые Г (в отношении комнаты) и Д (в отношении магнитного поля).

полагаем однако, что эти различия не являются существенными, и на этом этапе приходим к выводу, что студенты Калифорнийского технологического института и, вероятно, человек вообще, не обладают какой-либо сильной или пригодной для использования способностью чувствовать направление магнитного поля. Мы советуем другим провести такой опыт.

Глава 33
ЗАМЕТКА – ПРЕДУПРЕЖДЕНИЕ О МАГНИТОРЕЦЕПЦИИ У ЛОЗОХОДЦЕВ

Джозеф Л. Киршвинк[1]

В своем обсуждении магниторецепции у человека Бэкер (гл. 26) цитирует работу Гарвалика (Harvalik, 1978) о людях-лозоходцах как пример более ранней работы, в которой предполагается наличие магнитного чувства у людей. Это плохой пример. Гарвалик, как он утверждает, измерял чувствительность своих испытуемых, пропуская постоянный электрический ток через грунт между медными электродами, удаленными друг от друга на 20 м. При включении тока лозоходец, проходя между электродами, давал сигналы, утверждая, что он чувствует слабое поле. В одном из экспериментов (Harvalik, 1975) использовалось рандомизирующее устройство для того, чтобы сделать опыт «двойным слепым». В некоторых других работах, опубликованных в The American Dowser (Harvalik, 1973, 1974, 1976), автор описывает локализацию рецепторов в эпифизе и надпочечниках и сообщает о выявлении поля с поразительно высокой чувствительностью – 0,00001 нТл (10^{-14} Тл).

В июне 1979 г. я повторил этот эксперимент в Принстонском университете на местном лозоходце, который иногда «помогал» местной водопроводной компании находить затерявшиеся трубы. До опыта лозоходец определил участок, в котором у него не возникало «ответов», и мы использовали его в последующем. Через грунт пропускали ток в 80 мА между двумя медными стойками, находящимися друг от друга на расстоянии 20 м. Студент, располагавшийся в далеко находящемся здании, включал и выключал ток, используя таблицу случайных чисел (полярность оставалась постоянной). Мы просили испытуемого сказать, включен или выключен ток, и позволяли ему «обследовать» участок с включенным током до того, как начиналась серия двойных слепых проб. Были проведены две серии опытов, по 10 проб в каждой, с 5-минутными интервалами между последовательными попытками, как это предложил

[1] *Joseph L. Kirschvink*, Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, California 91125.

Гарвалик (Harvalik, 1973). Хотя все ответы были вполне отчетливыми (или «да», или «нет»), только в 13 случаях из 20, как было обнаружено позже, они были правильными ($P < 0{,}05$ по двустороннему критерию при биномиальном распределении). Несмотря на небольшое число проб, относительное число неверных ответов (35%) в наших опытах было намного больше, чем у Гарвалика (Harvalik, 1978), где оно составляло всего 5% (33 из 694) при той же постановке опыта.

Однако наиболее серьезная проблема, связанная с работой Гарвалика, возникает в связи с его утверждением, что один из вышеупомянутых лохозодцев определял магнитное поле с чувствительностью 0,00001 нТл (10 фТл). Это на шесть порядков меньше, чем та, которая предполагается в случае почтового голубя или пчелы. Анализ, проведенный рядом авторов (Kirschvink, Gould, 1981; Yorke, 1981; гл. 11), позволяет предположить, что этот человек должен был бы иметь примерно в 10^{12} больше магниторецепторов, чем птица. Если магниторецепция основана на магнетите, то вес Fe_3O_4 был бы в нем около 10 кг, т. е. больше, чем весят эпифиз и надпочечники вместе. Хотя сквид-магнитометры, описанные Фуллером и др. (гл. 4), имеют чувствительность такого порядка, непрактично с физической точки зрения использовать их для выявления полей фемтотеслового диапазона без какой-либо формы экранирования от геомагнитного поля; очевидно, что магнитного экранирования у лозоходцев нет.

Рэнди (Randi, 1980) описывает гораздо более тщательно проведенный эксперимент на итальянских лозоходцах, которые ищут воду в условиях двойного слепого контроля. Ни один из таких опытов не был успешным. Это вынуждает нас рассматривать заявления лозоходцев скептически — до тех пор, пока хорошо контролируемые и воспроизводимые результаты не покажут, что дело обстоит иначе.

Литература

Harvalik Z. V. (1973). Sensitivity tests on a dowser exposed to artifical dc magnetic fields, The American Dowser, **13**, 85–87.

Harvalik Z. V. (1974). Locating the dowsing sensors by the high-frequency beam methd, The American Dowser, **14**, 4–9.

Harvalik Z. V. (1975). The randomizer, The American Dowser, 15, 19–21.

Harvalik Z. V. (1976). Locating the dowsing sensor-processor in the Brain, The American Dowser, **16**, 106–108.

Harvalik Z. V. (1978). Anatomical localization of human detection of weak electromagnetic radiation: Experiments with dowsers, Physiol. Chem. Phys., **10**, 525–534.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field sensitivity in animals, BioSystems, **13**, 181–201.

Randi J., (1980). Flim-Flam! The Truth about Unicorns, Parapsychlogy and Other Delusions, Lippincott and Crowell, New York.

Yorke E. D. (1981). Sensitivity of pigeons to small magnetic field variations, J. Theor. Biol., **89**, 533–537.

Глава 34

СПОСОБНОСТЬ К ОРИЕНТАЦИИ У ЧЕЛОВЕКА: СВОДКА АМЕРИКАНСКИХ ДАННЫХ И ИНТЕРПРЕТАЦИЙ

Р. Робин Бэкер[1]

Эта глава делится на две части. В первой суммируются американские данные по изучению способности к ориентации у человека; во второй дается оценка критическим замечаниям, сделанным в отношении сходных данных, полученных в Англии.

Будучи собраны вместе, американские данные в подавляющем большинстве случаев воспроизводят результаты проведенных ранее британских опытов. Резкий контраст с этим представляет интерпретация, которую дают своим результатам американские авторы; она является резко негативной. Мы приглашаем читателя сделать свое собственное заключение о представленной здесь противоречивой информации.

1. Американские результаты

В работах ряда авторов (Gould, 1980; Gould, Able, 1981), представленных в данной книге (гл. 27, 29, 31), сообщаются и анализируются данные 18 автобусных экспериментов, проведенных на американской земле. Результаты компасных оценок направления к дому, данных испытуемыми в темных очках, опубликованы для 17 таких опытов, а оценки направления при помощи указательного жеста рукой или изображения стрелки – для 12. Что касается второй оценки, то я могу добавить результат анализа одного совместного принстонского опыта (16 февраля 1981 г.), доведя это число до 13. Данные всех этих опытов сведены в табл. 34.1.

Различия в анализе совместных принстонских опытов, представленные Дэйтоном (гл. 27) и мною (гл. 26), обсуждаются в следующем разделе этой главы. Однако, чтобы быть осторожным, я использовал рисунки Дэйтона при составлении табл. 34.1. Поскольку Адлер и Пелки (гл. 29) не привели результатов анализа второго порядка для своих корнеллских опытов, я последовал их рекомендациям и использовал данные только первой остановки в каждой из четырех поездок.

[1] *R. Robin Baker*, Department of Zoology, University of Manchester, Manchester M13 9PL, United Kingdom.

Таблица 34.1 Сводка данных американских автобусных опытов

	N	Средний вектор		P (V-критерий)[1]	Автор(ы)
		e°	r		
Компасные оценки					
Принстон-1					
Контрольная группа	50	-107 ± 55	0,233	0,758	Дэйтон (гл. 27)
Опытная группа[2]	20	-6 ± 66	0,335	$1{,}8 \cdot 10^{-2}$	То же
Принстон-2					
Контрольная группа	45	19	0,144	0,098	»
Опытная группа	15	13	0,213	0,126	»
Олбани					
Контрольная группа	45	38 ± 42	0,289	$1{,}6 \cdot 10^{-2}$	Эйбл и Джеджитс (гл. 28).
Контрольная группа («слепые» опыты)	8	106	0,168	0,575	Джадж (гл. 31)
Корнелл-1					
Контрольная группа	30	20 ± 26	0,541	$6{,}0 \cdot 10^{-5}$	Бэкер (гл. 26)
Корнелл-2					
Контрольная группа	56	-46	0,179	0,094	Адлер и Пелки (гл. 29)
Опытная группа	18	-54 ± 21	0,750	$4{,}0 \cdot 10^{-3}$	То же
Всего					
Контрольная группа	226	-4 ± 38	0,156	$4{,}9 \cdot 10^{-4}$	
Опытная группа	53	-32 ± 29	0,393	$3{,}3 \cdot 10^{-4}$	
Указательные оценки					
Принстон-1					
Контрольная группа	20	-78	0,140	0,426	Гоулд и Эйбл (Gould, Able, 1981)
Опытная группа	20	-42	0,100	0,318	То же
Принстон-2					
Контрольная группа	20	-45	0,281	0,102	Бэкер (неопубликованные данные)
Олбани					
Контрольная группа	67	-178	0,080	0,822	Эйбл и Джеджитс (гл. 28)
Контрольная группа («слепые» опыты)	9	121	0,159	0,638	Джадж (гл. 31)
Корнелл-1					
Контрольная группа	30	56 ± 55	0,310	0,087	Пелки (личное сообщение)
Корнелл-2					
Контрольная группа	56	-40 ± 31	0,342	$3{,}0 \cdot 10^{-3}$	Адлер и Пелки (гл. 29)
Опытная группа	18	39 ± 43	0,470	$1{,}5 \cdot 10^{-2}$	То же
Всего					
Контрольная группа	202	-29 ± 71	0,104	$3{,}4 \cdot 10^{-2}$	
Опытная группа	38	26 ± 69	0,237	$3{,}2 \cdot 10^{-2}$	

[1] Значимые величины P (по V-критерию) даны в экспоненциальной форме.
[2] Опытная группа соответствует испытуемым с магнитными брусками.

В моих различных публикациях (например, Baker, 1981) я утверждал, что в автобусных опытах в Манчестере было показано: 1) человек имеет в своем ориентационном арсенале элемент незрительной природы; 2) по крайней мере часть этой незрительной способности основана на магниторецепции. Теперь следует задать вопрос, подтверждают ли объединенные данные американских опытов, представленные в табл. 34.1, какое-либо одно или оба эти положения.

Данных о наличии незрительного компонента ориентационной способности человека достаточно много. У испытуемых в темных очках, находящихся в нормальном геомагнитном поле, обнаружена значимая способность указывать направление к дому ($N = 202$, $e = -29 \pm 71°$, $r = 0{,}104$, $P = 3{,}4 \cdot 10^{-2}$ по V-критерию) и оценивать это направление в компасных терминах ($N = 226$, $e = -4 \pm 38°$, $r = 0{,}156$, $P = 4{,}9 \cdot 10^{-4}$ по V-критерию). (В этой главе я соблюдаю следующее условие: приводить точные величины вероятностей, если это возможно, и выделять значимые величины, давая их в экспоненциальной форме.)

В трех американских опытах для изменения окружающего магнитного поля во время поездки использовали магниты, укрепленные на голове испытуемых. В двух случаях магниты располагались на голове спереди (Принстон-1; Корнелл-2), в одном – сзади (Принстон-2). Из табл. 34.1 видно, что у испытуемых с магнитами ориентация к дому в целом была выражена лучше, чем у испытуемых без магнитов. На рис. 34.1 дается сравнение оценок направления к дому в тех же трех поездках у испытуемых опытной и контрольной групп (первые с магнитами, вторые с инертными в магнитном отношении латунными или свинцовыми брусками). Различие в выборе направления к дому является значимым ($N_{1,2} = 48{,}53$, $U = 939$, $z = -2{,}276$, $P = 2{,}3 \cdot 10^{-2}$ по двустороннему критерию Уолрофа).

Рис. 34.1 удовлетворяет наиболее строгим условиям, сформулированным разными авторами в настоящей книге. Адлер и Пелки (гл. 29) высказываются критически по отношению к более либеральной процедуре, принятой Дэйтоном (гл. 27) и мною (гл. 26) при объединении средних векторов второго порядка (взятых из поездок с несколькими остановками) и средних векторов первого порядка (взятых из поездок с одной остановкой). Что касается опытов с магнитами, то в опыте Принстон-1 (2 мая 1980 г.) была одна остановка, в опыте Принстон-2 (18 февраля 1981 г.) – четыре и в опыте Корнелл-2 (29 июня 1982 г.) – две. Кроме того, на второй остановке в корнеллской поездке испытуемые оценивали направление к предыдущей остановке, а не к дому, как в Принстон-2. Адлер и Пелки (гл. 29) считают, что истинно независимые данные в поездках с двумя и более остановками те, которые получены на первой остановке; именно эти данные и представлены на рис. 34.1.

Киршвинк и др. (гл. 32) сообщают об экспериментах с вращающимся креслом их собственной конструкции, в которых в интервале между пробами изменялось магнитное поле вокруг головы испытуемого. Если испытуемые используют магнитное чувство, то их оценка направления

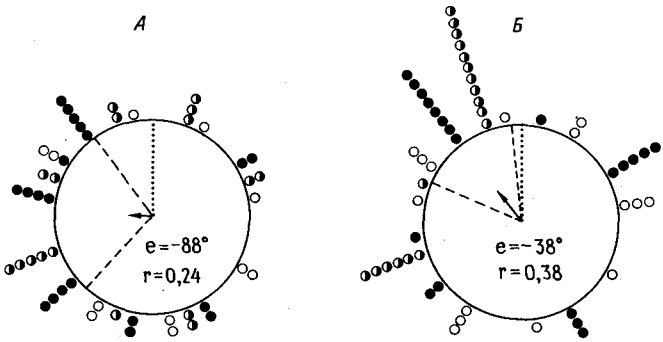


Рис. 34.1. Значимое влияние магнитов на компасную оценку направления к дому в американских автобусных опытах. Представлены компасные оценки направления к дому на первой (или единственной) остановке во всех американских автобусных опытах, в которых на испытуемых были укреплены инертные в магнитном отношении бруски (*А*) или же магниты (*Б*). В опытах Принстон-1 (темные кружки) и Корнелл-2 (темно-светлые кружки) магнитные бруски были расположены на голове спереди; в опытах Принстон-2 (светлые кружки) – на голове сзади. Каждая точка – оценка направления к дому (вертикально расположенная пунктирная линия), сделанная одним испытуемым. Стрелка показывает средний вектор [e°, r, где e° – среднее отклонение (ошибка), r – длина среднего вектора] оценок, сделанных при выборе направления к дому. При $r = 1{,}0$ длина стрелки соответствует радиусу окружности. Штриховые линии обозначают 95%-ный доверительный интервал средней ошибки.

Выраженность ориентации в направлении к дому у испытуемых с магнитными брусками значимо отличается от таковой у испытуемых с инертными в магнитном отношении брусками ($N_{1,2} = 48{,}53$, $U = 939$, $z = -2{,}276$, $p = 2{,}3 \cdot 10^{-2}$ по двустороннему критерию Уолрофа). Для построения диаграмм взяты данные Гоулда (Gould, 1980), Дэйтона (гл. 27), Адлера и Пелки (гл. 29).

должна быть более выраженной в отношении магнитного поля, чем в отношении стен комнаты. Данные этих экспериментов Киршвинка и др. представлены в табл. 32.1. Исходя из средних ошибок семи испытуемых, можно рассчитать, что длина средних векторов по отношению к искусственному полю (при указании 0,402, при словесной оценке 0,558) действительно больше, чем длина средних векторов по отношению к полю в помещении (при указании 0,250, при словесной оценке 0,288); правда, это различие при малой величине выборки не достоверно. Подобные результаты по меньшей мере обнадеживающие, и вряд ли они могут быть основой даже для «пробного» заключения, что «студенты Калифорнийского технологического института и, вероятно, человек вообще, не обладают какой-либо сильной или пригодной для использования способностью чувствовать направление магнитного поля» (гл. 32).

В итоге результаты американских автобусных опытов лишь подтверждают более ранние британские данные. И британская, и американская серия опытов дают исчерпывающее доказательство наличия незрительной способности к ориентации у человека и указывают, что эта

способность по меньшей мере частично связана с магниторецепцией. Американские опыты с вращающимся креслом также скорее подтверждают, чем опровергают предположение, что человек способен к магниторецепции и пользуется ею. Несмотря на все доказательства, представляемые их собственными опытами, мои американские коллеги единодушно остаются в оппозиции к такому предположению и пытаются усилить свою точку зрения настоящим заградительным огнем критики в отношении британских данных.

На мой взгляд результаты, представленные в табл. 34.1, дают более выразительный ответ моим критикам, чем целые страницы, заполненные рассуждениями. Тем не менее я чувствую себя обязанным ответить на критические замечания, касающиеся таких важных моментов, как организация, анализ и интерпретация будущих экспериментов.

2. Критика со стороны американских исследователей

2.1. Анализ второго порядка

Я впервые ввел несколько остановок в автобусных опытах, имея в виду: 1) изучить, как меняется ориентационная точность в зависимости от времени и расстояния, и 2) проверить, что́ прежде всего существенно для ориентации – инерционное чувство или чувство направления (Baker, 1981). Эйбл и Джеджитс (гл. 28) использовали аналогичные данные сходным образом.

Большинство авторов (гл. 26–29) согласны с тем, что при наличии нескольких остановок корректной процедурой является использование статистики второго порядка. Этой точки зрения придерживаются Эйбл и Джеджитс (гл. 28), Дэйтон (гл. 27), Джадж (гл. 31) и я (гл. 26). (NB! Адлер и Пелки (гл. 29) неправы, предполагая, что я смешиваю данные нескольких остановок в тех 23 из 31 опыта, когда в поездке было две и более остановок – там использовали анализ второго порядка.) Однако Гоулд (гл. 30) считает, что последовательные оценки, сделанные в одной поездке, относительно независимы. Если это так, то анализ второго порядка менее необходим, и иногда может быть оправдано объединение результатов, полученных на нескольких остановках. В поддержку этого предположения приводятся данные о том, что в принстонских опытах средняя разность между последовательными оценками составляет 83°, а вовсе не 0°. Тем не менее этот анализ нельзя считать корректным.

В поездках с несколькими остановками испытуемые, несомненно, делают прямую попытку определить направление к дому на первой остановке. Однако на следующих остановках испытуемый часто идет на компромисс между выработкой ориентационного представления и «игрой в проценты», надеясь, что по меньшей мере одна оценка во время поездки будет абсолютно правильной. С этой целью многие намеренно

отклоняются в ту или иную сторону от своей предыдущей оценки. Средняя разница в 83°, рассчитанная Гоулдом, соответствует такой практике и никоим образом не является доказательством отсутствия зависимости одной оценки от другой. В действительности сама возможность использования испытуемыми такой «процентной» стратегии придает особое значение анализу второго порядка как способу изучения ориентационной способности без помех со стороны других факторов.

Меньшее согласие существует в отношении того, как обращаться с данными испытуемых, которые участвовали в нескольких поездках. Адлер и Пелки (гл. 29) считают, что такие испытуемые должны вносить вклад в анализ высшего порядка лишь один раз. Дэйтон (гл. 27) иногда использует только одну среднюю оценку испытуемого, но иногда – несколько в зависимости от того, как влияют на анализ интервалы между последовательными поездками. Исследователи, работающие с голубями, систематически используют в процессе анализа результаты разных опытов на одном животном как отдельные данные.

У меня нет четкого мнения по этому вопросу, поэтому я не даю никаких рекомендаций в этом отношении (гл. 26) и, как отмечают Адлер и Пелки (гл. 29), комбинирую результаты опытов, в которых испытуемые участвовали несколько раз (табл. 26.3). Повторный анализ данных, в котором используются оценки испытуемых только в первой поездке, дает следующие значения: $N = 173$, $e = 18 \pm 20°$, $r = 0{,}305$, $P = 9 \cdot 10^{-9}$ по V-критерию для компасных оценок; $N = 147$, $e = -6 \pm \pm 23°$, $r = 0{,}285$, $P = 7 \cdot 10^{-7}$ по V-критерию для оценок путем указания рукой. Это не затрагивает ни одно из сделанных нами заключений. В действительности правильная оценка направления к дому становится лучше выраженной.

Что же касается опытов с вращающимся креслом, то здесь каждый испытуемый представлен лишь одной точкой при анализе высшего порядка (гл. 26, разд. 3.2.2). Вместе с тем существует предубеждение, что испытуемые могут быть «хорошими» или «плохими». В связи с этим мне пришлось взять для анализа высшего порядка только семь индивидуальных средних значений отклонений, приведенных в табл. 32.1, а не 68 этих значений, изображенных на рис. 32.1.

Адлер и Пелки (гл. 29) признают корректность анализа второго порядка для автобусных опытов. В то же время они полагают, что этот аналитический прием может дать преувеличенное представление о степени ориентации в направлении к дому. Они иллюстрируют свою точку зрения путем моделирования с помощью метода Монте-Карло. Однако следует предостеречь читателя от употребления слова «случайный» при рассмотрении их модели. Только один раз авторы предупреждают, что их данные не являются случайными, а предназначены для моделирования смещения в нужном направлении. Однако они не делают этого предупреждения во введении к своей статье. Анализ второго порядка не может показать наличие ориентации к дому, если что-либо не вызывает

смещения в ожидаемом направлении; это смещение может быть обусловлено рядом факторов, в том числе и магниторецепцией.

Несмотря на общее согласие в использовании и значении анализа второго порядка, следует серьезно рассмотреть предложение Адлера и Пелки о том, что в будущем автобусные эксперименты должны проводиться с одной лишь остановкой за всю поездку. Это не только ликвидировало бы один повод для разногласий, но и было бы выгодно, потому что в этих условиях становится более оправданным сравнение ориентационной способности человека и животных.

2.2. Апостериорный анализ

Гоулд (гл. 30) справедливо предостерегает от опасности апостериорного анализа, но ошибочно предполагает, что заключения, сделанные в обзоре моих манчестерских опытов (гл. 26), следуют из подобного анализа. Гипотезы, в которых учитывается влияние положения кровати и одежды испытуемого, были впервые сформулированы в 1981 г. на конференции в Пизе в сентябре (Baker, Mather, 1982) и в Сан-Франциско в декабре (Baker et al., 1982). В последующих опытах были проверены отдельные предсказания (например, что люди, спящие ногами на север, ориентируются лучше, чем те, чьи ноги во время сна направлены на юг, восток или запад; что испытуемые, кровать которых расположена по линии север–юг, ориентируются лучше, чем те, кровать которых расположена вдоль линии запад–восток; что испытуемые, не носящие одежду из полиэфирных тканей, ориентируются лучше, чем испытуемые, в одежде которых имеются эти материалы). Таким образом, использованная нами процедура была точно такой, которую рекомендовал Гоулд.

Если, как в двух вышеприведенных примерах, гипотезы исследователя имеют четкую направленность (Siegel, 1956), я не вижу никакого нарушения в применении односторонних критериев вероятности. Дэйтон (гл. 27) полагает, что односторонние критерии непригодны не только в случае данных, касающихся положения кровати и вида одежды, но также и в случае взаимодействия между искусственным магнитным полем, создаваемым магнитами, и магнитными бурями.

Несколько лет назад Ларкин и Китон (Larkin, Keeton, 1976) показали, что влияние магнитных бурь на ориентацию почтовых голубей маскируется магнитами, расположенными на голове птицы. Вследствие этого при изучении взаимодействия между магнитной активностью и магнитами в процессе навигации человека мы предположили, что искусственное магнитное поле около головы испытуемого может сходным образом маскировать какое-либо влияние магнитной активности. При статистическом анализе такой маскирующий эффект должен проявляться в виде более слабой корреляции между К-индексами и ориентацией по направлению к дому у испытуемых с магнитными брусками по сравнению с контрольными. По-видимому, в этом случае применение одностороннего критерия полностью оправдано. Судя по данным Дэйтона (табл. 27.2,

z-преобразование Фишера), вероятность того, что коэффициент корреляции для контрольных испытуемых абсолютно больше, чем у испытуемых с магнитными брусками, составляет $3{,}15 \cdot 10^{-2}$ по компасным оценкам и 0,1 по оценкам указания рукой (приведены значения односторонних критериев).

Стратегия использования одно- или двусторонних критериев в случае гипотез, касающихся оценки направления, остается предметом обсуждения. Следует отметить, однако, что ни одно из основных заключений в моем обзоре (гл. 26), в других публикациях последнего времени (Baker, 1984, 1985) и в этой главе не отменяется при использовании двустороннего критерия.

Возвращаясь к вопросу об апостериорном анализе, заметим, что его единственный яркий пример в настоящей книге, признаваемый самими авторами,– это работа Адлера и Пелки (гл. 29). Имеются и другие, более тонкие примеры такого анализа, которые, правда, не являются общепризнанными. Когда Дэйтон (гл. 27) утверждает, что американские компасные данные свидетельствуют о наличии значимой ориентации к дому только на основании совместного эксперимента в Корнелле, он проводит апостериорный анализ. Во всяком случае, его заключение противоречит значимой ориентации к дому, обнаруженной в Олбани (гл. 28), а также опытам Адлера и Пелки в Корнелле (гл. 29). Сходным образом, когда Эйбл и Джеджитс (гл. 28) утверждают, что на факт значимой ориентации к дому в Олбани сильно влияла хорошая ориентация в одном из участков и в одной из поездок, они проводят апостериорный анализ. В их опытах также имелись факторы, вызывающие смещение данных. Так, результаты этих авторов в значительной мере обусловлены тем, что на некоторых остановках ориентация испытуемых была плохой (например, остановки 4 и 5 в опыте 16 апреля 1981 г.; см. гл. 28 рис. 28.2), но они почему-то не отмечают этого.

2.3. Протокол опытов

Гоулд (Gould, 1980; гл. 30) и Адлер и Пелки (гл. 29) выражают озабоченность относительно некоторых особенностей проведения манчестерских автобусных опытов. Это следует частично из их интерпретации опубликованных мною отчетов, но прежде всего из их собственных наблюдений во время наших совместных опытов, проведенных мной вместе с д-рами Мазер и Гоулдом в Принстоне, а также с коллегами Адлера – Крисом Пелки и Ирен Браун в Корнелле. Все моменты, вызывающие их озабоченность, важны и заслуживают научной оценки.

Гоулд (гл. 30) подвергает сомнению эффективность темных очков, использованных в Манчестере, и он же, а также Адлер и Пелки предполагают, что манчестерские маршруты слишком просты. Те же авторы подозревают, что словесная инструкция, даваемая экспериментатором, который знает дорогу, может дать испытуемым неосознаваемую ими информацию. Адлер и Пелки, кроме того, озабочены тем, что

испытуемые могут воспользоваться обонятельными, акустическими и топографическими сигналами, а Эйбл и Джеджитс предполагают, что может использоваться инерционный способ ориентации.

Во всех американских опытах принимались специальные предосторожности, чтобы предотвратить использование зрительной информации, нередко ценой значительных неудобств, которые приходилось терпеть испытуемым (Gould, 1980; о том же говорит мой собственный опыт в качестве испытуемого в Принстоне). Были использованы разные комбинации темных очков и капюшонов, а также затемнение окон в автобусе. Несмотря на эти предосторожности, ориентация в направлении к дому все же имела место (табл. 34.1). Можно с уверенностью заключить, что при этом использовалась какая-то способность незрительной природы.

Эйбл и Джеджитс (гл. 28) полагают, что эта незрительная способность основана на инерционной ориентации с использованием какой-либо формы инерционного гироскопа – идея, выдвинутая Барлоу (Barlow, 1964). Гоулд (гл. 30) также имеет в виду механизм такого рода, когда намекает, что я проводил автобусные опыты на слишком простых дорогах. Эйбл и Джеджитс видят подтверждение своего предположения в том, что тенденция ориентироваться в направлении к дому ухудшается в ходе поездки. Они полагают, что этого не было бы, если бы испытуемые ориентировались при помощи магниторецепции.

Если провести аналогию с тем, что известно для голубей, то этот аргумент кажется странным. Во-первых, не существует априорной причины, по которой наличие магниторецепции предотвращало бы ухудшение ориентации при увеличении расстояния до дома. Во-вторых, известно, что голуби используют магниторецепцию в опытах с перемещением, и при этом для голубей, взятых из многих (если не из большинства) голубятен, обнаружено ухудшение ориентации с увеличением расстояния (Schmidt-Koenig, 1979). В-третьих, несмотря на ухудшение ориентации, лишь в некоторых современных обзорах признается, что голуби используют при ориентации инерционное чувство.

В отношении навигации человека такой аргумент является не только странным, но и не подкрепленным фактами. Действительно, ориентация к дому ухудшалась с расстоянием в двух опытах в Олбани (гл. 28, рис. 28.2) и в совместной серии Принстон-2 16 и 17 февраля 1981 г. Однако 18 февраля 1981 г. в той же серии опытов ориентация к дому у контрольных испытуемых с расстоянием улучшалась (Gould, Able, 1981), а в обеих поездках с несколькими остановками в серии Принстон-1 эта ориентация на последней остановке была лучше, чем на двух первых (Gould, Able, 1981).

В обеих сериях в Принстоне и в Корнелле была использована смесь более и менее сложных маршрутов. Эти опыты позволяют до некоторой степени оценить, зависит ли ориентационная точность от сложности пути, чего следует ожидать, если используются инерционные сигналы. В опытах Принстон-2 первый маршрут, разработанный Гоулдом, был

относительно сложным; второй, намеченный мною и д-ром Мазер, вероятно, более простым. Третий маршрут был промежуточным по сложности. В Корнелле в совместном эксперименте использовали, по-видимому, менее сложный путь, чем в последующих опытах. В полученных результатах (гл. 27, табл. 27.1; гл. 29, табл. 29.1) четкого взаимоотношения между сложностью пути и ориентационной точностью не выявляется.

До сих пор наибольшие предосторожности при проведении автобусных опытов имели место в опытах Адлера и Пелки в Корнелле (гл. 29). Маршруты были сложными, а предотвращению использования зрительных сигналов уделялось особое внимание. Кроме того, для словесных инструкций применяли магнитофон, для указания компасных направлений указатели, а все процедуры опыта и преобразования результатов были двойными слепыми. Обонятельные сигналы маскировались при помощи разбрызгивателя, акустические – проигрыванием звуков прибоя. Экспериментальный протокол был безупречен, что отличает его от гораздо менее строгой организации более раннего совместного опыта в Корнелле.

Осуществив в полной мере контроль всех этих факторов, Адлер и Пелки (гл. 29), вероятно, надеялись непосредственно сравнить результаты совместного опыта с данными последующих экспериментов. Однако в действительности их результаты представлены в такой форме, что подобное сравнение затруднено. Не произведен анализ второго порядка, данные по каждому месту приводятся отдельно (табл. 29.1). Важный вопрос о том, ослабляется ли выраженность ориентации к дому при более строгой постановке эксперимента, затерялся в лабиринтах апостериорного анализа. Сообщается только, что в этих опытах число остановок, на которых были даны значимые компасные оценки меньше, чем в случае наших совместных опытов, и не упоминается о том, что число остановок, где обнаружена значимая ориентация указательным жестом, в строгих опытах больше.

Адлер и Пелки (гл. 29) предупреждают, что истинно независимые оценки в Корнелле – это те, которые были сделаны на первой остановке в одной совместной и четырех последующих поездках. Таким образом, чтобы охарактеризовать значение строгой постановки опытов при изучении ориентационной способности, следует провести суммирование оценок, сделанных на всех первых остановках в серии Корнелл-2 и сравнить средний вектор с вектором, вычисленным для первой остановки совместного опыта. Компасные оценки дают: $N = 30$, $e = 29 \pm 58°$, $r = 0{,}296$, $P = 2{,}2 \cdot 10^{-2}$, V-критерий для совместного опыта и $N = 74$, $e = -50 \pm 29°$, $r = 0{,}317$, $P = 7 \cdot 10^{-3}$, V-критерий для строго контролируемых опытов. В случае указательных оценок имеем: $N = 30$, $e = -7 \pm 70°$, $r = 0{,}274$, $P = 1{,}7 \cdot 10^{-2}$, V-критерий и $N = 74$, $e = -17 \pm +30°$, $r = 0{,}300$, $P = 2{,}7 \cdot 10^{-4}$, V-критерий соответственно. Таким образом, влияние более строгих условий эксперимента не очевидно: величина компоненты, направленной к дому, при компасной оценке снизилась с 0,259 до 0,202, а при оценке путем указания рукой выросла с

0,272 до 0,287. Более того, несмотря на увеличение размеров выборки в случае более строгих опытов, длина среднего вектора выросла при обоих способах оценки направления (с 0,296 до 0,317 при компасной оценке, с 0,274 до 0,300 при указательной).

Значительная часть обсуждения в работе Адлера и Пелки (гл. 29), включая все примечание 8, основана на ошибочном предположении, что в манчестерских опытах испытуемые во время остановок снимали темные очки. Это не входило в процедуру наших опытов в Манчестере и этого не было в опытах, проведенных в Принстоне, Олбани или в совместном опыте в Корнелле. В этом последнем случае испытуемые сняли темные очки на первой остановке по причинам, правильно изложенным Адлером и Пелки. Таким образом, темные очки и капюшоны оставались на месте все время, пока длился опыт. На трех остальных остановках не поступало дополнительной информации о странах света, и рассуждения о возможном влиянии такой процедуры на результаты манчестерских опытов не обоснованы.

Опыт с вращающимся креслом, описанный в гл. 32, значительно отличался от опыта такого рода в Манчестере. Авторы сами указывают на ряд различий в протоколах наших опытов. Я считаю очень важным соблюдение пунктов 2 и 3, перечисляемых в заключении их работы, но авторы уверенно заявляют, что различия совсем или почти не имеют значения. Однако наиболее существенное различие в организации наших опытов не упоминается: по условиям их опыта испытуемые должны ориентироваться в поле, которое меняется от одной оценки до другой. Нет никаких данных о том, что у какого-либо животного в таких условиях была выявлена магниторецепция. Уолроф и Джелдерлус (Wallraff, Gelderloos, 1978), например, не сумели выявить наличие магниторецепции у воробьиных птиц, когда они помещали их в медленно вращающееся магнитное поле.

Хотя студенты Калифорнийского технологического института в опытах с вращающимся креслом не проявили способности ориентироваться в ответ на изменение магнитного поля, они в соответствии с использованием магнитного чувства лучше определяли направление относительно магнитного поля, чем относительно комнаты. При увеличении размеров выборки опыты, аналогичные этим, могут быть полезными при изучении магниторецепции человека.

При описании манчестерских опытов с вращающимся креслом (гл. 26) я сообщал, как достигался двойной слепой контроль в опытах с магнитами, но не отметил, какие из контрольных групп, перечисленных в табл. 26.1, подвергались соответствующим процедурам. За исключением пробного опыта на манчестерских студентах (1980–1981), который провел Мехарг (личное сообщение), все опыты, связанные с влиянием магнитных брусков («студенты на полевой практике, 1981, 1982, 1983» и «жители Брэмхолла»), были двойными слепыми. Остальные опыты были просто слепыми, т. е. испытуемые носили шлем или латунный брусок на голове и считали, что они могут создавать искусственное

магнитное поле, а экспериментатор знал, что это не так. Точно так же все опыты, кроме опытов на нудистах, были двойными слепыми по отношению к основному пункту опыта (расположению кровати испытуемого, его дислексическому статусу и т. п.). При суммировании результатов слепых опытов (табл. 26.1) имеем: $N = 762$, $e = -7 \pm 12°$, $r = 0{,}160$, $P = 3{,}1 \cdot 10^{-11}$, V-критерий; при суммировании результатов двойных слепых опытов имеем: $N = 113$, $e = -6 \pm 28°$, $r = 0{,}278$, $P = 2 \cdot 10^{-5}$, V-критерий. Соответствующие значения компонент, направленных к дому, составляют 0,159 и 0,276. Таким образом, незаметно, чтобы ориентация улучшалась, если есть возможность неосознаваемой коммуникации между экспериментатором и испытуемым.

Дэйтон (гл. 27) высказывает предположение, что в наших опытах с вращающимся креслом в Манчестере проверялось не чувство направления, а инерционное чувство (табл. 26.2). Его предположение основывается на следующих аргументах: 1) мое сравнение первой и последней оценок формально не подтверждается статистически; 2) сравнение второй оценки у испытуемых, проявивших, судя по их первым оценкам, хорошую или плохую ориентацию, является просто сравнением «хороших» и «плохих» испытуемых. Ни один из аргументов не является значимым. По инерционной гипотезе последняя оценка в опыте должна быть менее точной, чем первая. Поскольку компасная ориентация в последней пробе чуть лучше, чем в первой, P (односторонний критерий) автоматически $> 0{,}5$, и формальная статистика, очевидно, не является необходимой. Сходным образом выраженность компасной ориентации во второй пробе у испытуемых, сделавших ошибку в первой, опять-таки чуть лучше, чем у испытуемых, сделавших правильный выбор в первой пробе. Поэтому можно исключить инерционную гипотезу, а также предположение Дэйтона, что упомянутые две группы – это просто «хорошие» и «плохие» испытуемые.

2.4. Влияние магнитов

Американские попытки выявить слабость манчестерских опытов способствовали тому, что последующие опыты в США были проведены в наиболее строгих условиях. Однако имеется аспект, в котором манчестерский протокол является столь же строгим: в течение всей поездки и в то время, когда измерялись и расшифровывались стрелочные и компасные оценки, экспериментаторы не знали, у каких испытуемых были укреплены магнитные, а у каких – латунные бруски.

Я уже подчеркивал, что магниторецепция, по-видимому, является лишь одним из многих элементов незрительной природы, имеющихся в ориентационном арсенале человека, так же как и животных (Baker, 1981, 1984a). Однако до сих пор это единственный элемент, относительно которого имеются прямые экспериментальные доказательства. Корнеллская группа исследователей показала, что маскирование запахов и звуков во время перемещения не оказывает явного влияния на выбор

направления к дому. Манчестерские данные свидетельствуют в большей степени о наличии чувства направления, а не вращения (Baker, 1981). Наконец, использование топографических ориентиров до сих пор не проверено, и организация соответствующих опытов – задача не из легких. Что же касается влияния магнитов, то данные, полученные в Манчестере (Baker, 1984, 1985, гл. 26), а теперь и в США (рис. 34.1), показывают, что магнитные бруски, находящиеся на голове испытуемых, оказывают существенное влияние на ориентацию в направлении к дому. Таким образом, магниторецепция является единственным экспериментально подтвержденным элементом незрительной природы, который человек использует для ориентации.

Значимое влияние магнитных брусков на ориентацию в американских автобусных опытах выявляется только при комбинировании данных принстонских и корнеллских опытов. Поэтому можно простить проводивших опыты авторов, которые просмотрели наличие этого влияния, хотя читатель, по-видимому, будет удивлен, что Адлер и Пелки (гл. 29) не комментируют значительные различия между своими результатами, представленными на рис. 29.1, *А* и *Д* (разница в дисперсии является значимой: $U = 78$, $z = -2{,}525$, $P = 0{,}012$, двусторонний критерий Уолрофа).

Дэйтон (гл. 27) подвергает сомнению факт влияния магнитов в двух принстонских автобусных опытах, говоря, что в этих опытах магнитные бруски действовали противоположным образом. В действительности, как ясно показывают его собственные данные, в обеих поездках магниты улучшали выбор направления к дому. Сравнимые компасные оценки в Корнелле воспроизводят этот эффект (гл. 29).

Эйбл и Джеджитс (гл. 28) выражают замешательство в связи с тем, что магниты то улучшают, то ухудшают ориентацию, и не видят в результатах ничего закономерного. Я указывал (Baker, 1985), что объединенные результаты опытов в Манчестере, Бернард-Кастле и Принстоне в действительности показывают некую тенденцию. Так, магнитные бруски, расположенные в передней части головы (Принстон-1) или между ухом и глазом (Манчестер), вызывают значимую ориентацию в направлении к дому, что при объединении данных представляет собой существенное улучшение ориентации по сравнению с контрольными испытуемыми. Магнитные бруски, расположенные на затылке (Бернард-Кастл, Принстон-2), оказывали меньшее влияние или не влияли вовсе, тогда как магнитные бруски, расположенные за ухом (Манчестер) давали промежуточный эффект. Новые данные о компасных оценках в Корнелле (гл. 29) подтверждают эту тенденцию.

Еще немало следует сделать, прежде чем мы получим полную картину того, каким образом расположение магнитных брусков на голове, а также величина создаваемого ими магнитного поля, полярность и направление оси влияют на выбор направления к дому, и поймем, одинаково или нет влияние этих факторов на компасную оценку и оценку при помощи указательного жеста. Вероятно, после публикации

американских данных мы можем прекратить спор о том, оказывают ли влияние на оценку направления магнитные бруски, и вместо этого начать сотрудничать, пытаясь вскрыть природу этого влияния.

2.5. Точность анализа

В первоначальном анализе принстонских автобусных опытов (Gould, 1980; Gould, Able, 1981) был отмечен ряд ошибок и расхождений (гл. 26, 27). Гоулд (гл. 30) признает по крайней мере некоторые из них и заявляет, что анализ, проведенный Дэйтоном (гл. 27), является теперь корректным. Эйбл и Джеджитс (гл. 28, табл. 28.1) также дают теперь значения средних векторов ($N = 10$, $e = +43°$, $r = 0{,}26$ и $N = 9$, $e = +96°$, $r = 0{,}52$), которые отличаются от опубликованных ранее по данным первых двух опытов в Олбани (Gould, Able, 1981, с. 1062; $N = 10$, $e = +77°$, $r = 0{,}14$ и $N = 9$, $e = +79$, $r = 0{,}17$).

Гоулд (гл. 30) и Дэйтон (гл. 27) считают, что мой анализ принстонских опытов (табл. 26.4) является «некорректным». Анализ Дэйтона сильно отличается от моего (ср. табл. 27.1 и табл. 26.4). Мой анализ основан на данных, присланных мне Гоулдом в 1981 г., и в нем средние векторы для отдельных пунктов в опытах Принстон-2 (совместных) те же, что и в статье Гоулда и Эйбла (Gould, Able, 1981), кроме трех небольших исключений. Поэтому у меня есть уверенность, что мой набор данных фактически тот же, что и у этих авторов.

Согласно Дэйтону (гл. 27), его анализ имеет то преимущество, что в него внесены поправки, присланные ему Гоулдом. Сравнение табл. 27.1 (гл. 27), табл. I в работе (Gould, Able, 1981) и табл. 26.4 показывает, что эти поправки привели к уменьшению величины выборки контрольных испытуемых при проведении анализа второго порядка с 51 до 49, увеличению числа испытуемых с магнитными брусками с 14 до 15 и изменению величины вероятности (V-критерий) для всех контрольных данных с 0,047 до 0,071. Далее Дэйтон уменьшает эффективный размер выборки контрольных испытуемых до 45 (в этом случае $P = 0{,}098$), используя средние значения третьего порядка для испытуемых, участвовавших в нескольких опытах. Следовательно, наши анализы различаются из-за поправок, присланных ему, но не мне, а также из-за различий в представлениях о независимых данных. В более широком аспекте всех американских автобусных опытов (табл. 34.1) кажется относительно несущественным, дают ли опыты серии Принстон-2 величину $P = 0{,}047$ или 0,098. Проблема, состоящая в том, что же действительно является «корректным», по-видимому, неразрешима.

2.6. Замечания анонимных рецензентов

Редакторы получили замечания двух американских ученых, заявляющих, что некоторые данные в моем обзоре (гл. 26) не соответствуют результатам, содержащимся в моих более ранних рукописях, которые были

подготовлены для научных журналов, прорецензированы специалистами, но не опубликованы. Авторы утверждают, что различия касаются влияния магнитной активности. Как они полагают, детали опытов с вращающимся креслом, представленные в моем последнем обзоре, создают впечатление, что эти опыты были более строгими, чем это описывалось вначале. По представлению этих ученых испытуемые были без наушников и опыты не были двойными слепыми. Редакторы данной книги предложили мне ответить на эти замечания.

Влияние магнитной активности, продемонстрированное в обзоре (рис. 26.3 и табл. 26.5), то же, что и в неопубликованных рукописях. Опыты с вращающимся креслом в Манчестере без наушников не проводились. Начиная с июня 1981 г. все опыты с вращающимся креслом, в которых применялись магниты, были двойными слепыми. Имеется ряд рукописей, документов и фильмов, подтверждающих эти заявления, и некоторые из них были посланы редакторам или продемонстрированы им.

3. Заключительные замечания

Американские данные теперь наряду с манчестерскими с очевидностью подтверждают наличие незрительного элемента ориентационной способности у человека и вклад магниторецепции в эту способность. Несмотря на это, мои американские коллеги объединены в своей оппозиции в отношении признания магниторецепции у человека. Такая оппозиция была бы оправдана в какой-то степени, если бы американские данные, взятые в совокупности, продемонстрировали: 1) отсутствие ориентации по направлению к дому в автобусных опытах; 2) исчезновение этой ориентации при наличии строгого контроля зрительных, обонятельных, слуховых и инерционных влияний; 3) отсутствие значимого влияния магнитных брусков на выбор направления к дому; 4) более тесную связь величин r в опытах с вращающимся креслом в Калифорнийском технологическом институте с ориентацией по отношению к комнате, чем с ориентацией по отношению к магнитному полю. Однако ни один из этих эффектов не был обнаружен, и результаты американских авторов полностью соответствуют выводам, сделанным в опытах в Англии.

Несмотря на четкость и убедительность этих совокупных результатов, американские исследователи не высказываются в поддержку опытов, которые они стремились воспроизвести. Пользуясь апостериорным анализом, статистическими и арифметическими софизмами, высказывая необоснованную «уверенность» и «подозрения», они предпочитают выражать сомнение в правильности моих выводов.

Литература

Baker R. R., 1981. Human Navigation and the Sixth Sense, Hodder and Stoughton, London.

Baker R. R., 1984. Bird Navigation: The Solution of a Mystery? Hodder and Stoughton, London.

Baker R. R., 1985. Exploration and navigation: The foundation of vertebrate migration. In: Migration: Mechanisms and Adaptive Significance (M. A. Rankin, ed.), Port Aransas Marine Laboratory, Port Aransas.

Baker R. R., Mather J. C., 1982. A comparative approach to bird navigation: Implications of parallel studies on mammals. In: Avian Navigation (F. Papi and H. G. Wallraff, eds.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 308–312.

Baker R. R., Mather J. G., Kennaugh J. H. (1982). The human compass? EOS, **63**, 156.

Barlow J. S. (1964). Inertial navigation as a basis for animal navigation, J. Theor. Biol., **6**, 76–117.

Gould J. L. (1980). Homing in on the home front, Psychol. Today, **14**, 62–71.

Gould J. L., Able K. P. (1981). Human homing: An elusive phenomenon, Science, **212**, 1061–1063.

Larkin T. S., Keeton W. T. (1976). Bar magnets mask the effect of normal magnetic disturbances on pigeon orientation, J. Comp. Physiol., **110**, 227–231.

Schmidt-Koenig K., 1979. Avian Orientation and Navigation, Academic Press, New York.

Siegel S., 1956. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences, McGraw-Hill, New York.

Wallraff H. G., Gelderloos O. G. (1978). Experiments on migratory orientation of birds with simulated stellar sky and geomagnetic field: Method and preliminary results, Oikos, **30**, 207–215.

Биогенный магнетит в осадочных породах VI

Исходя из большого разнообразия организмов, обладающих способностью синтезировать магнетит, логично предположить, что эта способность появилась у них до главной адаптивной радиации типов животных в позднем докембрии. В палеомагнитных исследованиях установлено, что одним из наиболее распространенных носителей стабильной естественной намагниченности в морских осадках является магнетит, и что это характерно для большинства фанерозойских отложений. Источники этого тонкозернистого магнетита, особенно для морских осадков, оставались загадкой до тех пор, пока не была высказана мысль, что ими могут быть бактерии (Kirschvink, Lowenstam, 1979; Towe, Moench, 1980). Однако мелкие частицы магнетита легко разрушаются в условиях, способствующих окислению, и невозможно заранее предсказать, в каких породах сохранились и могут быть обнаружены бактериальные магнитофоссилии. Ниже, в двух последних главах этой книги описаны первые опыты по обнаружению таких объектов в осадочных породах и их результаты, которые оказались весьма обнадеживающими. Если в действительности степень магнетитообразования у всех магниточувствительных бактерий зависит от содержания кислорода, как это установлено на лабораторных культурах, то магнитофоссилии могут оказаться полезным индикатором микроаэрофильных условий во время отложения осадка.

Глава 35

ПОИСК БАКТЕРИАЛЬНОГО МАГНЕТИТА В ОСАДКАХ ПРИБРЕЖНОГО МАРША В ОКРЕСТНОСТЯХ ВУДС-ХОЛА, ШТ. МАССАЧУСЕТС

Энн Демитрак[1]

1. Введение

Магнитный минерал магнетит является самым известным носителем остаточной намагниченности в осадках. Неудивительно, что обнаружение Блейкмором (Blakemore, 1975) «магнитных» бактерий привлекло внимание таких исследователей, как Киршвинк и Ловенстам (Kirschvink, Lowenstam, 1979), которые отметили важность этой находки для изучения палеомагнетизма. Если бактерии – продуценты магнетита присутствуют в среде обитания в большом количестве, то они могут обеспечить поступление в осадки значительного количества тонкозернистого магнетита. Кроме того, поскольку эти бактерии обнаружены и в морских, и в неморских обстановках осадконакопления в Северном и Южном полушариях, а также на экваторе (Kirschvink, 1980; Frankel et al., 1981), их можно считать широко распространенным потенциальным источником магнетита в осадках.

Магнетит, подобно бактериям, также встречается в самых различных обстановках осадконакопления. Он известен как основной носитель остаточной намагниченности в современных озерных осадках Шотландии (Thompson, Morton, 1979), Северной Ирландии (Thompson et al., 1979), Англии (MacKereth, 1971; Thompson, 1973) и Финляндии (Stober, Thompson, 1979), а также был обнаружен в осадках Атлантического, Тихого, Индийского океанов (Lovlie et al., 1971) и Черного моря (Creer, 1974).

Многими исследованиями установлено, какими путями может попадать в осадок неорганический магнетит: 1) в результате эрозии местных материнских пород и почвы (Thompson, Morton, 1979), 2) в составе космических сферул или частиц промышленного происхождения (Oldfield et al., 1977; Doyle et al., 1976) и 3) в результате аутигенного осаждения из раствора (MacKereth, 1971). В то же время возможные

[1] *Anne Demitrack*, Department of Geology, Stanford University, Stanford, California 94305

органические источники магнетита плохо изучены. И хотя Ловенстам еще в 1962 г. впервые описал биогенный магнетит в зубцах хитона, до тех пор пока не был обнаружен такой его продуцент, как бактерии, считалось, что вклад биогенного магнетита в остаточную намагниченность осадков не может быть значительным.

Ранее опубликованные данные, пересмотренные в свете представлений о возможном бактериальном источнике магнетита, позволяют высказать предположение о значительном вкладе биогенного магнетита в намагниченность некоторых осадков. Так, например, отмечено (MacKereth, 1971) наличие корреляции между повышенной интенсивностью остаточной намагниченности и повышенной концентрацией органического вещества в кернах из озера Уиндермир в Великобритании. Предполагается, что эпизоды повышенной бактериальной активности могли привести к увеличению количества аутигенного магнетита, осажденного из раствора. Другими словами, существование этой связи может указывать на присутствие в воде магнитных бактерий в период ее цветения, что, естественно, должно было найти отражение в увеличении количества биогенного магнетита. Стобер и Томпсон (Stober, Thompson, 1979) отмечали, что в осадках финского озера наблюдалась большая концентрация магнетита, чем в породах области-источника сноса. Кроме того, по сравнению с другими магнитными фазами магнетит характеризовался более высокой концентрацией. Авторы интерпретировали это как результат предпочтительного осаждения магнетита в процессе переноса вследствие его высокой плотности. С другой стороны, такая концентрация может отражать наличие дополнительного источника магнитности – магнетита биогенного происхождения. Киршвинк (Kirschvink, 1982) пересмотрел опубликованные данные по кернам миоценовых морских глин западной части острова Крит. Анализ этих данных позволил установить наличие корреляции между интервалами инверсий и уменьшением количества магнитного материала. Сами авторы не могли объяснить отмеченную корреляцию, а Киршвинк предположил, что она отражает снижение вклада бактериального магнетита вследствие уменьшения интенсивности геомагнитного поля во время инверсии. Чтобы не потерять способность ориентироваться в слабом магнитном поле, бактерии вынуждены были образовывать больше магнитосом, что в конце концов становилось невыгодным для организма. Следовательно, такого рода естественный отбор должен был привести к уменьшению количества магнитного материала в осадке.

Нами было проведено изучение остаточной намагниченности осадков прибрежного марша Ил-Марш в окрестностях Вудс-Хола, шт. Массачусетс, с точки зрения ее возможной биогенной природы. Болото Ил-Марш представляет собой одну из первых обстановок, где Блейкмор (личное сообщение) обнаружил магнитных бактерий. Предполагается, что в данных условиях тонкозернистый магнетит не окисляется, поэтому Ил-Марш оказался подходящим объектом для изучения остаточной намагниченности бактериального происхождения.

2. Бактериальный магнетит

Магниточувствительные бактерии впервые были описаны Блейкмором (Blakemore, 1975), который наблюдал их миграцию к северу в поле зрения микроскопа. Эти организмы приобрели специфическую способность к передвижению во внешнем геомагнитном поле с помощью цепочки электроноплотных магнитных частиц, так называемых магнитосом, которые содержатся в цитоплазме (Frankel et al., 1979; Balkwill et al., 1980). Первоначально полагали, что бактерии используют магнитотаксис для поиска менее окисленной среды, но обнаружение их на экваторе означало, что они используют эту способность для более эффективного и направленного передвижения (Frankel et al., 1981).

Тоу и Мёнх (Towe, Moench, 1981) установили, что все наблюдаемые ими частицы бактериального магнетита являлись однодоменными и характеризовались размером порядка 0,1 мкм. В случае попадания их в осадок они должны были бы придать ему детритовую остаточную намагниченность, стабильную в течение геологического времени. Наблюдения Киршвинка (Kirschvink, 1982) показали, что ориентация в магнитном поле организмов, содержащих суперпарамагнитные или многодоменные гранулы, была бы невозможна, и если бактерии в самом деле для ориентировки используют магнитосомы, то последние в результате естественного отбора должны были приобрести однодоменный размер. Вопрос заключается в том, содержатся ли эти бактерии в осадках и сохраняются ли в процессе литификации.

Простейшая модель, описывающая попадание бактериального магнетита в осадки, выглядит следующим образом: 1) клетки бактерий оседают на дно, 2) разрушаются, высвобождая магнитные частицы, 3) частицы выстраиваются по направлению внешнего магнитного поля, 4) такая полная намагниченность должна сохраняться в процессе захоронения, уплотнения и литификации осадков. Если эта модель в общих чертах справедлива, она скорее всего применима для всех морских и неморских обстановок, в которых были обнаружены магнитные бактерии (Moench, Konetzka, 1978). Это означает, что бактериальный магнетит может частично вносить вклад в намагниченность мелководных морских, речных и озерных осадков. Кроме того, Киршвинк отметил, что, поскольку бактерии являются одной из наиболее древних форм жизни, бактериальный магнетит может присутствовать даже в докембрийских осадках.

Расчеты показывают, что даже один бактериальный магнетит может давать измеримые величины естественной остаточной намагниченности (Kirschvink, Lowenstam, 1979; Towe, Moench, 1981). Магниточувствительная клетка характеризуется магнитным моментом порядка $1{,}3 \times \times 10^{-12}$ ед. СГСМ (Frankel et al., 1979). При известных естественной плотности популяции (Blakemore, 1975; Moench, Konetzka, 1978) и времени жизни одного поколения (Blakemore et al., 1979) популяция постоянного размера может дать естественную остаточную намагни-

ченность (NRM) от $4{,}75 \cdot 10^{-7}$ до $1{,}2 \cdot 10^{-2}$ ед. СГСМ/см^2 в год. Реальные величины NRM будут варьировать в зависимости от размера популяций и изменения скорости осадконакопления, но приведенные цифры еще раз подтверждают потенциальное значение биогенного магнитного компонента. Однако присутствие в осадках бактериального магнетита как возможного носителя остаточной намагниченности остается недоказанным.

3. Методы исследования

3.1. Описание места отбора образцов и методика получения кернов

Образцы, отобранные в двух прибрежных морских маршах, расположенных близ Вудс-Хола, шт. Массачусетс, по определению Блейкмора (личное сообщение), содержали популяции магнетитовых бактерий. В обоих болотах во время отбора образцов присутствовали живые бактерии.

Ил-Марш – солоноватое болото, глубина воды в нем достигает примерно 30 см, имеет сильный запах сероводорода. Осадок в основном состоит из богатого органикой перегноя, серой глины и красновато-коричневого торфа. Седар-Марш представляет собой залив лимана Ойстер-Понд, описание которого приведено в монографии Эмери (Emery, «A coastal Pond», 1969). Поскольку образцы из Седар-Марша характеризовались более низкой остаточной намагниченностью, чем образцы из Ил-Марша, им в настоящем исследовании уделено мало внимания.

Ориентированные керны диаметром 6,7 см и длиной около 1 м отбирались вручную с помощью трубок Лукита. Керны высушивали непосредственно в трубках под нагревательной лампой (36°C) до уменьшения их веса до 85–74% от первоначального веса в мокром виде, затем разрезали пополам и упаковывали в ориентированные пластиковые ящики для образцов.

3.2. Методика проведения магнитных и термомагнитных измерений

Измерения естественной остаточной намагниченности проводились в Калифорнийском технологическом институте на образцах из обоих маршей с помощью криогенного магнитометра SCT в комнате, экранированной мю-металлом. Измерение остаточной намагниченности насыщения (SRM) и размагничивание в переменном поле проводились в Принстонском университете на спин-магнитометре фирмы «Шонстедт» (Shonstedt), модель DSM-1.

Для измерений SRM образцы помещали между полюсами электромагнита в поле 8000 Гс, в течение 10 с доводили до насыщения и сразу измеряли. Для размагничивания в переменном поле образцы помещали в соленоид, максимальное поле в котором составляло 1000 Гс. Соленоид находился в скомпенсированном магнитном поле; компенсация обеспечивалась катушками Гельмгольца с точностью $\pm$ 100 нТл.

Измерения намагниченности насыщения проводились в Принстонском университете на магнитных весах, с помощью которых можно определять интенсивность намагниченности образца J как функцию приложенного поля H.

Измерения температуры Кюри проводились на таких же магнитных весах в палеомагнитной лаборатории Геологической службы США в Менло-Парк, шт. Калифорния.

3.3. Магнитная сепарация

Подготовка к сепарации ила из Ил-Марша осуществлялась с помощью мокрого просеивания через стандартное лабораторное сито № 14 (1,4 мм) с последующим разбавлением дистиллированной водой для получения жидкой суспензии. Никакие другие способы обработки образцов не применялись. Первоначально предпринимались попытки повышения эффективности сепарации путем обработки суспензии 0,5%-ным раствором гексаметафосфата натрия (калгон), ультразвуком и хлорной известью, однако лучшие результаты были получены на необработанных илах (рис. 35.1).

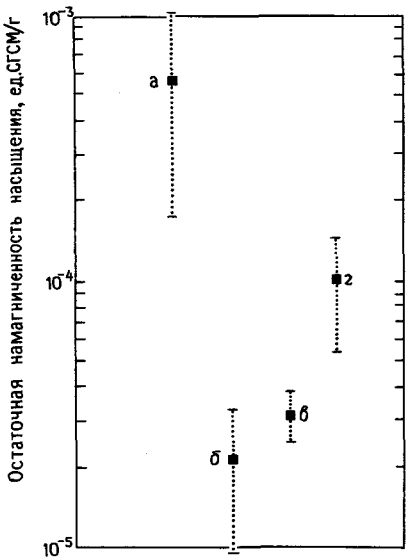


Рис. 35.1. Сравнение SRM несепарированных исходных и сепарированных образцов с использованием различной техники сепарации: *а* – несепарированный исходный; *б* – сепарированный необработанный; *в* – сепарированный, обработанный ультразвуком; *г* – сепарированный, обработанный калгоном.

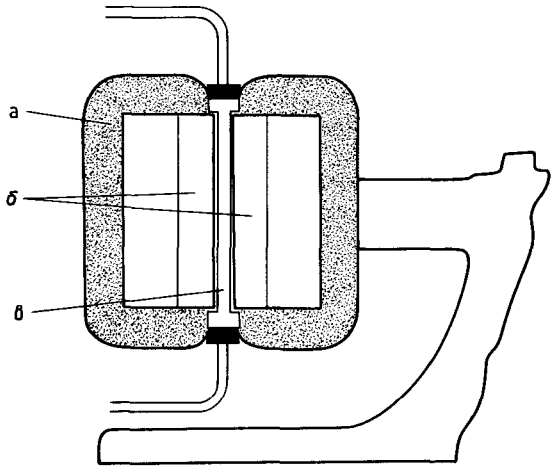


Рис. 35.2. Магнитный сепаратор. *а* – электромагнит; *б* – полюсные наконечники; *в* – трубка из нержавеющей стали. Суспензия подается снизу и циркулирует в трубке.

Магнитная сепарация проводилась с помощью прокачки суспензии тонко измельченного ила вверх через пустой сепаратор S. G. Frantz, модель L-1 (рис. 35.2), который намагничивается при подключении электромагнита (*а*). После отключения электромагнита намагниченность сразу исчезает. Суспензия циркулировала через систему при постепенно уменьшающихся скоростях в течении 3–6 ч; в конце этого процесса трубку ополаскивали при включенном магните, а затем при отключенном магните промывали для извлечения продуктов сепарации. Во время сепарации поле электромагнита было максимальным и составляло 13 500 Гс.

Отсепарированный ил помещали в пластиковые коробки, и для контроля эффективности сепарации проводили магнитные измерения. Полученную суспензию с помощью пипетки помещали в коробочки и высушивали на воздухе; описанная процедура продолжалась до тех пор, пока коробочка для образца, содержащего влажный, но твердый ил, не достигала веса порядка 3–4 г. Этого количества было вполне достаточно для насыщения и проведения измерений в магнитометре.

Ранее был применен другой способ сепарации: суспензия не прокачивалась через систему, а просто заливалась в канистру, где она отстаивалась в течение 30 с, после чего сливалась и заменялась новой порцией. Сравнение результатов сепарации разными методами (*А* и *В*) приведено на рис. 35.5.

3.4. Просвечивающая (трансмиссионная) электронная микроскопия (ПЭМ)

Исследования с помощью ПЭМ были проведены в Смитсоновском институте на просвечивающем электронном микроскопе фирмы «Фил-

липс EM-200», специально оборудованном наклонно вращающимся столиком с ускоряющим напряжением 80 кВ. Микрофотографии были сделаны на 35-мм тонкозернистой позитивной пленке «Кодак».

Препарат для нанесения на сеточку был приготовлен концентрированием выделенной магнитной фракции в пробирке с помощью сильного магнита. Капля концентрированной суспензии помещалась на напыленную углеродом, покрытую формваром медную сеточку и высушивалась в печи при слабом нагреве в течение нескольких минут.

3.5. Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ) и энергодисперсионная рентгеновская спектроскопия (EDAX)

СЭМ и EDAX-анализы были выполнены на сканирующем электронном микроскопе модели AMR с приставкой Kevex 5000 A. Для СЭМ использовались те же образцы, что и для ПЭМ; они устанавливались непосредственно в сканирующий электронный микроскоп на алюминиевых подложках с графитовым напылением. Подложки не напылялись.

3.6. Рентгеновская дифракция

Исследования дифракции рентгеновских лучей были проведены в Принстонском университете на дифрактометре, оснащенном LiF-фокусирующим монохроматором, с использованием медного анода с нормальным фильтром.

Подготовка образца для дифрактометрии производилась концентрированием осадка на дне пробирки с помощью центрифугирования с последующей обработкой ультразвуком и фильтрованием под вакуумом через микропористый фильтр 0,2 мкм. Оставшиеся на фильтре частицы переносили простым переворачиванием покрытой частицами стороны на предметное стекло, которое помещалось непосредственно в дифрактометр.

4. Результаты

Цель настоящего исследования – изучение магнитных свойств илов солоноватого прибрежного болота Ил-Марш для определения природы остаточной намагниченности. Если тонкозернистый магнетит вносит существенный вклад в остаточную намагниченность, а его зерна по форме сходны с частицами бактериального магнетита, то это можно считать хорошим подтверждением биогенного происхождения магнетита в этих осадках. И наоборот, отсутствие магнетита в этих осадках опровергало бы эту модель, поскольку наличие магнитных бактерий в Ил-Марше хорошо известно.

Исследование ила проводилось до и после магнитной сепарации и в

целом включало в себя следующие измерения: 1) NRM, 2) SRM, 3) анализ поведения намагниченности при размагничивании в переменном поле и 4) намагниченность насыщения. В продуктах магнитной сепарации изучались и измерялись: 1) намагниченность насыщения, 2) термомагнитное поведение, 3) рентгеновская дифракция, 4) ПЭМ и электронография и 5) проводились СЭМ и EDAX-анализ.

Результаты исследований в виде самостоятельных разделов приведены ниже.

4.1. Ил в целом

4.1.1. Измерения NRM и SRM

Два ориентированных длинных керна, отобранных из Ил-Марша, характеризовались измеримой величиной NRM (приложение 1). У образцов из керна ЕМ-1 средняя величина NRM составляла около $0{,}647 \cdot 10^{-7}$ ед. СГСМ/см^3. Та же величина для керна ЕМ-2 в среднем составляла около $0{,}43 \cdot 10^{-5}$ ед. СГСМ/см^3. Эти величины типичны для современных осадков.

Распределение направлений векторов NRM для образцов керна ЕМ-1 показано на рис. 35.3. Хотя дисперсия велика ($\kappa = 4{,}6$), направление современного поля в районе Вудс-Хола лежит внутри 95%-го доверительного интервала для средней величины по образцу, что указывает на присутствие неслучайной компоненты, параллельной направлению современного поля. Разброс направлений может быть частично связан с методом упаковки образцов, когда возможна ошибка при смещении

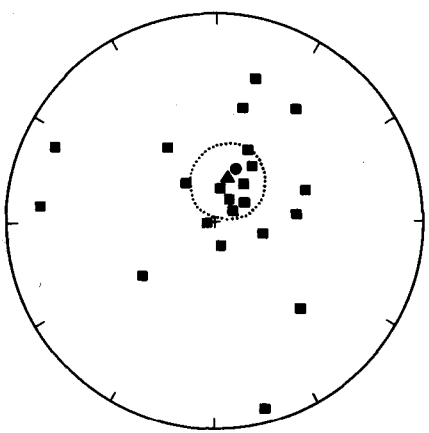


Рис. 35.3. Направления NRM для керна ЕМ-1, взятого из Ил-Марша.

образца относительно бортов коробки, а частично также с намагниченностью, приобретаемой при обезвоживании.

Аналогичные измерения, проведенные на кернах из Седар-Марша, расположенного в 3,5 км от Ил-Марша, показали отсутствие измеримых значений остаточной намагниченности. Намагниченность образцов из Седар-Марша составляла приблизительно $0{,}522 \cdot 10^{-8}$ ед. СГСМ/см^3. Эта величина находилась на уровне шума (или ниже) криогенного магнитометра, на котором проводились измерения. В Седар-Марше также обнаружены магнитные бактерии (Блейкмор, личное сообщение), но оно отличается от Ил-Марша несколько большей изолированностью от океана и меньшей соленостью.

При насыщении в магнитном поле 8000 Гс остаточная намагниченность образцов из Ил-Марша возрастала на три порядка (приложение 1). Такое существенное увеличение дает возможность предположить наличие ферримагнитного материала, подобного магнетиту, который мог бы приобрести значительную SRM даже при низкой его концентрации. Слабо намагниченные ферромагнитные минералы, такие, как гематит, чтобы дать такую же величину остаточной намагниченности насыщения, должны были бы содержаться в количестве по крайней мере на порядок больше по сравнению с магнетитом.

4.1.2. Размагничивание переменным магнитным полем

Кривая размагничивания переменным полем образца из Ил-Марша свидетельствует о наличии магнитно мягкого материала, который сохраняет менее 10% первичной намагниченности при размагничивании в поле 400 Э и менее 2% при размагничивании в поле 800 Э (рис. 35.4). Первичная намагниченность насыщения была создана в поле 8000 Э, но спектральный анализ ее коэрцитивной силы позволяет предположить, что насыщение произошло при более низком значении поля. Характер поведения кривой при размагничивании свидетельствует о наличии магнетита или сходного с ним минерала, а не гематита или похожего на него другого минерала.

На рис. 35.4, *A–B*, кроме кривой размагничивания в переменном поле образца из Ил-Марша для сравнения приведены (по опубликованным данным) кривые размагничивания образцов, содержащих такие сильно магнитные минералы, как магнетит, маггемит и грейгит.

Рис. 35.4, *A* построен по данным, приведенным на рис. 1 в работе Лаури и Фуллера (Lowrie, Fuller, 1971), на котором показаны результаты размагничивания в переменном поле, полученные Римберт (Rimbert, 1959). Образцы Римберт представляли собой магнитные порошки с размером частиц порядка 0,1 мкм, распределенные в массе каолина. Римберт размагнитила серию этих порошков. При этом SIRM создавалась в последовательно увеличивающихся постоянных магнитных

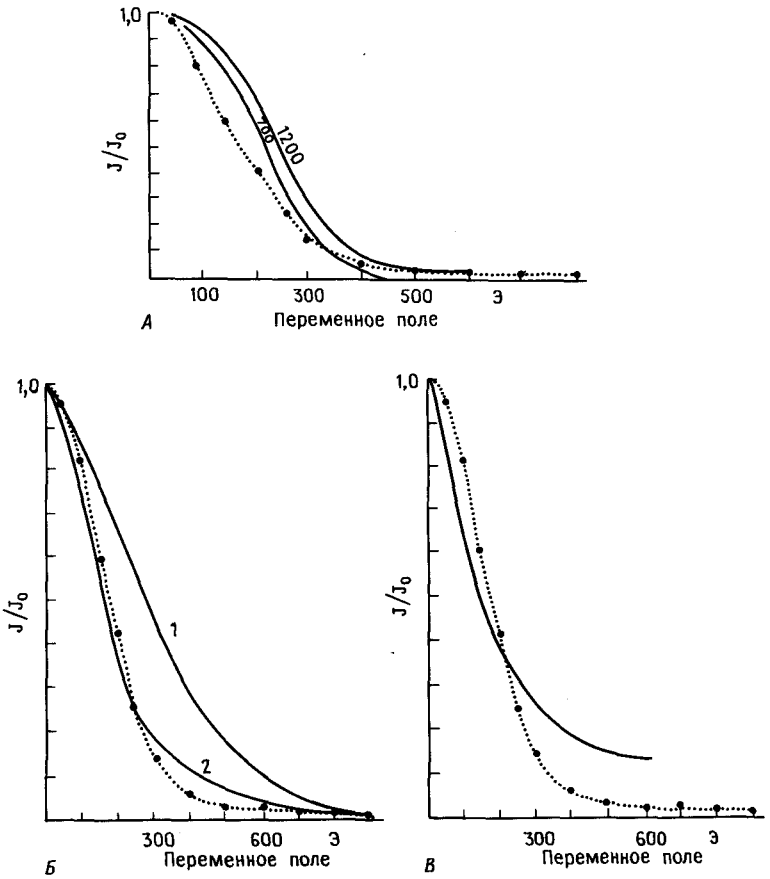


Рис. 35.4. Сравнение кривой размагничивания образцов Ил-Марша с опубликованными кривыми. Первичная остаточная намагниченность IRM: пунктирная линия – данные для образцов Ил-Марша; сплошная линия – опубликованные данные. *А*. Кривые Римберт (см. Lowrie, Fuller, 1971). Образцы представляют собой диспергированный порошок магнетита, средний размер зерен 0,1 мкм. Как показано, SIRM создавалась в полях 700 и 1200 Э. *Б*. Кривые, заимствованные из работы Данлопа и Уэста (Dunlop, West, 1969): *1* – диспергированный порошок окисленного базальта, преимущественно магнетит, неизмененные зерна размером от 0,5 до 5 мкм составляют 60%; *2* – диспергированный порошок маггемита, изометричные однодоменные зерна. *В*. Кривая, заимствованная из работы Сатилла и др. (Suthill et al., 1982). Образец представляет собой магнитный концентрат из осадков приливно-отливной зоны, преимущественно многодоменный магнетит, содержание грейгита более 8%.

полях. Следует обратить внимание на сходство формы опубликованных кривых и кривой, полученной по образцу из Ил-Марша, особенно в полях менее 50 Э и более 300 Э. Форма кривой размагничивания является функцией размера зерен в образце, коэрцитивности и природы остаточной намагниченности (Stacey, Banerjee, 1974); таким образом, сходство кривых позволяет предположить наличие общих свойств у образцов.

На рис. 35.4, *Б* приведены результаты сравнения данных, показанных на рис. 15 из работы Данлопа и Уэста (Dunlon, West, 1969), с данными, полученными для образцов из Ил-Марша. Образцы Данлопа и Уэста также представляли собой диспергированные порошки, а намагниченность была изотермической (IRM). Кривая размагничивания образцов Ил-Марша расположена на графике ниже, чем кривая, построенная по опубликованным данным для окисленного базальта, большинство магнитных зерен которого представляют собой псевдооднодоменные или многодоменные зерна магнетита, характеризующиеся сильной анизотропией формы (7 : 1). Она достаточно хорошо совпадает с опубликованной кривой для порошка искусственного магнетита, состоящего из равных однодоменных зерен. Этот факт, по-видимому, позволяет предположить наличие некоторого сходства по размерам зерен и коэрцитивности между магнитным минералом, создающим намагниченность в образцах из Ил-Марша, и тонкозернистым маггемитовым порошком.

Рис. 35.4, *В* составлен на основе рис. 10, приведенного в работе Сатилла и др. (Suthill et al., 1982). Опубликованная кривая показывает характер поведения IRM при размагничивании в переменном поле; образец представляет собой магнитный концентрат из осадков приливно-отливной отмели. Магнитный минерал, создающий остаточную намагниченность, представлен главным образом многодоменным магнетитом, но присутствует также и магнитный сульфид железа – грейгит, в котором содержится более 8% всего железа осадка. Кривая Сатилла и др. является единственной опубликованной кривой размагничивания в переменном поле образца, содержащего грейгит. Из сравнения двух кривых довольно сложно сделать какие-либо конкретные выводы, можно лишь отметить совпадение точек перегиба на них. Тем не менее сравнение полученных нами результатов с результатами по осадкам, содержащим грейгит, представляется полезным.

4.1.3. Намагниченность насыщения

Интенсивность намагниченности насыщения в образцах необработанного ила слабая, но измеримая (рис. 35.5). Форма кривой насыщения сложная, и характер ее позволяет предположить наличие мягкой компоненты, насыщение которой происходит в поле менее 1000 Гс, а также жесткой компоненты, не достигающей насыщения даже при 8000 Гс. С мягкой компонентой связано изменение наклона кривой между 50 и

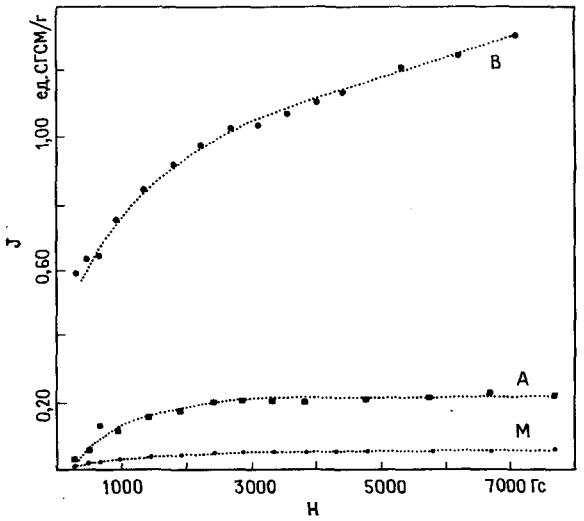


Рис. 35.5. Кривые намагниченности насыщения для образцов Ил-Марша. *M* – ил в целом, *A* и *B* – сепараты.

200 Гс, а жесткая компонента обусловливает непрерывный подъем кривой в сильных полях.

Продолжив кривую до пересечения с осью *y*, мы получаем значение, соответствующее величине полной намагниченности насыщения для мягкой насыщающейся компоненты образца ($y = 0{,}036$ ед. СГСМ/г). Эта величина позволяет приблизительно оценить концентрацию магнитного материала в образце. Если мягкая компонента представлена магнетитом, намагниченность насыщения которого составляет 90 ед. СГСМ/г при 300 К (Stacey, Banerjee, 1974), то образец должен содержать 0,04% магнетита. Если мягкая компонента представлена грейгитом, намагниченность насыщения которого составляет 30 ед. СГСМ/г при 300 К (Spender et al., 1972), то образец должен содержать 0,12% грейгита. Для этих двух минералов, так же как для маггемита и пирротина, характерны высокая восприимчивость, низкая коэрцитивность и интенсивная намагниченность. Все эти магнитные характеристики присущи магнитному минералу, создающему остаточную намагниченность в образцах из Ил-Марша.

Из приведенных оценок следует, что магнитный материал в осадке Ил-Марша содержится, очевидно, в очень небольшом количестве. Для создания той намагниченности, которая наблюдалась в образце, гематита потребовалось бы значительно больше. При намагниченности насыщения 0,04 ед. СГСМ/г при 300 К (Stacey, Banerjee, 1974) содержание гематита должно было бы составлять 9% всего образца. Такое количество гематита могло быть легко определено нами.

4.2. Сепарация

4.2.1. Намагниченность насыщения

На рис. 35.5 показаны кривые намагниченности насыщения для двух образцов, отсепарированных различными способами (см. разд. 3, методы). Как видно на рисунке, образец *B* содержит значительную парамагнитную компоненту, которая противодействует насыщению. Ее присутствие, возможно, является прямым следствием процесса сепарации, при котором образец *B* отбирался магнитом в течение более длительного времени, чем образец *A*. В отличие от образца *B*, образец *A* содержит хорошо определяемую компоненту, достигающую насыщения.

Для обеих кривых можно приблизительно оценить количество магнитного вещества, достигшего насыщения, как уже делалось для ила в целом, продолжив кривую до оси *y*. Отрезок на оси *y* для образца *A* составляет около 0,19 ед. СГСМ/г, для образца *B* 0,83 ед. СГСМ/г.

Таблица 35.1. Эффективность сепарации[1)]

А. По данным намагниченности насыщения

Минерал	Ил в целом	Продукты сепарации		Концентрация магнитной фракции	
		A	B	A	B
Магнетит	0,04%	0,2%	0,9%	5	23
Грейгит	0,12%	0,6%	2,8%	18	24

Б. По данным остаточной намагниченности насыщения

Обработка образца	Средняя SRM, ед. СГСМ/г	S.D., ед. СГСМ/г	N	Фракция магнитного материала в иле
Ил в целом	$0{,}578\cdot10^{-3}$	$\pm0{,}406\cdot10^{-3}$	10	
Отсепарированный ил, необработанный	$0{,}214\cdot10^{-4}$	$\pm0{,}141\cdot10^{-4}$	3	0,04
Отсепарированный ил, обработанный ультразвуком	$0{,}310\cdot10^{-4}$	$\pm0{,}062\cdot10^{-4}$	2	0,05
Отсепарированный ил, обработанный калгоном	$0{,}988\cdot10^{-4}$	$\pm0{,}445\cdot10^{-4}$	5	0,17

[1)] В разд. «А» продукты сепарации содержат магнитного материала приблизительно на порядок больше, чем ил в целом. В разд. «Б» отсепарированный ил содержит магнитного материала приблизительно на порядок меньше, чем ил в целом.

Отсюда следует, что образец *A* содержит 0,2% магнетита или 0,6% грейгита, а образец *B* содержит 0,9% магнетита или 2,8% грейгита. Из сравнения этих значений со значениями по образцу в целом, полученными в предыдущем разделе, следует, что концентрация магнитной фракции в отсепарированных образцах примерно на порядок больше (табл. 35.1).

Используя другую оценку – измерение величины остаточной намагниченности насыщения в илах до и после сепарации, мы получаем независимое доказательство эффективности сепарации. Вместо того чтобы оценивать концентрацию магнетита непосредственно в продуктах сепарации, можно определить, какое количество магнитного вещества выносится из ила. Данные табл. 35.1, показывают, что сепарация уменьшила количество магнитного вещества в иле примерно на порядок.

4.2.2. Термомагнитные исследования

Поведение термомагнитной кривой для продуктов сепарации довольно сложно. На кривой зависимости намагниченности от температуры (рис. 35.6) можно проследить по крайней мере четыре пика повышения намагниченности при общем снижении ее с ростом температуры. Возможно, эти пики, несмотря на то что нагрев проводился в вакууме, являются следствием фазовых переходов, происходящих в образце при повышении температуры. Увеличение намагниченности при 195°C может быть связано с образованием пирротина, который характеризуется

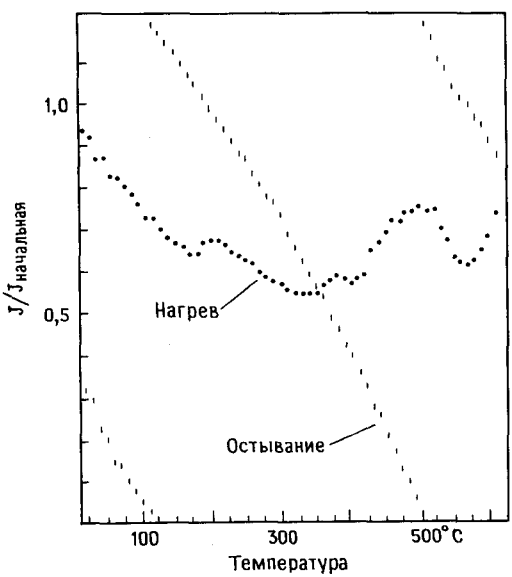


Рис. 35.6. Термомагнитное поведение продукта магнитной сепарации.

температурой Кюри около 326°С. Природа увеличения намагниченности при 356°С неизвестна. Сильное возрастание намагниченности при 505°С, возможно, связано с образованием магнетита, точка Кюри которого находится около 575°С. В этой точке кривая снова достигает минимума. Увеличение намагниченности в хвостовой части кривой, наблюдаемое при температуре больше 586°С, представляется любопытным и, возможно, связано с выделением элементарного железа. При охлаждении образец приобретает намагниченность, величина которой больше первоначальной в 2,7 раза. Наблюдаемое увеличение намагниченности позволяет предположить, что образец изменился необратимо и перешел в новую, более магнитную фазу.

При повторном нагреве образца точка Кюри находится около 586°С, а рост намагниченности имеет место при температуре выше 645°С. Пики, наблюдаемые на первичной кривой, не повторяются. Очевидно, образец, подвергшийся вторичному нагреву, содержит только магнетит. Во время повторного охлаждения образец приобретает еще большую намагниченность, интенсивность которой в 4,3 раза превышает первичную. Такое возрастание намагниченности, возможно, связано с образованием дополнительного магнетита.

Сложность поведения термомагнитной кривой образца может быть описана следующим образом:

1. Первичный магнитный материал при температуре выше 184°С нестабилен и претерпевает фазовое превращение в пирротин. Скорее всего эта температура не является точкой Кюри, а характеризует температуру нестабильности в условиях вакуума, при которых проводится эксперимент.

2. В первичном образце преобладающая магнитная фаза представлена не пирротином и не магнетитом, поскольку эти минералы образуются во время эксперимента.

3. Первичная магнитная фаза, возможно, представлена сульфидом, что следует из формирования в процессе нагрева пирротина. Если бы первичная фаза была представлена оксидом, то вряд ли мог в процессе превращений появиться пирротин.

4.2.3. ПЭМ

ПЭМ дала важную информацию о морфологии зерен в продуктах сепарации. Хотя по фотографиям, строго говоря, невозможно определить, являются ли зерна магнитными, это можно предполагать исходя из: 1) методики, использованной при получении образца, 2) преобладания описываемых зерен среди других частиц в образце, 3) тенденции частиц к слипанию. Среди частиц разнообразной формы в образце преобладают исследуемые, а среди остальных значительную часть составляют глинистые частицы, которые выделяются своей типичной формой и дифрактограммами.

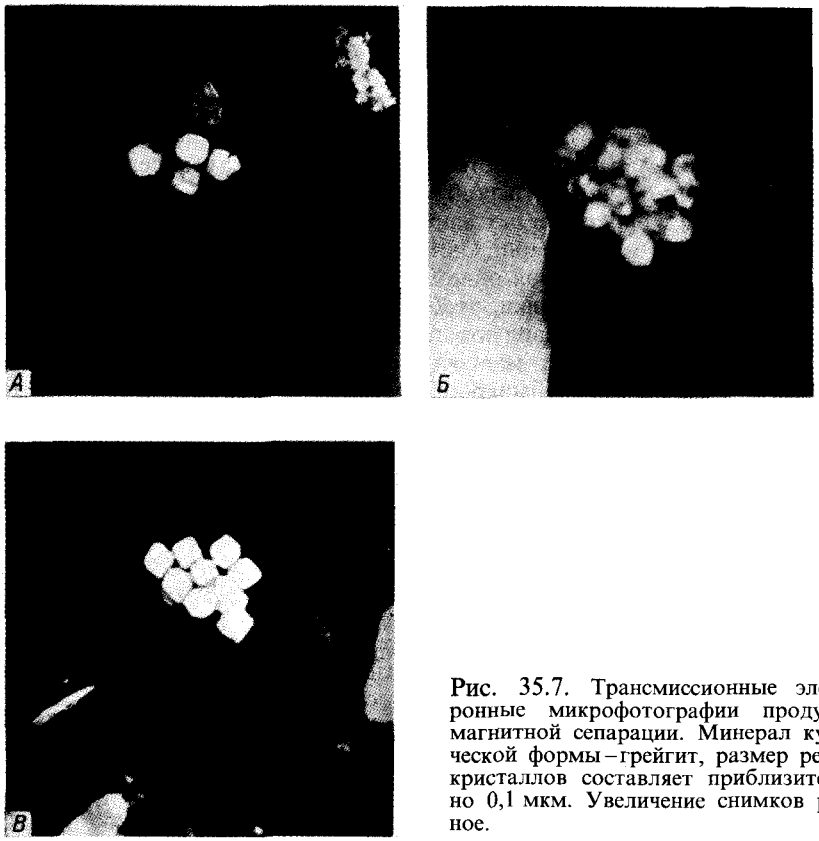


Рис. 35.7. Трансмиссионные электронные микрофотографии продукта магнитной сепарации. Минерал кубической формы – грейгит, размер ребра кристаллов составляет приблизительно 0,1 мкм. Увеличение снимков разное.

Для зерен характерна кубическая форма, сторона куба равна примерно 0,1 мкм (рис. 35.7), по размеру и по форме зерна однородные.

4.2.4. СЭМ и EDAX

СЭМ была необходима для получения информации о составе наблюдаемых зерен. При СЭМ медная сеточка, используемая при ПЭМ, устанавливалась непосредственно на алюминиевую подложку.

В процессе сканирования частицы отбирались по их внешним свойствам, а затем исследовались с помощью EDAX. Критериями отбора были: 1) размер зерен менее 1 мкм, 2) изометричность формы и 3) высокая проводимость (яркость на экране). Все частицы, обладающие необходимыми свойствами, характеризовались составом Fe + S. Все без исключения содержали серу. Поскольку в электронном луче элементы с малым атомным весом не видны, Fe с помощью EDAX можно опре-

делить только в том случае, если твердая фаза представлена магнетитом.

Нами был проанализирован состав 65 частиц. С приобретением опыта стало возможным точно выявлять частицы Fe + S благодаря их легко распознаваемой форме и яркости. Среди случайно отобранных частиц большинство имели состав различных силикатов железа, включая высокоглиноземистые, вероятно глинистые минералы. Некоторые частицы из всех определяемых элементов содержали только Si; можно предполагать, что это кварц. Одно зерно с составом Fe + Ti, по-видимому, представляет собой обломок небиогенного магнетита, так как размеры его слишком велики, чтобы иметь бактериальную природу.

Результаты СЭМ позволяют предположить, что частицы, содержащие сульфиды железа, многочисленны и отчетливо различимы в продуктах сепарации. Субмикронный магнетит, по-видимому, отсутствует. Среди остальных частиц, очевидно, бóльшую часть составляют силикаты железа. В связи с отсутствием других вариантов преобладающим магнитным материалом в продуктах сепарации, вероятно, можно считать сульфид железа.

4.2.5. Дифракция электронов

Дифракция электронов на частицах (рис. 35.7) дает некалиброванную дифракционную картину, которую можно подвергнуть сравнительному анализу. Методика анализа состояла в следующем (гл. 6):

1. Измеряли диаметр самого яркого кольца, интенсивность линии произвольно приравнивали к 100.

2. Выбирали известный минерал для сравнения и вычисляли масштабный коэффициент из отношения измеренного диаметра (в см) к величине d(в Å), соответствующей также самой интенсивной линии на дифрактограмме выбранного минерала-стандарта.

3. Вычисляли возможные диаметры (в см) колец для всех известных значений d(Å), используя полученный масштабный коэффициент.

4. Сравнивали измеренные диаметры колец исследуемого образца с расчетными диаметрами.

Для сравнения использовали такие минералы, как магнетит, грейгит, пирротин, смайтит и пирит. Соответствие во всех случаях было слабым, за исключением магнетита и грейгита, расчетные диаметры колец в которых хорошо соответствовали наблюдаемым (табл. 35.2). Поскольку магнетит и грейгит изоструктурны, относительное положение их дифракционных линий должно быть одинаковым, и совпадение их для обоих минералов несомненно свидетельствует о том, что неизвестный минерал имеет ориентационную структуру шпинели. Поскольку картина не откалибрована, дальнейший выбор между ними сделать невозможно. Однако практически благодаря наличию четырех линий максимальной интенсивности наблюдаемая дифракционная картина больше соответ-

Таблица 35.2. Расчетные и наблюдаемые диаметры колец на дифрактограммах исследованных минералов[1)]

	Межплоскостное расстояние d, Å	Интенсивность	Расчетный, см	Наблюдаемый, см
Грейгит	2,980	100	—	7,24
	1,746	75	4,24	4,22
	2,470	55	6,00	6,10
	3,500	30	8,51	8,38
	1,901	30	4,61	—
	1,001	30	2,43	—
Магнетит	2,532	100	—	7,24
	1,485	40	4,25	4,22
	1,616	30	4,62	—
	2,967	30	8,48	8,38
	2,099	20	6,00	6,10
	1,093	12	3,12	—

[1)] Измеренные диаметры колец составляют (в см): 4,22; 6,10; 7,24; 8,38; 11,12; 12,58; 14,54; 15,20.

ствует грейгиту, так как одна из наиболее интенсивных линий магнетита (30) отсутствует, а присутствует более слабая линия (20).

Хотя ни одно из приведенных доказательств в отдельности не позволяет однозначно идентифицировать минерал-носитель остаточной намагниченности как грейгит, выявленная в результате электронографического анализа структура, обратная структуре шпинели, является сильным аргументом в пользу такой идентификации. Совокупность результатов EDAX, свидетельствующих о том, что магнитное вещество имеет состав сульфида железа, данных ПЭМ, свидетельствующих о кубической форме кристаллов, и результатов термомагнитного анализа позволяют высказать предположение, что магнитный минерал, создающий остаточную намагниченность, действительно может быть грейгитом.

4.2.6. Рентгеновская дифракция

С помощью рентгеновской дифракции не удается обнаружить присутствие грейгита или других магнитных фаз в продуктах магнитной сепарации. Рентгенограммы позволяют предполагать присутствие хлорита–вермикулита, роговой обманки, эпидота, возможно иллита и кварца, т. е. немагнитных фаз. Хотя наличие гематита возможно, он не может быть удовлетворительно идентифицирован, поскольку его пики замаскированы присутствующими в больших количествах другими фазами. Линии грейгита, магнетита, гётита, пирита и пирротина на рентгенограммах отсутствуют.

Вполне возможно, что магнитная фаза в продуктах сепарации присутствует в количествах, слишком малых для разрешающей способности рентгеновской дифракции. Этот результат полностью согласуется с данными о величине намагниченности насыщения, согласно которым магнитная фаза составляет менее 2% по весу.

4.3. Основные результаты

1. Илы из Ил-Марша магнитны, и направления намагниченности характеризуются сильным разбросом относительно направления современного магнитного поля.

2. Остаточная намагниченность насыщения ила на три порядка больше величины естественной остаточной намагниченности.

3. Содержание магнитного вещества в иле может составлять менее 0,5% по весу.

4. Характер кривых, полученных при размагничивании переменным полем, сходен с кривыми, известными по опубликованным данным для образцов, содержащих магнетит и маггемит.

5. Магнитная сепарация выделяется приблизительно 90% магнитного материала.

6. Продукты магнитной сепарации неустойчивы при температуре выше 184°С. При более высоких температурах они подвергаются необратимым фазовым превращениям в пирротин и магнетит.

7. Преобладающий магнитный минерал представлен правильными кубическими кристаллами с размером ребра порядка 0,1 мкм, имеющими в своем составе железо и серу. На основе его морфологии, состава и электронной дифрактограммы он был идентифицирован как грейгит.

8. Бактериальный магнетит в продуктах магнитной сепарации обнаружен не был.

5. Обсуждение

Результаты настоящего исследования показывают, что ил, отобранный из среды обитания магниточувствительных бактерий, может быть магнитным и без бактериального магнетита. В Ил-Марше по крайней мере часть остаточной намагниченности связана с сульфидом железа – грейгитом. Ниже обсуждается, какие следствия может иметь присутствие грейгита.

Грейгит и магнетит характеризуются одной и той же кубической обращенной структурой шпинели (Skinner et al., 1964), но различаются анионами. Вследствие этого оба минерала характеризуются сходным поведением кривых размагничивания в переменном поле и сходным поведением остаточной намагниченности насыщения и намагниченности насыщения при нагреве. Магнитный момент грейгита вследствие повышенной электропроводности сульфидной решетки (Spender et al., 1972) составляет всего лишь одну треть магнитного момента магнетита.

Магнитные эксперименты, проведенные при комнатной температуре, могут не выявить этого различия, и только изучение состава может привести к идентификации этих минералов. Однако при более высоких температурах их магнитные характеристики перестают совпадать, поскольку при температуре более 180°С, намного меньшей, чем точка Кюри магнетита (580°С), грейгит становится нестабильным и переходит в пирротин.

Если модель осаждения, описывающая попадание бактериального магнетита в осадок, верна, то необходимо объяснить отсутствие магнетита в илах Ил-Марша. Наиболее прямое объяснение вытекает из разницы условий стабильности магнетита и грейгита. Как сульфид грейгит должен быть стабилен в восстановительных условиях при достаточном количестве S^{2-}. Магнетит представляет собой оксид и будет устойчивым в условиях меньшего содержания серы и большего содержания кислорода. В лабораторных условиях Бернер (Berner, 1964) обнаружил, что грейгит осаждался из растворов, насыщенных H_2S, содержащих железо в форме Fe^{2+}, при низком парциальном давлении кислорода. Если условия изменялись, то формировались другие сульфиды железа, такие, как аморфный FeS, маккинавит, пирротин или пирит. В природе грейгит был обнаружен в третичной толще восстановленных озерных ленточных глин Калифорнии (Skinner et al., 1964), в плейстоценовых ленточных глинах озера Верхнего (Dell, 1972), в богатых органикой илах Бельгии (Jedwab, 1967), бескислородных илах залива Чесапик (Biggs, 1963) и Черного моря (Berner, 1974), т.е. в средах, которые представляются непригодными для сохранения или осаждения магнетита.

Диаграммы полей устойчивости, приведенные на рис. 35.8, подчеркивают слабую способность магнетита сохраняться в таких восстановительных обстановках, как Ил-Марш. На приведенных диаграммах поля устойчивости грейгита, магнетита, пирита и гетита были построены для восстановительных условий ($Eh < 0$) в диапазоне pH от 5 до 8. В идеальном случае химическая информация, используемая для построения диаграмм, должна быть получена из одной пробы воды, взятой в месте отбора образцов. К сожалению, при анализе проб из Ил-Марша определялись только pH и полное содержание железа. Чтобы не привлекать произвольную химическую информацию для пополнения наших данных, мы использовали анализы Эмери, опубликованные в монографии "A Coastal Pond" (табл. 35.3). Станция опробования Эмери расположена в 3,5 км от Ил-Марша. Сходство с нашей станцией заключается в том, что на обеих станциях пресная вода смешивается с морской, обе в одинаковой степени связаны с океаном и подстилаются одними и теми же ледниковыми отложениями. Необходимо отметить, что только общая концентрация всего железа и всей серы определяют положение границ полей устойчивости на диаграммах и что даже в случае изменения этих концентраций в пять раз существенных смещений границ на диаграмме не происходит (Garrels, Christ, 1965). Исходя из

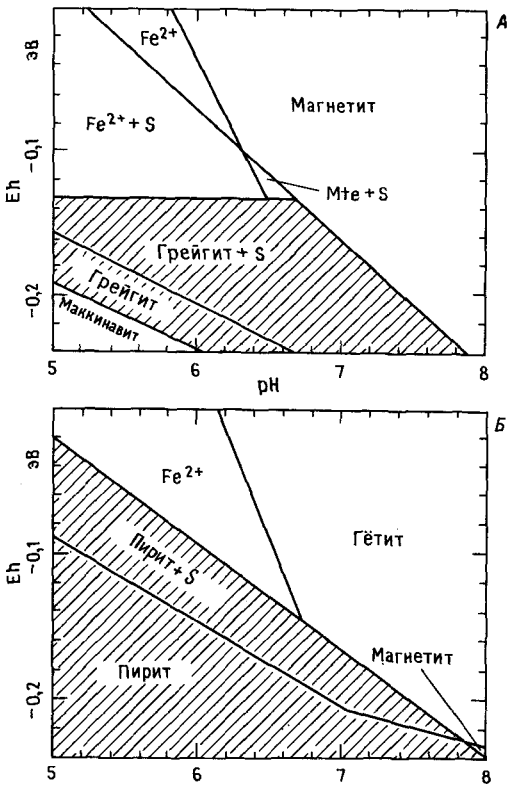


Рис. 35.8. Диаграммы полей устойчивости минералов для образцов Ил-Марша. С точки зрения термодинамики пирит и гётит являются стабильными фазами, но они не включены в диаграмму *А*, таким образом появились метастабильные грейгит и магнетит (Berner, 1967, 1971; Garrels, Christ, 1965, Langmuir, 1969).

Таблица 35.3. Концентрации (в млн$^{-1}$) элементов в осадках Ил-Марша, использованные для построения диаграммы полей устойчивости

Ca	88	Cl	3940
Mg	279	SO_4	529
Na	2170	$CO_{3общ}$	57%
K	92	H_2S	9,8%
		$Fe_{общ}$	> 0,247%

Eh = −0,135
pH < 6,65

Примечание. Кроме концентрации Fe и значения pH, все остальные величины заимствованы из работы Эмери (Emery, 1969). Две величины были измерены нами для этой работы. Процедура построения диаграммы полей устойчивости описана в Приложении.

нечувствительности границ полей устойчивости к небольшим изменениям концентраций, мы надеемся, что эти диаграммы достаточно

корректны для образцов из Ил-Марша. Присутствие запаха H_2S в образцах с нашей станции отбора позволяет предположить, что значение Eh, полученное Эмери, пригодно в качестве приближения и для образцов из Ил-Марша; в любом случае значение Eh в осадках должно убывать с глубиной (Emery, 1969).

На рис. 35.8, *А* показаны поля устойчивости для грейгита и магнетита. Если мы полагаем, что в Ил-Марше pH равен 6,65 (настоящее исследование), а Eh на границе раздела осадок–вода приблизительно равен $-0{,}135$ и с глубиной убывает, то грейгит более стабилен, чем магнетит. Поскольку Eh с глубиной уменьшается, маловероятно, что при погребении условия становятся более благоприятными для сохранения магнетита. Скорее всего оставшийся магнетит должен исчезнуть, а сульфидом, который вместо него должен образоваться, будет грейгит.

На рис. 35.8, *А* не приведены поля устойчивости пирита и гётита. При включении этих минералов в расчеты поля устойчивости грейгита и магнетита исчезают (рис. 35.8, *Б*). Это непосредственно следует из величины и знака свободной энергии для реакций перехода грейгита в пирит и магнетита в гётит. С точки зрения термодинамики пирит и гётит в условиях Ил-Марша являются устойчивыми фазами. Бернер (Berner, 1964) в своих экспериментах установил, что грейгит с течением времени превращается в пирит или пирротин, и пришел к выводу, что грейгит не должен сохраняться в древних осадках. Если это верно, то грейгит может существовать в образцах Ил-Марша только в метастабильном состоянии и со временем исчезает. Сохранение магнетита в этих условиях также маловероятно. В восстановительных условиях он будет растворяться, а содержащееся в нем железо переотложится в виде сульфида. В менее восстановительных условиях он должен перейти в гётит. Графически это показано на рис. 35.8, *Б*, где поле устойчивости магнетита в условиях Ил-Марша ограничено значениями pH 8 и $Eh < -0{,}210$.

В условиях, сходных с условиями в болоте Ил-Марш, когда магнетит переходит в грейгит, и первичная DRM, образованная во время осаждения частиц бактериального магнетита, и CRM, приобретенная при переходе его в грейгит, при захоронении должны исчезнуть. В разрезах пород литифицированные эквиваленты осадков типа Ил-Марша, первоначально, возможно, содержавшие биогенный магнетит, будут представлены немагнитными обогащенными сульфидами торфами. Только в том случае, если трансформация грейгита была остановлена, что, очевидно, имело место в Черном море (Berner, 1974), или если совместно с пиритом образовывался пирротин, может сохраняться какая-то намагниченность. Ни в каком другом случае остаточной намагниченности бактериального происхождения быть не может.

Итак, в соответствии с полученными нами результатами вслед за отложением бактериального магнетита в Ил-Марше должны были последовать растворение магнетита и неорганическое осаждение грейгита. Грейгит, видимо, должен был выпадать в форме очень тонких

кристаллов (Berner, 1964) почти микронного размера. Именно эти кристаллы обусловливали уширение рентгеновских пиков согласно данным Скинера и др. (Skinner et al., 1964). Таким образом, идентификация тонких кристаллов грейгита в образцах из Ил-Марша полностью согласуется с неорганической моделью его образования.

Интересно рассмотреть предполагаемую в работе Фрика и Тэйта (Freke, Tate, 1961) возможность бактериального посредничества в образовании грейгита. Эти авторы сообщают об осаждении сильно магнитного тонкозернистого сульфида железа в анаэробной среде, обогащенной бактериальной культурой *Desulfovibrio*. Бернер (Berner, 1974) описывает цикл превращения серы при участии бактерий, который, по-видимому, определяет формирование и осаждение грейгита в плейстоцене в Черном море. Скорость и продолжительность этого цикла регулируется бактериями в ходе реакций (1) и (3):

$$SO_4^{2-} \rightarrow H_2S, \tag{1}$$

$$H_2S + \text{обломки минералов железа} \rightarrow \text{грейгит, маккинавит,} \tag{2}$$

$$H_2S \rightarrow S^\circ, \tag{3}$$

$$S^\circ + \text{сульфиды железа} \rightarrow \text{пирит, пирротин.} \tag{4}$$

В реакции (1) бактерия *Desulfovibrio* восстанавливает ионы SO_4^{2-}, высвобождая энергию, которая идет на окисление органического вещества. Количество образующегося в результате этой реакции H_2S может быть ограничено недостатком SO_4^{2-}, что связано с замедленной диффузией из-за высокой скорости осадконакопления или отсутствием органического вещества для окисления бактериями. Образовавшийся H_2S немедленно вступает в реакцию (2) с обломочными железистыми минералами, в результате чего образуются промежуточные сульфиды типа грейгита. При возникновении избытка H_2S в реакции (2) бактерия *Thiobacillus* окисляет H_2S с образованием элементарной серы (3). Реакция (3), так же как и реакция (1), лимитируется только недостаточной активностью *Desulfovibrio*. Элементарная сера вступает в реакцию (4) с промежуточными сульфидами, образуя пирит или пирротин.

Результаты Фрика и Тэйта (Freke, Tate, 1961), очевидно, иллюстрируют неполный цикл, при котором избыточное железо в культуре замещает обломочные минералы железа. Наличие грейгита в осадках Ил-Марша позволяет предполагать осуществление в них аналогичного серного цикла, особенно в свете высокого содержания органики и обильных популяций бактерий (Emery, 1969).

Растворение бактериального магнетита и осаждение грейгита представляются обычными процессами для Ил-Марша независимо от того, осуществляются ли они при посредничестве бактерий или контролируются неорганически. Бактериальный магнетит не может сохраняться вне клетки в условиях болота, поэтому маловероятно, что его можно было обнаружить в литифицированных эквивалентах илов Ил-Марша. Очевидно, модель осаждения, описывающая попадание бактериального

магнетита в осадок, неуниверсальна. Если существует обстановка, для которой она справедлива, то ее еще предстоит обнаружить.

Благодарности. Мне хочется выразить благодарность Кеннету М. Тоу из Смитсоновского института, Роберту Ф. Батлеру из Университета Аризоны, Шерману Громму из Геологической службы США, Менло-Парк, Калифорния; Лизе Пратт и Роберту Стоддарду из Принстонского университета за их помощь при проведении работ, связанных с ПЭМ, анализом дифракции электронов, термомагнитными экспериментами и их интерпретацией и рентгеновской дифрактометрией. Я также благодарна Джорджу А. Парксу из Станфордского университета за помощь в геохимических исследованиях и Роберту Б. Харгрейвсу из Принстонского университета, под руководством которого была начата эта работа.

Это исследование частично субсидировалось Национальным научным фондом Grant EAR 8008207.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. ДАННЫЕ ПО NRM И НАМАГНИЧЕННОСТИ НАСЫЩЕНИЯ ДЛЯ ОБРАЗЦОВ ИЛ-МАРША

№ образца[1]	Глубина керна	Склонение	Наклонение	Полный момент[2], ед. СГСМ	Момент насыщения[2], ед. СГСМ
013	0,0 см	233,2°	53,7°	0,202E−06	0,890E−03
012	3,0	275,1	15,4	0,310E−06	0,740E−03
011	5,5	12,6	43,8	0,374E−06	0,903E−03
010	8,5	135,7	40,8	0,938E−06	0,636E−03
009	11,0	57,4	76,9	0,273E−06	0,791E−03
008	13,75	326,1	54,9	0,286E−06	0,106E−02
007	16,5	15,2	30,0	0,692E−06	0,119E−02
006	19,5	32,4	80,5	0,162E−06	0,704E−03
005	22,0	171,2	79,9	0,369E−06	0,929E−03
004	24,75	8,3	76,9	0,498E−06	0,874E−03
003	27,5	57,9	82,2	0,510E−06	0,725E−03
002	30,5	294,8	14,8	0,142E−05	0,802E−03
001	32,5	37,4	71,6	0,212E−06	0,577E−03
109	0,0	72,0	52,3	0,165E−06	0,625E−03
108	4,0	23,9	59,9	0,339E−06	0,102E−02
107	8,5	321,2	70,2	0,533E−06	0,629E−03
106	13,0	164,7	7,1	0,638E−06	0,126E−02
105	16,0	255,8	86,4	0,110E−06	0,554E−03
104	20,5	84,5	58,2	0,262E−06	0,107E−02
103	22,5	104,8	71,5	0,334E−06	0,949E−03
102	25,0	35,2	34,5	0,476E−06	0,505E−03
101	27,5	33,7	64,3	0,298E−06	0,702E−03
Средние		13,8	72,4	0,427E−06	0,824E−03
		Коробка для образца (6,6 см^3):		0,647E−07 ед. СГСМ/см^3	0,436E−05 ед. СГСМ/см^3
Статистики Фишера:		$\varkappa = 4{,}6$		$\alpha_{95} = 15{,}9$	

[1] Образцы 001–013 относятся к западной половине распиленного керна, а образцы 101–109–к восточной половине.

[2] Запись 0,202E−06 означает $0{,}202 \cdot 10^{-6}$, соответственно 0,577E−03 означает $0{,}577 \times 10^{-3}$ и т. д.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. ОПИСАНИЕ ПРОЦЕДУР НА ЭВМ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ ДИАГРАММЫ ПОЛЕЙ УСТОЙЧИВОСТИ (РИС. 35.8, *А*)

Дано

1. Общее содержание S и Fe.
2. Компоненты, определяющие соленость.
3. Компоненты, которые в процессе гидролиза могут менять pH.
4. Компоненты, которые могут соединяться с S или Fe.

Ограничения

1. Материальный баланс (для каждого компонента).
2. Константы реакции и равновесия.

Процедура

1. Рассчитываются ионные силы.
2. Корректируются константы равновесия для ионных сил.
3. Решаются уравнения реакций, равновесия и материального баланса (для S).
4. Пересчитываются ионные силы.
5. Проводятся итерации до тех пор, пока изменения ионных сил станут пренебрежимо малыми.
6. Рассматривается заданный список минералов (маккинавит, грейгит, магнетит, сера, аморфный FeS, Na-, K-, H-ярозит) и «осаждается» минимальный сравнительный набор минералов из данного объема воды.

Повторением расчетов на ЭВМ в диапазоне изменений Eh и pH можно дополнить диаграмму *А*.

Литература

Balkwill D. L., Maratea D., Blakemore R. P. (1980). Ultrastructure of a magnetotactic spirillum, J. Bacteriol., **141**, 1399–1408.

Berner R. A. (1964). Iron sulphides formed from aqueous solution at low temperatures and atmospheric pressure, J. Geol., **72**, 293–306.

Berner R. A. (1967). Thermodynamic stability of sedimentary iron sulfides, Am. J. Sci., **265**, 773–785.

Berner R. A., 1971. Principles of Chemical Sedimentology, McGraw-Hill, New York, pp. 115–137, 193–209.

Berner R. A., 1974. Iron sulphides in Pleistocene deep Black Sea sediments and their paleooceanographic significance. In: The Black Sea–Geology, Chemistry, Biology, AAPG Memoir 20, pp. 524–531.

Biggs R. B., 1963. Deposition and early diagenesis of modern Chesapeake Bay muds, Ph. D. dissertation, Lehigh University, unpublished.

Blakemore R. P. (1975). Magnetotactic bacteria, Science, **190**, 377–379.

Blakemore R. P., Maratea D., Wolfe R. S. (1979). Freshwater magnetic spirillum, J. Bacteriol., **140**, 720ff.

Creer K. M. (1974). Geomagnetic variations for the interval 7000–25 000 yr. B. P. as recorded in a core of sediment from station 1474 of the Black Sea cruise of "Atlantis II", Earth Planet. Sci. Lett., **23**, 34–42.

Dell C. I. (1972). An occurrence of greigite in Lake Superior sediments, Am. Mineral., **57**, 1303–1304.

Doyle L. J., Hopkins T. L., Betzer P. R. (1976). Black magnetic spherule fallout in the eastern Gulf of Mexico, Science, **194**, 1157–1159.

Dunlop D. J., West G. F. (1969). An experimental evaluation of single domain theories, Rev. Geophys., **7**, 709–757.

Emery K. O., 1969. A Coastal Pond, Elsevier, Amsterdam.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355–1356.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Torres de Araujo F. F., Esquivel D. M. S., Danon J. (1981). Magnetotactic bacteria at the geomagnetic equator, Science, **212**, 1269–1270.

Freke M., Tate D. (1961). The formation of a magnetic iron sulphide by bacterial reduction of iron solutions, J. Biochem. Microbiol. Technol. Eng., **3**, 29–39.

Garrels R. M., Christ C. L., 1965. Solutions, Minerals, and Equilibria, Harper and Row, New York, pp. 178–223.

Jedwab J. (1967). Mineralisation en greigite de debris vegetaux d'une vase recente (Grot Geul), Soc. Belg. Geol. Bull., **76**, 1–19.

Kirschvink J. L. (1980). South seeking magnetic bacteria, J. Exp. Biol., **86**, 345–347.

Kirschvink J. L. (1982). Paleomagnetic evidence for fossil biogenic magnetite in western Crete, Earth Planet Sci. Lett., **59**, 388–392.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications, Earth Planet Sci. Lett., **44**, 193–204.

Langmuir D. (1969). The Gibbs free energies of substances in the system Fe—O_2—H_2O—CO_2 at 25°C, U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., **650-B**: B180–B184.

Lovlie R., Lowrie W., Jacobs M. (1971). Magnetic properties and mineralogy of four deep sea cores, Earth Planet Sci. Lett., **15**, 157–168.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Lowrie W., Fuller M. (1971). On the alternating field demagnetization characteristics of multidomain thermoremanent magnetization in magnetite, J. Geophys. Res., **76**, 6339–6349.

Mackereth F. J. H. (1971). On the variation in direction of the horizontal component of remanent magnetization in lake sediments, Earth Planet. Sci. Lett., **12**, 332–338.

Moench T. T., Konetzka W. A. (1978). A novel method for the isolation and study of a magnetotactic bacterium, Arch. Microbiol., **119**, 203–212.

Oldfield F., Thompson R., Barber K. E. (1978). Changing atmospheric fallout of magnetic particles recorded in recent ombrotrophic peat sections, Science, **199**, 679–680.

Rimbert F. (1959). Contribution à l'étude de l'action de champs alternatifs sur les aimantations remanentes de roches, Rev. Inst. Fr. Petrole. Ann. Combust. Liquides, **14**, 17ff.

Skinner B. J., Erd R. C., Grimaldi F. S. (1964). Greigite, the thiospinel of iron; a new mineral, Am. Mineral., **49**, 543–555.

Spender M. R., Coey J. M. D., Morrish A. H. (1972). The magnetic properties and Mossbauer spectra of synthetic samples of Fe_3S_4, Can. J. Phys., **50**, 2313–2326.

Stacey F. D., Banerjee S. K., 1974. The Physical Principles of Rock Magnetism, Elsevier, Amsterdam.

Stober J. C., Thompson R. (1979). An investigation into the source of magnetic materials in some Finnish lake sediments, Earth Planet. Sci. Lett., **45**, 464–474.

Suthill R. J., Turner P., Vaugh D. J. (1982). The geochemistry of iron in recent tidal flat sediments of the Wash area, England, Geochim. Cosmochim. Acta, **46**, 205–217.

Thompson R. (1973). Paleolimnology and paleomagnetism, Nature, **242**, 182–184.

Thompson R., Morton D. J. (1979). Magnetic susceptibility and particle size distribution in recent sediments of the Loch Lomond Drainage Basin, Scotland, J. Sediment. Petrol., **49**, 801–812.

Thompson R., Batterbee R. W., O'Sullivan P. E., Oldfield F. (1979). Magnetic susceptibility of lake sediments, Limnol. Oceanogr., **20**, 687–698.

Towe K. M., Moench T. T. (1981). Electron optical characterization of bacterial magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **52**, 213–220.

Глава 36

ВОЗМОЖНЫЙ ИСКОПАЕМЫЙ БИОГЕННЫЙ МАГНЕТИТ В ПОЗДНЕМИОЦЕНОВЫХ ПОТАМИДСКИХ ГЛИНАХ ОСТРОВА КРИТ

Ши-Бин Р. Чанг, Джозеф Л. Киршвинк[1]

1. Введение

Более чем за два десятилетия, прошедшие с тех пор, как Ловенстам (Lowenstam, 1962) впервые обнаружил магнетит в зубцах хитона, появились сообщения о том, что многие другие организмы также способны продуцировать этот минерал (Blakemore, 1975; Gould et al., 1978; Frankel et al., 1979; Walcott et al., 1979; Kirschvink, 1981a; Walker, Dizon, 1981; Lins de Barros et al., 1981). В настоящее время считается, что после карбоната, опала, ферригидрита и родственных ему оксидов железа магнетит является четвертым наиболее часто встречающимся биогенным минералом, продуцируемым различными группами организмов (Lowenstam, Weiner, 1982). Разнообразные образующие магнетит организмы существуют в водной среде. Возникает вопрос о том, может ли биогенный магнетит сохраняться в осадках. В частности, одна группа магнетитсинтезирующих организмов – магниточувствительные бактерии – распространены повсеместно в водной среде. Опираясь на расчетные данные о плотности естественной популяции, скоростях осадконакопления и объеме магнетита в одной клетке, Киршвинк и Ловенстам (Kirschvink, Lowenstam, 1979) оценили, что вклад биогенных компонентов в остаточную намагниченность осадков достигает 10^{-4} А/м. По оценке Тоу и Мёнха (Towe, Moench, 1981), она достигает 10^{-3} А/м и более сопоставима с величиной остаточной намагниченности, обычно наблюдаемой в осадочных породах.

Недавно были проведены разнообразные палеомагнитные исследования, направленные на изучение поведения геомагнитного поля во время переходов полярности, зарегистрированных в морских и озерных осадках и вулканических породах (см., например, Valet, Laj, 1981; Bogue, Coe, 1982). Достоверность точной записи геомагнитного поля в осадках зависит от наличия постоянного притока соответствующих магнитных

[1] *Shih-Bin R. Chang* and *Joseph L. Kirschvink*, Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, California 91125.

частиц, поэтому многие авторы тщательно изучали магнитную минералогию осадков, отложенных во время перехода полярности. Наиболее интересными с этой точки зрения представляются работы Ланжере (Langereis, 1979) и Валета и Лая (Valet, Laj, 1981), посвященные изучению Потамидских морских глин в северо-западной части острова Крит. Оказалось, что во время двух изучаемых переходов магнитной полярности как безгистерезисная (идеальная) остаточная намагниченность (ARM), так и изотермическая остаточная намагниченность насыщения (SIRM) уменьшались, что свидетельствует о временном уменьшении объема магнитной фракции в осадках. Более детальный анализ этих данных также показывает, что отношение ARM/SIRM уменьшалось во время переходов полярности. Поскольку SIRM пропорциональна концентрации магнитных минералов, а измеренное значение ARM соответствует количеству чрезвычайно мелкозернистой фракции (SD или PSD), резкое падение отношения ARM/SIRM заставляет предположить, что во время инверсии мелкозернистая фракция исчезает. Кроме того, кривая намагничивания IRM показывает, что магнетит может быть основным носителем стабильной остаточной намагниченности в этом разрезе глин.

Уменьшение содержания мелкозернистой фракции, связанное с переходом геомагнитной полярности, привело Киршвинка (Kirschvink, 1982) к мысли о том, что некий магнитный материал, обычно создающий остаточную намагниченность осадков, имел биогенную природу, а пониженная интенсивность геомагнитного поля во время перехода полярности привела к уменьшению вклада бактерий в осадки. Некоторые данные позволяют также предполагать, что в периоды низкой интенсивности геомагнитного поля селективные преимущества магниточувствительности должны были уменьшаться (Kirschvink, Gould, 1981). Исходя из этой гипотезы, можно предсказать уменьшение содержания мелкозернистого магнетита в Потамидских глинах острова Крит именно в слоях, отложившихся во время переходов полярности. Отсюда вытекают еще два предположения, которые следует проверить. Во-первых, однодоменные кристаллы магнетита, обладающие такими же характеристиками, как существующие магниточувствительные бактерии, должны присутствовать в тех частях разреза Потамидских глин, которые накапливались между событиями перехода полярности, и последующий анализ с помощью электронной микроскопии должен выявить их присутствие. Во-вторых, если такие частицы действительно будут обнаружены, то их абсолютная концентрация в осадках, соответствующих времени перехода полярности, должна снижаться. Проверка первого предположения и является целью настоящего исследования. Ответ на вопрос о флуктуациях концентрации биогенного магнетита будет возможен после разработки количественного метода оценки абсолютного содержания его в осадках.

Предварительные результаты изучения магнитных фракций, извлеченных из современных и из древних осадочных пород, с помощью

сканирующей электронной микроскопии (Lovlie et al., 1971; Lowrie, Heller, 1982; Э. Демитрак, гл. 35), показали, что эта методика не дает возможности определить морфологию и внутренние характеристики магнетитовых зерен однодоменного размера (0,1 мкм). Для решения этой задачи необходима более высокая разрешающая способность просвечивающего (трансмиссионного) электронного микроскопа (Тоу, данное издание). Кроме того, до проведения исследований на электронном микроскопе необходимо исключить все минералы, кроме магнетита; если этого не сделать, то идентичность ферромагнитных фаз останется под сомнением.

Целью настоящего исследования был поиск биогенного магнетита в Потамидских глинах. Нами разработана новая методика сепарации, с помощью которой можно довольно успешно отделять мелкозернистый магнетит от всех остальных ферромагнитных минералов в осадочных породах. Обнаружение и идентификация ископаемых бактерий является эффективной проверкой гипотезы, согласно которой магнетит, образованный биохимическим путем, является существенной частью магнитного вещества морских осадков. Более того, методика распознавания этих ископаемых организмов в древних осадках может оказаться полезной при решении вопроса о происхождении магниточувствительных бактерий и ферментов, участвующих в метаболизме железа.

2. Описание образцов

Докторами Зийдервальдом и Ланжере в Государственный университет Утрехта были доставлены 18 образцов Потамидских глин. Эти керны охватывают 40 м слоев, которые отложились в течение примерно 1 млн. лет; таким образом, скорость осадконакопления была относительно высокой, 4 см/1000 лет. Подробное геологическое описание места отбора образцов приведено в работе Другера и др. (Drooger et al., 1979). Остаточная намагниченность этих 18 образцов до и после размагничивания в переменном магнитном поле (50 мТл) была измерена Ланжере (личное сообщение) (рис. 36.1). Уменьшение величины NRM наблюдается для всех трех переходов полярности, что согласуется с результатами, полученными Валетом и Лаем (Valet, Laj, 1981). Фациальный анализ позволил установить, что Потамидские глины сформировались в условиях открытого бассейна (Meulenkamp et al., 1979). Изучение детальных биостратиграфических и магнитостратиграфических взаимосвязей показывает, что эти глины были отложены в интервале между 6,3–5,3 млн. лет назад (тортон–мессиний; Langereis, Zachariasse, 1981). Вблизи Потамидского разреза известны незначительные отложения эвапоритов (Meulenkamp et al., 1979), а исследования истории крупномасштабного тектонического развития этого района показали, что во время позднемиоценового мессинского кризиса солености (Meulenkamp et al., 1979; Drooger et al., 1979) осадочный бассейн был связан со Средиземным морем. В целом разрез характеризуется непрерывной

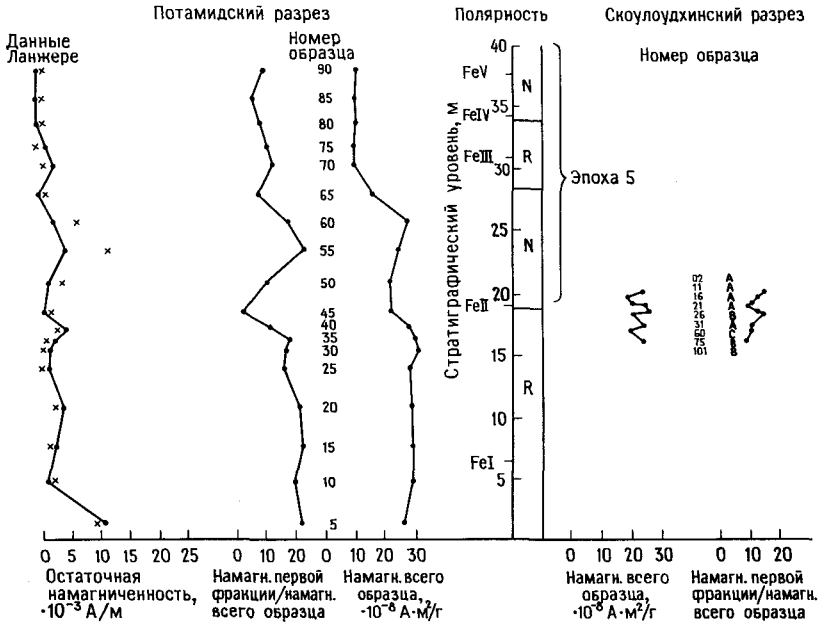


Рис. 36.1. Колебания остаточной намагниченности образцов в целом и отношения намагниченности первой выделенной фракции к намагниченности всего образца из Потамидского и Скоулоудхинского разрезов. Для сравнения приведены данные Ланжере (личное сообщение).

последовательностью. Вблизи места отбора образцов 15, 45, 70, 80 и 85 выделено пять отдельных, обогащенных железом слоев. Один из них (точка опробования 45) относится к дистальной части турбидитового слоя, но не соответствует какому-либо перерыву в осадконакоплении (Drooger et al., 1979). На границе тортона и мессиния было отмечено резкое появление *Globorotalia connomiozea* непосредственно над точкой отбора образца 70 (Zachariasse, 1979).

Кроме Потамидского разреза тому же переходу полярности соответствует другой разрез в северо-западной части Крита в районе Скоулоудхина, но в нем не наблюдается уменьшения ARM (Laj, личное сообщение; Valet et al., 1983). Девять кернов из этого разреза были отправлены д-ром Лаем во Францию. Анализ характера распределения размера зерен и встречаемости главных минералов показал, что очевидных различий между этими двумя разрезами нет. Образцы пяти верхних горизонтов Потамидского разреза, рассматриваемые в данной главе, характеризуются относительно более крупным размером зерен. Средний размер зерен в других кернах составляет, как правило, менее 10 мкм. Преобладающими минеральными фазами во всех образцах являются каолинит, иллит, кальцит и кварц.

3. Выделение магнетита в лабораторных условиях

Методика выделения магнетита, применяемая в этом исследовании, основана на его физических и химических свойствах: высокой намагниченности, плотности и устойчивости к растворению в смеси дитионата и лимонной кислоты. Хотя эта методика, прежде чем она найдет более широкое применение, нуждается в пересмотре и усовершенствовании, в настоящее время она является наиболее эффективным способом выделения чистого магнетита из слабо консолидированных осадочных пород и хорошо зарекомендовала себя при работе с образцами с острова Крит.

Процесс выделения начинается с приготовления жидкой суспензии из сухой глины путем добавления к ней дистиллированной воды при равномерном помешивании полученной смеси. На начальной стадии магнитной сепарации используется 60-миллилитровая ручная делительная воронка с регулируемой скоростью; воронка присоединена к изодинамическому магнитному сепаратору Франца, снабженному резиновой трубкой с зажимом для обеспечения медленного прохождения воды через систему. Сила тока в сепараторе должна быть установлена примерно на 0,5 А. Жидкая суспензия медленно проходит через воронку, и магнитные зерна оседают на ее стенках. После этой процедуры величина остаточной намагниченности увеличится от примерно $(1–2) \times \times 10^{-7}$ А·м^2/г в образце в целом до $(2–4) \cdot 10^{-6}$ А·м^2/г в отсепарированной фракции.

Для проведения второй магнитной сепарации первично отсепарированная магнитная фракция помещается в 10-миллилитровую коническую центрифужную пробирку с дистиллированной водой. Для того чтобы отделить друг от друга слипшиеся зерна кварца, глины и магнетита, пробирку приблизительно на 10 мин помещают в ультразвуковой шейкер. После этого сильно магнитные зерна можно собрать у края пробирки с помощью небольшого магнита, слегка постукивая по смеси жидкость–осадок. После удаления верхнего слоя жидкости и двукратного промывания осадка величина NRM полученной магнитной фракции составляет $(5–8) \cdot 10^{-5}$ А·м^2/г.

Затем оставшийся материал очищается от всех других минералов-оксидов трехвалентного железа с помощью обработки буферным раствором дитионата натрия в течение двух дней (Mehra, Jackson, 1960). Известно, что при таких условиях этот раствор разлагает гематит, маггемит и другие возможные минералы-оксиды железа, которые могут содержаться в образцах, но на магнетит при комнатной температуре он не действует в течение нескольких месяцев (Kirschvink, 1981b). Ранее было установлено, что гематит, маггемит и гетит быстро разлагаются в этом растворе; нами же экспериментально установлено, что это относится также к пирротину. Контроль с помощью ПЭМ подтвердил, что в стандартном мелкозернистом порошке магнетита после двухдневной

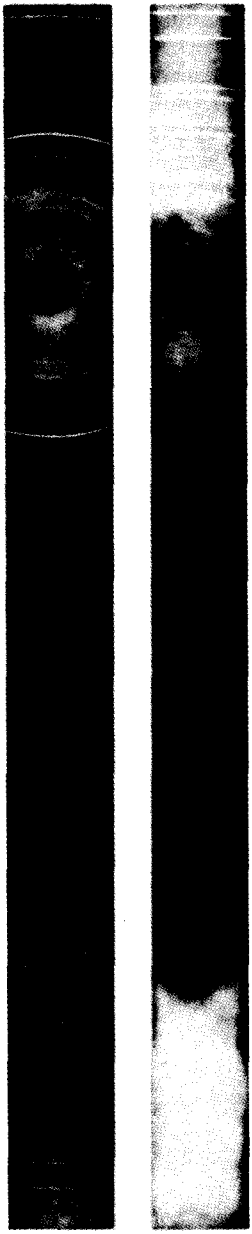


Рис. 36.2. Дебаеграммы стандарта магнетита (*А*) и конечной фракции, извлеченной из Потамидских глин (*Б*).

обработки дитионатом натрия никаких заметных изменений не произошло. Это единственный вид химической обработки, применяемый на протяжении всего процесса сепарации, и он не должен приводить к изменению морфологии зерен магнетита, за исключением того, что на поверхности благодаря окислению образуется тонкий слой маггемита.

После двухдневной химической обработки раствор центрифугируется, жидкость сливается и образец, повторно суспендированный с помощью ультразвука, несколько раз промывается дистиллированной

Рис. 36.3. Картина дифракции электронов для магнитной фракции из Потамидских глин острова Крит до обработки дитионатом натрия. Длина волны электронов 6 пм, длина камеры 180 мм. Позитив увеличен в 7 раз.

водой. И наконец, на последней стадии раствор с помощью пипетки наносится на предметное стекло, при этом образуется тонкая пленка с максимальным количеством частиц в центре. Затем магнитные частицы можно с помощью небольшого магнита оттянуть из центра, оставив там немагнитные зерна.

Подготовка образцов для исследования методом ПЭМ проводилась способом, описанным Тоу (это издание), включающим в себя лишь одно небольшое усовершенствование. Скопления магнитных частиц частично рассеивались в переменном магнитном поле с амплитудой 100 мТл и частотой 400 Гц, создаваемом размагничивающей установкой. Как полагают, эта процедура начинается с разбиения скоплений на цепочки взаимно отталкивающихся частиц, ориентированные параллельно переменному полю. По мере прохождения этих цепочек через раствор и осаждения их на сетках от них под действием переменного поля отделяются кристаллы. На практике эта методика работает довольно успешно.

Чистота полученного порошка проверяется стандартным методом Дебая–Шеррера. Почти все дифракционные линии наших образцов совпадали с линиями эталонного чистого магнетита (рис. 36.2). Размеры ячейки и мольную долю Fe_2TiO_4 этих магнетитовых фракций можно определить путем сравнения их дебаеграмм с дебаеграммой кремния, стандартные величины размера решетки и мольной доли которого составляют 8,39 Å и 0,02 соответственно. Прежде чем приступить к изучению конечных продуктов сепарации магнетита всех образцов, нами также был изучен на ПЭМ сепарат магнетита, не обработанный дитионатом. Анализ дифрактограмм подтвердил, что преобладающая часть зерен темноцветных минералов в образцах (рис. 36.3), если не все, представлена магнетитом. Эти результаты прямых наблюдений согласуются с выводом, полученным непосредственно из магнитных измерений (Langereis, 1979; Valet, Laj, 1981).

4. Магнитные измерения

Другой мерой содержания мелкозернистого магнетита в каждом образце является отношение между интенсивностями IRM первой выделенной фракции и всего образца в целом. На рис. 36.1 показан характер изменения как этого отношения, так и остаточной намагниченности всего материала для каждого образца Потамидского и Скоулоудхинского разрезов. В Потамидском разрезе оба параметра уменьшаются в осадках двух нижних уровней переходов полярности, а в Скоулоудхинском разрезе соответственно остаются без изменений. Интенсивность также уменьшается в осадках верхних слоев Потамидского разреза (Langereis, личное сообщение). Эти данные согласуются с исчезновением большого количества однодоменного магнетита в некоторых частях формации.

Кроме того, SIRM конечной фракции, полученной из образцов

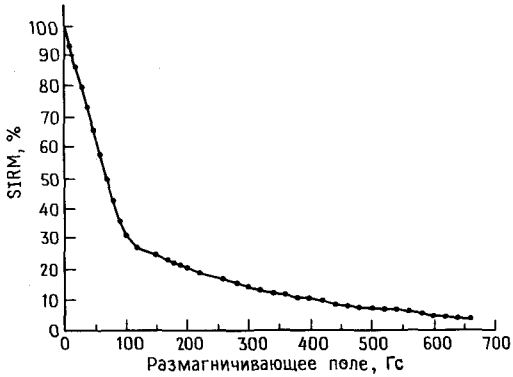


Рис. 36.4. Кривая размагничивания в переменном поле конечной фракции, извлеченной из Потамидских глин. Вследствие низкой стабильности MD магнетита в слабых магнитных полях и сильного поля взаимодействия плотноупакованного SD магнетита нормализованная кривая размагничивания SIRM будет резко подниматься (Cisowski, 1981). С мягкой частью этой конечной фракции, состоящей из многодоменных или взаимодействующих однодоменных зерен магнетита, связан резкий спад кривой SIRM в полях меньше 100 Гс. Плавное падение кривой в полях больше 100 Гс связано с однодоменным магнетитом.

нижней части Потамидского разреза, была подвергнута последовательному размагничиванию в переменном поле (рис. 36.4). Результаты размагничивания четко указывают на присутствие двух магнитных фракций, первая относительно мягкая, коэрцитивная сила которой составляет менее 10 мТл, связанная, по-видимому, с многодоменными зернами, и вторая более жесткая фракция, связанная с более мелкими предположительно однодоменными зернами.

Анализ всех данных, полученных Валетом и Лаем (Valet, Laj, 1981), и результаты настоящего исследования дают общее представление о различиях магнитных минеральных фаз из этих разрезов:

1. Остаточная намагниченность в обоих разрезах связана главным образом с магнетитом.

2. Большое количество мелкозернистого (возможно, однодоменного) магнетита исчезает из Потамидского разреза на двух нижних уровнях переходов полярности.

3. Остаточная намагниченность, наблюдаемая в верхней трети Потамидского и в большей части Скоулоудхинского разрезов связана главным образом с присутствием крупнозернистого (PSD или MD) магнетита или других магнитных минералов.

Эти явления не приводят к однозначному заключению относительно природы магнетита в этих глинах. Однако никакой другой процесс (например, извержение вулканов, выветривание, выпадение космической пыли и т. д.), кроме биогенного, не привел бы к уменьшению концентрации магнетита во время магнитной инверсии.

5. Распределение размеров и форм зерен магнетита

Детальное изучение распределения размеров и форм зерен конечной фракции магнетита, полученной из образцов 5, 15, 25, 35, 45 и 60 Потамидского разреза и из образца 21 В Скоулоудхинского разреза проводилось на трансмиссионном электронном микроскопе. Большая часть отсепарированных зерен первых пяти образцов оказалась однодоменными. Последние два образца состоят главным образом из TD или MD магнетита. Эти непосредственные наблюдения изменения магнитной фазы подтверждают выводы, сделанные на основе измерений магнитных свойств этих образований. График общего характера распределения размеров и форм зерен в конечных фракциях первых пяти образцов, нанесенный на диаграмму устойчивости магнетита Батлера и Банерджи (Butler, Banerjee, 1975), показывает, что диапазон размеров зерен этих фракций перекрывается с аналогичным графиком для зерен бактериального магнетита (рис. 36.5).

Другой характерной особенностью, используемой для выявления различий между биогенным и неорганическим магнетитом, является его морфология. Как гексагональные очертания, о которых сообщали Тоу и Мёнх (Towe, Moench, 1981), так и каплевидная форма, обнаруженная Блейкмором и др. (Blakemore et al., 1980), являются диагностическими.

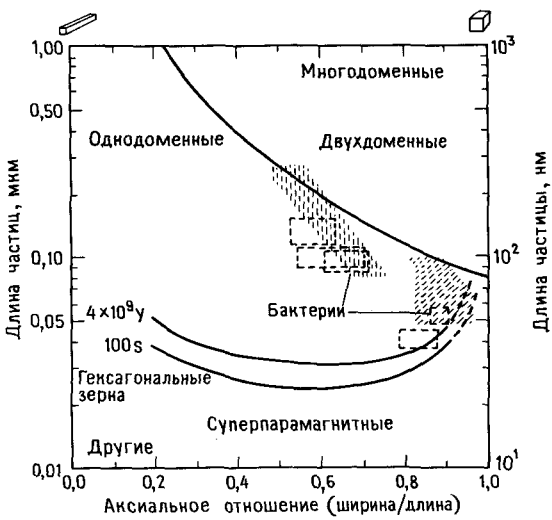


Рис. 36.5. Нанесенное на диаграмму устойчивости доменной структуры магнетита (Butler, Banerjee, 1975) распределение по размерам и форме тонкозернистого магнетита конечной фракции из образцов нижней части Потамидского разреза перекрывается с распределением по размерам и форме бактериального магнетита.

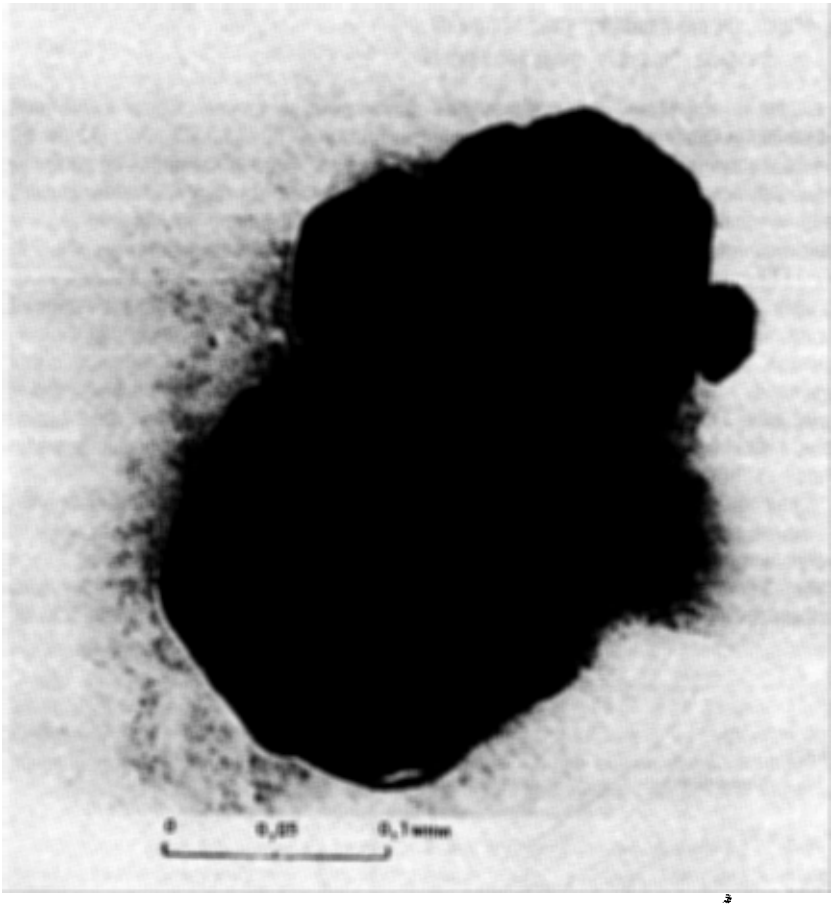


Рис. 36.6–36.17. Микрофотографии конечной фракции из образцов Потамидского разреза с острова Крит и стандартного магнетита (рис. 36.11), полученные с помощью просвечивающего электронного микроскопа. На рис. 36.6 увел. 392 000.

Анализ размеров зерен конечной магнитной фракции образца показал, что по частоте встречаемости они могут быть сгруппированы в четыре моды (группы). К первой относятся округлые или удлиненные зерна с «пенистой» поверхностью (группа А; рис. 36.6 и 36.7). Модальные размеры зерен колеблются от 0,1 до 0,2 мкм, но иногда встречаются и более крупные зерна, размером до 1 мкм. Идиоморфные кристаллы, имеющие под микроскопом октаэдрическую (группа В) или гексагональную (группа С) форму, также наблюдаются довольно часто (рис. 36.8). Гладкая поверхность этих двух типов зерен позволяет предположить

Рис. 36.7. Увеличение 172 000.

удивительно хорошую сохранность магнетита в Потамидских глинах. Размер октаэдрических зерен варьирует от 0,05 до 0,2 мкм. Гексагональные зерна кроме своей необычной формы обладают еще одной удивительной особенностью – очень узким диапазоном размеров зерен ($0{,}1 \pm 0{,}02$ мкм). Очень небольшая группа зерен четвертого типа представлена кристаллами призматической или овальной формы (группа D; рис. 36.9 и 36.10), сходной с аномальными формами магнетита, обна-

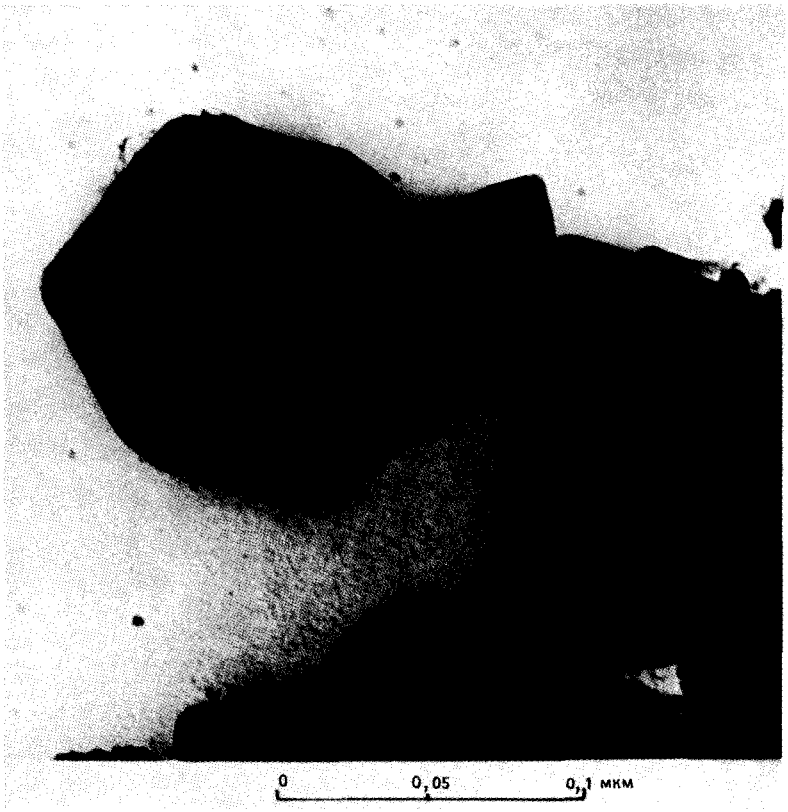


Рис. 36.8. Увеличение 586 000.

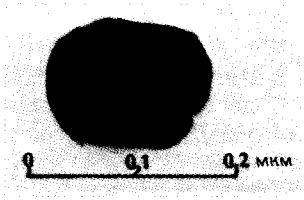


Рис. 36.9. Увеличение 176 000.

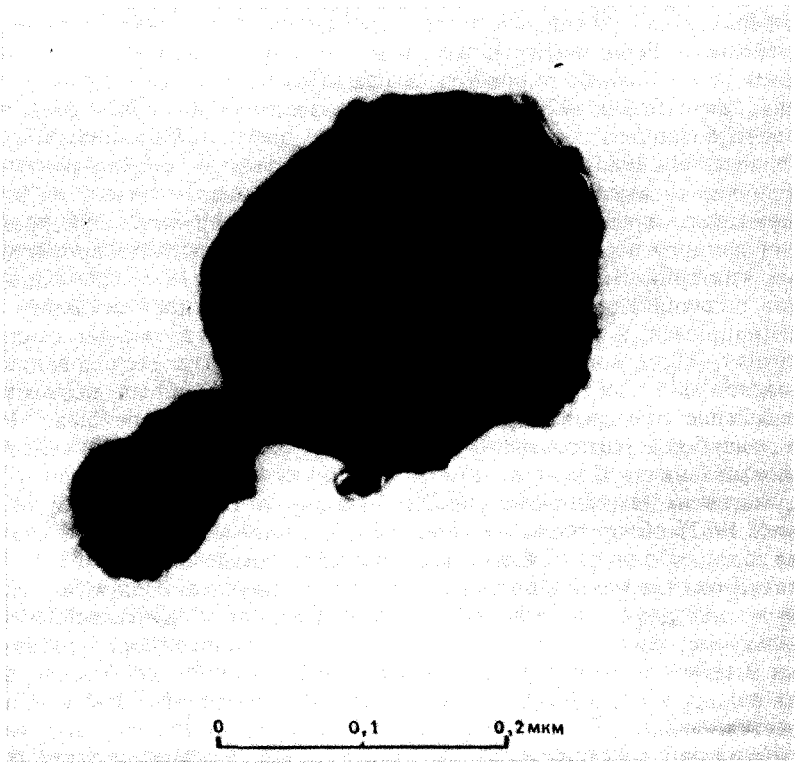


Рис. 36.10. Увеличение 248 000.

руженного в бактериях (кубическая и формы слезы; Blakemore et al., 1980) и черепахах (сферическая; Perry et al., гл. 21).

6. Происхождение магнетита

Распределение размеров зерен давно уже используется седиментологами для определения области – источника сноса осадочного материала. Применение этой методики для распознавания источника ультратонкозернистого магнетита в осадках очень важно с точки зрения палеомагнитных исследований. Благодаря своей высокой восприимчивости и стабильности при размагничивании в переменных полях однодоменный магнетит вносит существенный вклад в остаточную намагниченность пород. Кроме того, малый размер однодоменных частиц магнетита обусловливает медленное оседание их в водном столбе, поэтому эффекты осаждения не должны влиять на его ориентировку по направлению магнитного поля.

Однодоменные частицы магнетита непосредственно наблюдались с

помощью ПЭМ в различных типах изверженных пород (Evans et al., 1968). Эванс и Вейман (Evans, Wayman, 1970) обнаружили включения таких частиц в зернах пироксена и плагиоклаза в габброидных интрузиях. Смит (Smith, 1979) наблюдал их в качестве акцессорной фазы в стеклах из базальтов срединно-океанического хребта, а Гейсманн и др. (Geissman et al., 1983) сообщили об их присутствии в пепле туфового потока. Однако высокое содержание Ti в этих зернах отличает их от однодоменных зерен магнетита, которые были обнаружены при проведении данного исследования. Многие авторы используют пересмотренный критерий Лоури–Фуллера (см. Johnson et al., 1975) для определения наличия однодоменных частиц в различных типах осадочных пород (например, в известняках – Lowrie, Heller, 1982; в озерных осадках – Stober, Thompson, 1979). Но при проведении этих исследований наблюдения под электронным микроскопом не проводились, поэтому распределение размеров и форм зерен точно определено не было. В таблицу наиболее распространенных в почвах магнитных минеральных фаз, составленную Швертманном и Тэйлором (Schwertmann, Taylor, 1977), магнетит не включен. Однако Ёздемир и Банерджи (Özdemir, Banerjee, 1982) обнаружили частицы ультрамелкого магнетита с размером зерен от однодоменного (SD) до псевдооднодоменного (PSD) в образцах почв западной части центральной Миннесоты. В двух других находках однодоменный магнетит был биогенным и искусственным. Поскольку методики выделения магнетита из осадочных пород развиваются и совершенствуются, в будущем можно ожидать сообщений о других находках однодоменного магнетита в природе. Но само собой разумеется, что в ходе данного исследования встал вопрос: что же является источником однодоменного магнетита в морских осадках?

Магнетит, попавший в морские осадки, может иметь разное происхождение: 1) космическое, 2) вулканическое, 3) терригенное, 4) связанное с подводным выветриванием, 5) гидротермальное, 6) диагенетическое, 7) хемогидрогенное (аутигенное) и 8) биогенное. Очевидно, что на магнитную минералогию древних осадочных пород промышленные выбросы (Doyle et al., 1976) не могли оказать влияния.

Магнитные сферулы (диаметром 10–200 мкм), состоящие из ядер металлического железа, окруженных обычно магнетитовой оболочкой, были обнаружены в современных осадках (Chester, Aston, 1976). Хотя природа их неясна, предполагается, что они имеют космическое происхождение (Castaing, Frederickson, 1958). Их малочисленность позволяет утверждать, что они не являются существенным источником магнетита в осадках.

Магнитные фазы терригенного происхождения вносят вклад в естественную остаточную намагниченность некоторых морских осадков (Verosub, 1977). Округлые и эродированные зерна, по всей вероятности, претерпели водную транспортировку, а заостренные и угловатые формы предполагают эоловый перенос, например в составе вулканической пыли. Магнитные исследования подтвердили присутствие многодомен-

ного магнетита в различных морских осадочных породах (Lowrie, Heller, 1982; Ensley, Verosub, 1982) и в образцах из скважин глубоководного бурения (Lovlie et al., 1971). Исследования с помощью СЭМ показали, что частицы магнетита представляют собой округлые зерна с мелкоямчатой поверхностью, которая свидетельствует об их обломочном происхождении. Кроме того, по размеру (0,2–3θ мкм) они крупнее зерен магнетита из Потамидских глин: Тем не менее низкая разрешающая способность СЭМ не позволяет построить детальные гистограммы распределения размеров зерен менее 1 мкм.

Магнетит может образоваться в гидротермальных системах в результате реакции (Shanks et al., 1981)

$$(46 - 0{,}5x)Fe_2SiO_4 + 8SO_4^{2+} + 8Mg^{2+} + 4H_2O =$$
$$= 4FeS_2 + 4FeMg_2Si_4O_{10}(OH)_2 + (28 - x)Fe_3O_4 +$$
$$+ xFe_2O_3 + (30 - 0{,}5x)SiO_2 \text{ (водн.)}$$

или при подводном выветривании океанических базальтов (Fyre, Lonsdale, 1981). Присутствие магнетита в осадках гидротермальной системы Красного моря (Hackett, Bischoff, 1973) и в марганцевых конкрециях (Carpenter et al., 1972) было подтверждено магнитными измерениями, однако отдельные зерна магнетита не наблюдались. Геологические данные также не дают никаких оснований предполагать, что вблизи Крита в позднем миоцене существовала какая-либо гидротермальная система.

С точки зрения термодинамики диагенетический магнетит может образовываться в бескислородных морских осадках (Berner, 1964). Недавно обнаруженные в верхнесилурийских и нижнедевонских гельдербергских известняках и кембрийских боннетерских доломитах агрегаты гроздьевидных и сфероидальных кристаллов магнетита (3–20 мкм), по всей вероятности, имеют диагенетическое происхождение (McCabe et al., 1983). Однако геохимические модели формирования диагенетического магнетита разработаны еще недостаточно хорошо. Кроме того, размер отдельных кристаллов (0,5–2 мкм) не соответствует размеру однодоменных частиц.

Как уже отмечалось ранее, систематическое изучение распределения размеров и форм ультрамелкозернистого магнетита различного происхождения еще не проводилось. Поэтому приведенное выше сравнение не исключает ни одного из шести возможных способов происхождения магнетита (космическое, вулканическое, терригенное, гидротермальное, связанное с подводным выветриванием и диагенетическое) в Потамидских глинах. Однако эти сопоставления позволяют предположить, что большая часть зерен магнетита, возможно, имеет хемогидрогенную или биогенную природу.

Хеншоу и Меррилл (Henshaw, Merrill, 1980) разработали диаграмму устойчивости в зависимости от Eh–pH для железистых фаз в морских обстановках осадконакопления, используя данные о средней концентрации S и Fe в современном океане и пересмотренные энергетические

данные реакций железистой фазы. Результаты их исследования показывают, что при благоприятных восстановительных условиях магнетит может быть аутигенным. Ранее Гаррисон и Петерсон (Harrison, Peterson, 1965), принимая во внимание необычную вытянутость по вертикали эллипсоида анизотропии восприимчивости, предположили, что главный источник остаточной намагниченности в одном из образцов керна скважины на дне Индийского океана может иметь аутигенное происхождение. Однако механизма для объяснения этой аномальной связи анизотропии восприимчивости с аутигенезом предложено не было. В любом случае эти данные противоречат традиционному представлению о том, что в большинстве водных сред магнетит не относится к стабильным фазам (Garrels, Christ, 1980).

С другой стороны, в лабораторных условиях при малой скорости реакции и относительно высокой температуре было осуществлено довольно успешное осаждение однодоменного магнетита (Sugimoto, Matijević, 1980). Такие условия редко встречаются в реальных осадочных средах, но сходство формы зерен типа В со стандартными зернами магнетита (рис. 36.11) свидетельствует в пользу его неорганической

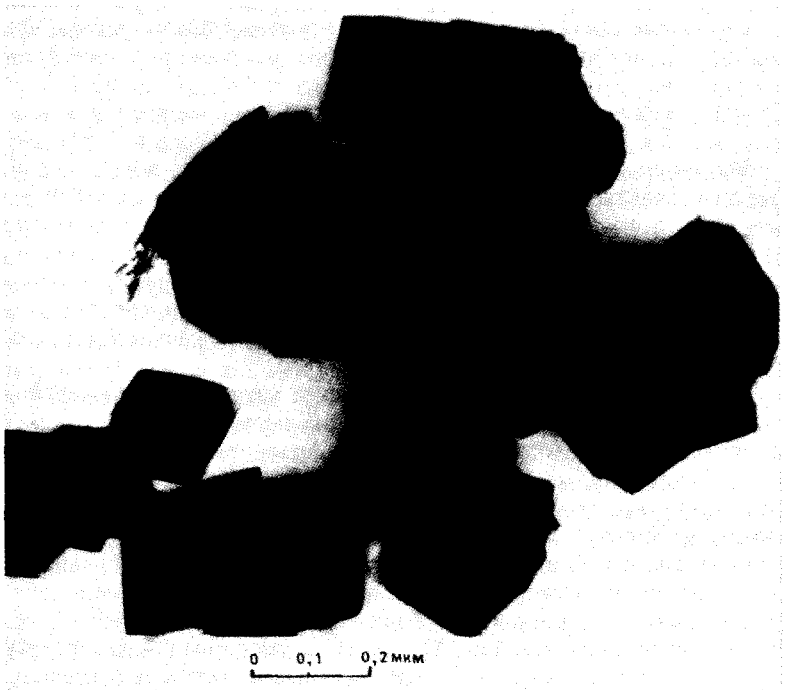


Рис. 36.11. Увеличение 116 000.

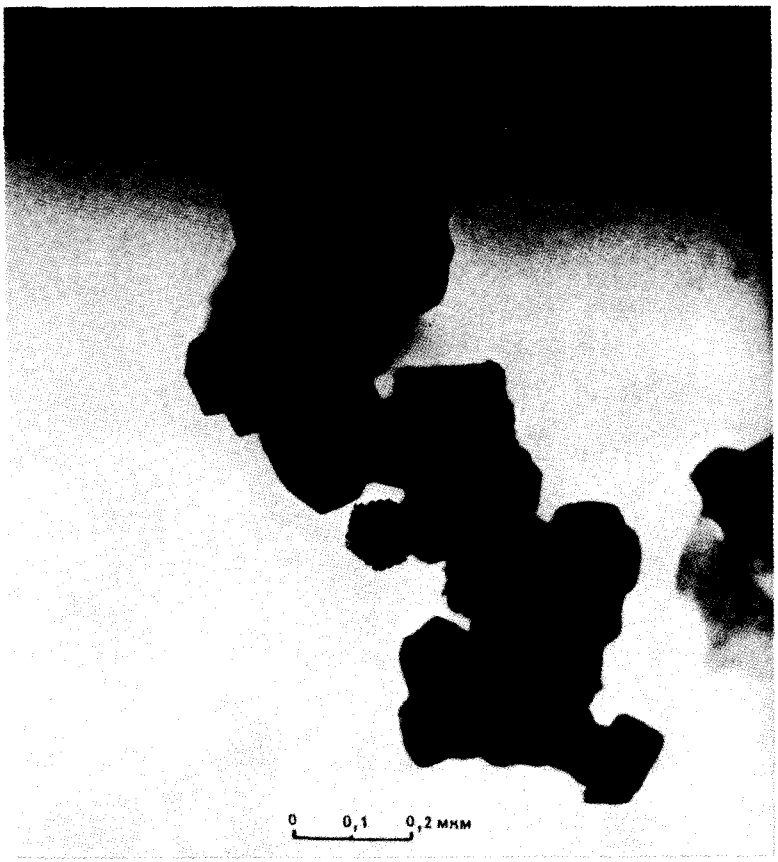


Рис. 36.12. Увеличение 116 000.

природы. Возможны два биологических механизма, прямо или косвенно способствующих этой реакции.

Железобактерии – это хемоавтотрофные микроорганизмы с характерным размером от 1 до 10 мкм. В воде они окисляют ион двухвалентного железа и в результате этой реакции получают энергию. Считается, что в общем случае продуктом этого биологического окисления является гидроксид железа (Ehrlich, 1981). Но, поскольку конечная фаза не была идентифицирована, нельзя исключить и другие варианты.

Другой способ выделения оксида железа из морской воды основан на коагуляции железа в присутствии органического вещества. При этом образуются коллоиды гидроксида аморфного железа или гематит. В эстуариевых обстановках, видимо, в результате действия подобного механизма коагуляции (Hunter, 1983) удаляется из воды большое коли-

Рис. 36.13. Увеличение 348 000. Стрелка указывает на возможную неровность поверхности кристалла – характерную черту псевдогексагональных зерен.

чество железа. Из-за мелкого размера коллоидной фазы (0,45 мкм) ее не удалось идентифицировать (J. Edmond, личное сообщение). Возможность действия этого механизма в морских обстановках не изучена. Биологическое связывание, видимо, влияет на концентрацию Al и Ca в поверхностных водах (Deuser et al., 1983). Короткое время пребывания железа в морской воде позволяет предположить, что механизм биоло-

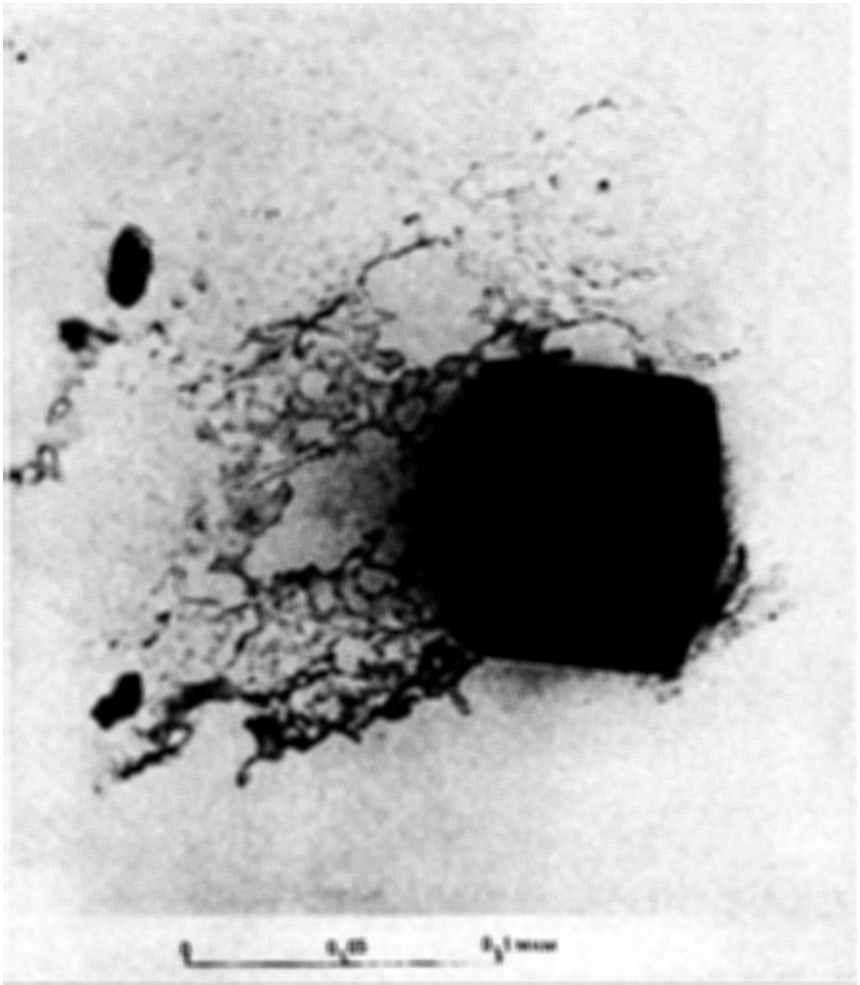


Рис. 36.14. Увеличение 542 000.

гического удаления железа может работать более эффективно. После того как эти коллоиды осядут на границе вода–осадок, изменение Eh в их окружении может привести к тому, что они восстановятся до магнетита (Zen, 1963):

$$6Fe_2O_3 + C_{орг} \rightarrow 4Fe_3O_4 + CO_2.$$

В работах Макерета (MacKereth, 1971) и Томпсона и др. (Thopmson et al., 1980) сообщается о положительной корреляции между содержанием магнетита и органического вещества в озерных осадках. Эта корреляция

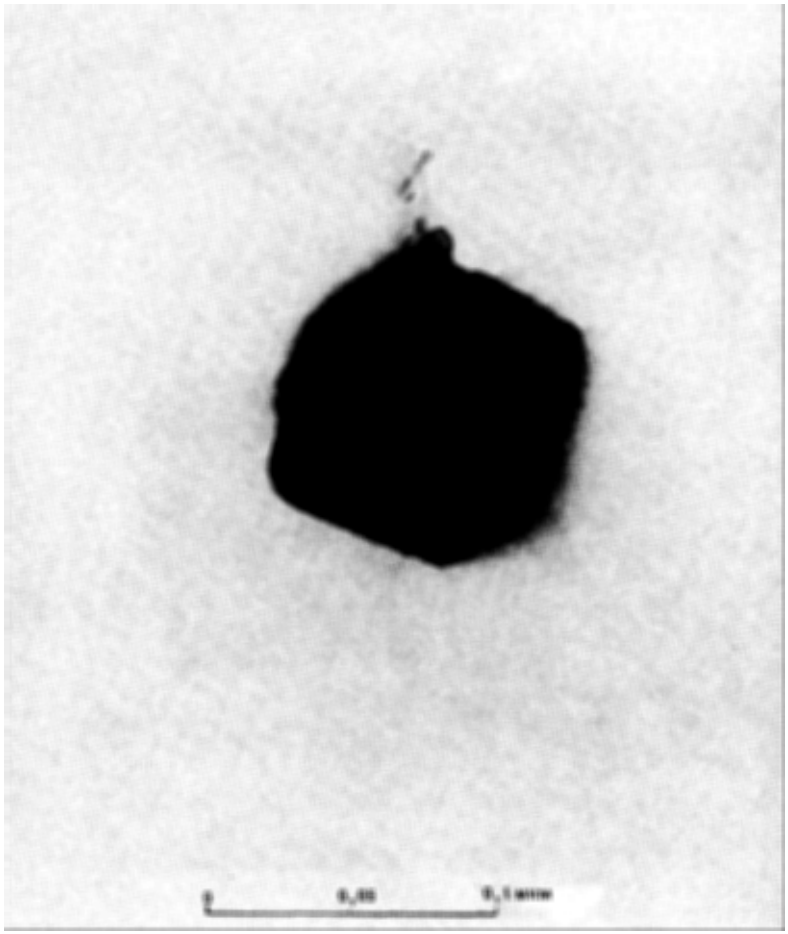


Рис. 36.15. Увеличение 560 000.

объясняется присутствием магнетита независимо от того, как он образовался – при посредстве бактерий или органического катализа.

Наиболее вероятным представителем биогенного магнетита являются зерна типа С. Размер их частично совпадает с типичным размером зерен бактериального магнетита. Нами было замечено, что при некоторых углах обзора при наблюдениях с помощью ПЭМ октаэдрические зерна будут иметь гексагональный вид (рис. 36.12). Если зерна оказывались псевдогексагональными, их поверхность могла быть непрямолинейной или у них обнаруживались асимметричные внутренние яркостные контрасты света. Часть этих зерен имеет черты, позволяющие

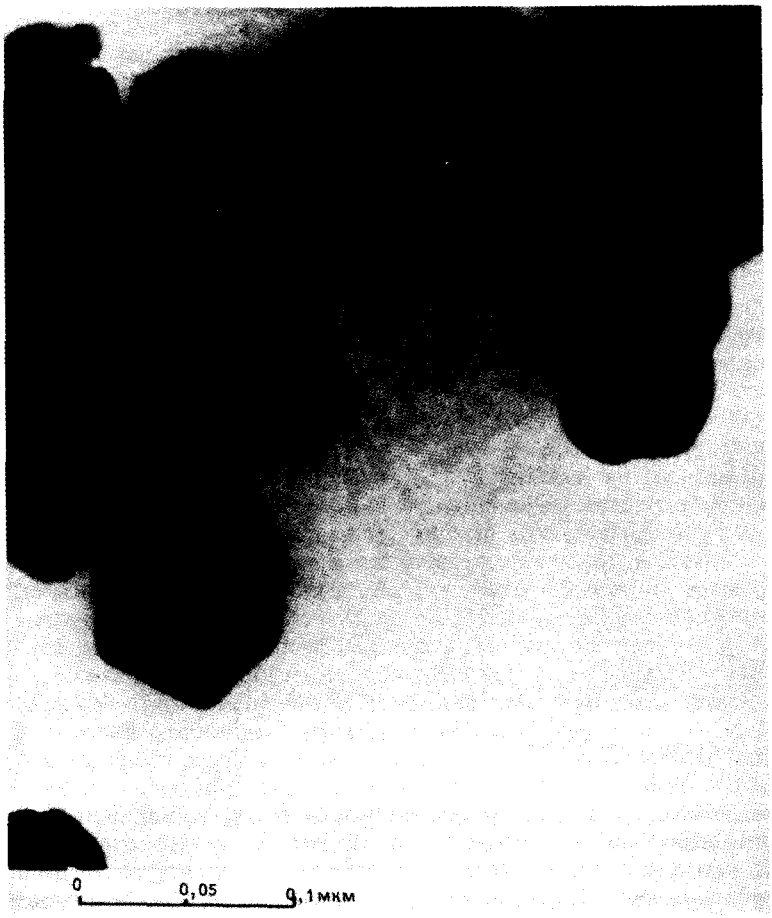


Рис. 36.16. Увеличение 422 000.

предполагать их неорганическое происхождение (рис. 36.13). Другие гексагональные зерна, наблюдаемые при очень большом увеличении (>200,000), характеризуются совершенными гранями кристаллов и симметричными внутренними яркостными контрастами (рис. 36.8, 36.14–36.17). Такие зерна, видимо, непсевдогексагональные.

Хотя биогенная природа этих зерен не подтверждается их морфологией, возможно, в позднемиоценовых осадках северо-западной части Крита содержатся гексагональные частицы однодоменного магнетита. Если эти зерна действительно имеют биогенную природу, их следует отнести к фоссилиям, так же как любые другие остатки организмов. Однако термин «микрофоссилии» вряд ли можно применить к этим

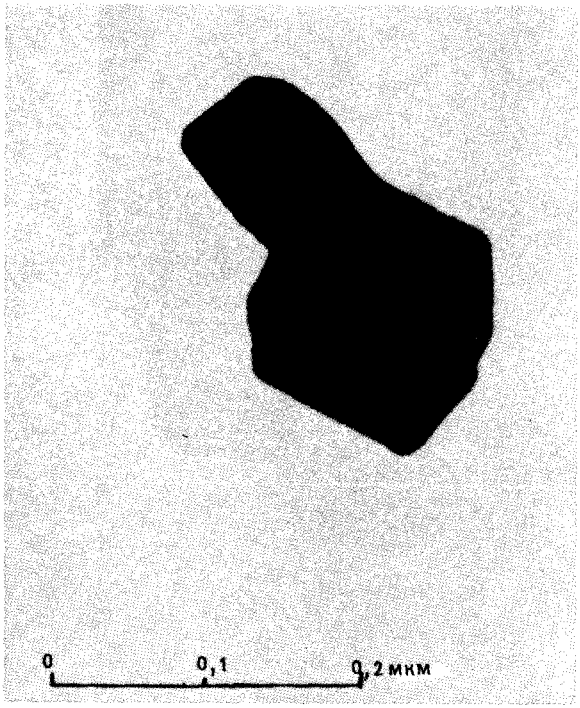


Рис. 36.17. *Увеличение 268 000.*

частицам, поскольку их размер значительно меньше любой микроокаменелости, известной в настоящее время, и оценивается величиной, меньшей, чем длина волны видимой части светового спектра. Термин «нанофоссилии» уже введен для других групп, поэтому мы предлагаем использовать термин «пикофоссилии» для описания любых биогенных объектов такого размера.

Некоторые зерна типа С неотличимы от других редко встречающихся кристаллов магнетита кубической формы (рис. 36.14), которые также, по-видимому, присутствуют в некоторых бактериях (Balkwill et al., 1980). Зерна типа С могут быть либо биогенными, либо аутигенными. Зерна типа А, вероятно, являются продуктом либо микромасштабного окисления, либо растворения первичного биогенного или аутигенного магнетита. После обработки в течение двух дней раствором смеси дитионата и лимонной кислоты продукты поверхностного окисления этих зерен (маггемит?) выщелачиваются, в результате чего образуются пенистые поверхности.

Хотя нам не удалось определить, в результате какого процесса (биогенного или аутигенного) образовалась большая часть магнетита в

Потамидских глинах, важно отметить, что как аутигенез, так и биогенез зависят от активности организмов. Наблюдаемое уменьшение концентрации мелкозернистого магнетита в слоях, соответствующих времени инверсии, может быть связано либо со спадом биологической активности, который был вызван изменениями условий в окружающей среде в это время (незначительное увеличение солнечной радиации, достигающей поверхности Земли, изменения циркуляции в атмосфере и т. д.; Black, 1967; Tarling, 1971), либо с уменьшением количества выделяемого бактериями магнетита (Kirschvink, 1982).

Как показывают результаты исследований Потамидского разреза, размер зерен образца 60, отобранного из слоев, отложенных при нормальной полярности, больше размера зерен образца 45 из того же разреза, но из слоев времени перехода полярности. Приведенные данные противоречат предсказаниям биогенной гипотезы, но, поскольку образец 45 отобран вблизи от железистого слоя (FeII), в нем не могло не отразиться соответствующее изменение распределения размеров зерен во время инверсии. В образцах Скоулоудхинского разреза не наблюдается изменений естественной остаточной намагниченности во время перехода полярности (рис. 36.1). Размер зерен магнетита, выделенного из образца Скоулоудхинского разреза, попадает в диапазон многодоменных зерен. Подобные различия в распределении размеров зерен между нижним Потамидским и Скоулоудхинским разрезами могут быть связаны с изменениями обстановки осадконакопления.

Скоулоудхинский разрез находится в том же бассейне, что и Потамидский (Laj et al., 1982), но латерально он расположен ближе к неритовой формации Фотокадхон (Meulenkamp et al., 1979; Langereis, личное сообщение). Еще более существенным источником магнетита в этой относительно мелководной обстановке мог быть терригенный обломочный материал. Кроме того, возраст осадков обоих разрезов близок к возрасту мессинского кризиса солености в Средиземном море. Возможно, увеличение размеров зерен магнетита в верхнем Потамидском разрезе отражает переход от среды открытого моря к раннемессинскому понижению уровня моря с последующим образованием полузакрытых мелководных заливов (Meulenkamp et al., 1979; Valet et al., 1983; Langereis et al., 1984). Вследствие этого процесса терригенный обломочный материал мог стать преобладающей фазой. Этот вывод подтверждается тем фактом, что эвгедральные зерна магнетита не были обнаружены в образцах 60 и 02A. Истинную взаимосвязь между изменениями в обстановке осадконакопления и наблюдаемыми вариациями размеров зерен магнетита можно было бы определить только путем детального локального анализа осадочных фаций.

7. Заключение

Результаты, приведенные выше, не исключают возможности абиогенной природы магнетита в этих осадках. Однако для некоторых зерен

существуют свидетельства, позволяющие предположить их биологическую природу. Результаты проведенного исследования недостаточны, чтобы определить, является ли бактериальный магнетит преобладающей фазой, как это было предсказано Киршвинком (1982). Мы намечаем исследовать продукты сепарации магнетита из различных типов осадков и осадочных пород для того, чтобы определить распределение размеров и форм зерен обломочного магнетита в различных обстановках разного геологического возраста. В частности, сравнение продуктов сепарации магнетита из пород, содержащих большое количество фоссилий и органического материала (таких, как мергель), и из осадков, имеющих, очевидно, неорганическое происхождение (таких, как лесс), может дать ключ к решению этой проблемы.

Мы можем также использовать этот метод для оценки наличия однодоменного магнетита в качестве первичной компоненты в различных типах горных пород. Это является чрезвычайно важным для палеомагнитных исследований глинистых сланцев и других осадочных пород. Поскольку главные минеральные фазы в глинистых сланцах представлены диагенетическими глинистыми минералами, остаточная намагниченность сланцев может оказаться вторичной. Очевидно, это не относится к Потамидским глинам. Весьма вероятно, что и другие глинистые сланцы первичную остаточную намагниченность приобрели также в процессе биологического осаждения оксида железа. Глинистые сланцы составляют более половины всех осадочных пород и понимание процессов, в результате которых они приобретают остаточную намагниченность, представляется важным с точки зрения изучения палеомагнетизма.

Благодарности. Д-ра Зийдервельд, Ланжере и Лай любезно предоставили образцы для этого исследования. Д-р Ревел способствовал проведению исследований на просвечивающем электронном микроскопе в своей лаборатории, Кен обеспечивал техническое обслуживание ПЭМ. Х. А. Ловенстам, С. М. Аврамик, М. А. С. МакМенамин, К. М. Тоу и Р. Л. Эдвардс во время подготовки этой статьи оказали помощь ценными замечаниями и предложениями. Это исследование частично финансировалось Национальным научным фондом Grant EAR 81-21377. This is Contribution No. 3913 from the Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology.

Литература

Balkwill D. L., Maratea D., Blakemore R. P. (1980). Ultrastructure of a magnetotactic spirillum, J. Bacteriol., **141**, 1399–1408.

Berner R. A. (1964). Stability fields of the iron mineral in anaerobic marine sediments, J. Geol., **72**, 826–834.

Blake D. J. (1967). Cosmic ray effects and foraminifera extinctions at geomagnetic field reversals, Earth Planet. Sci. Lett., **3**, 225–236.

Blakemore R. P. (1975). Magnetotactic bacteria, Science, **190**, 377–379.

Blakemore R. P., Frankel R. B., Kalmijn Ad. J. (1980). South-seeking magnetotactic bacteria in the Southern Hemisphere, Nature, **286**, 384–385.

Bogue S. W., Coe R. S., (1982). Successive paleomagnetic reversal records from Kawai, Nature, **295**, 399–401.

Butler R. R., Banerjee S. K. (1975). Theoretical single-domain grain size range in magnetite and titanomagnetite, J. Geophys. Res., **80**, 4049–4058.

Carpenter R., Johnson H. P., Johnson, Twiss E. S. (1972). Thermomagnetic behavior of manganese nodules, J. Geophys. Res., **77**, 7163–7177.

Castaing R., Frederickson K. (1958). Analyses of cosmic spherules with an X-ray microanalyse, Geochim. Cosmochim. Acta, **14**, 114–117.

Chester R., Aston S. R., 1976. The geochemistry of deep sea sediments. In: Chemical Oceanography, Vol. 6 (J. P. Riley and R. Chester, eds.), Academic Press, New York, pp. 281–390.

Cisowski S. (1981). Interacting vs. non-interacting single domain behavior in natural and synthetic samples, Phys. Earth Planet Inter. **26**, 56–62.

Deuser W. G., Brewer P. G., Jichells T. D., Commean R. F. (1983). Biological control of the removal of abiogenic particles from the surface sea, Science, **219**, 388–391.

Doyle L. J., Thomas L. H., Betzer P. R. (1976). Black magnetic spherule fallout in the eastern Gulf of Mexico, Science, **197**, 1157–1159.

Drooger C. W., Meulenkamp J. E., Langereis C. G., Wonders A. A. H., Van der Zwaan G. J., Drooger M. M., Raju D. S. N., Doeven P. H., Zachariasse W. J., Schmidt R. R., Zijderveld J. D. A., 1979. Problems of detailed biostratigraphic and magneto-stratigraphic correlation in the Potamida and Apostoli sections of the Creten Neogene, Utrecht Micropaleontol. Bull., 21.

Ehrlich H. L., 1982. Geomicrobiology, Dekker, New York.

Ensley R. A., Verosub K. L. (1982). A magnetostratigraphic study of the sediments of the Ridge Basin, Southern California and its tectonic and sedimentologic implications, Earth Planet. Sci. Lett., **59**, 192–207.

Evans M. E., Wayman M. L. (1970). An investigation of small magnetic particles by means of electron microscopy, Earth Planet. Sci. Lett., **9**, 365–370.

Evans M. E., McElhinny M. W., Gifford A. C. (1968). Single domain magnetite and high coercivities in a gabbroic intrusion, Earth Planet. Sci. Lett., **4**, 142–146.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in fresh-water magnetotactic bacteria, Science, **203**, 1355–1356.

Fyfe W. S., Lonsdale P., 1981. Ocean floor hydrothermal activity. In: The Sea, Vol. 7 (C. Emiliani, ed.), John Wiley and Sons, New York, pp. 589–638.

Garrels R. M., Christ C. L., 1965. Solutions, Minerals and Equilibria, Harper and Row, New York.

Geissman J. W., Newberry N. G., Peacor D. R. (1983). Discrete single-domain and pseudo-single-domain titanomagnetite particles in silicic glass of an ash-flow tuff, Can. J. Earth Sci., **20**, 334–338.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence, Science, **201**, 1026–1028.

Hackett J. P., Bischoff J. L. (1973). New data on the stratigraphy, extent and geologic history of the Red Sea geothermal deposits, Econ. Geol., **68**, 563–584.

Harrison C. G. A., Peterson M. N. A. (1965). A magnetic mineral from the Indian Ocean, Am. Mineral., **50**, 704–713.

Henshaw P. C., Merrill R. T. (1980). Magnetic and chemical changes in marine sediments, Rev. Geophys. Space Phys., **18**, 483–505.

Hunter K. A. (1983). On the estuarine mixing of dissolved substances in relation to colloid stability and surface properties, Geochim. Cosmochim. Acta, **47**, 467–474.

Johnson H. P., Lowrie P., Kent D. V. (1975). Stability of anhysteretic remanent magnetization in fine and coarse magnetite and maghemite particles, Geophys. J. R. Astron. Soc., **41**, 1–10.

Kirschvink J. L., 1981a. Biogenic magnetite (Fe_3O_4): A ferrimagnetic mineral in bacteria, animals, and man, In: Ferrites: Proceedings of the International Conference Japan, 1980, pp. 135–137.

Kirschvink J. L. (1981b). A rapid, non-acidic chemical demagnetization technique for dissolving ferric minerals, Eos, **62**, 848.

Kirschvink J. L. (1982). Paleomagnetic evidence for fossil biogenic magnetite in western Crete, Earth Planet. Sci. Lett., **59**, 388–392.

Kirschvink J. L., Gould J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field sensitivity in animals, BioSystems, **13**, 181–201.

Kirschvink J. L., Lowenstam H. A. (1979). Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic and biologic implications of organic magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **44**, 193–204.

Laj C., Jamet M., Sorel D., Valente J. P. (1982). First paleomagnetic results from Mio-Pliocene series of the Hellenic sedimentary arc, Technophysics, **86**, 45–67.

Langereis C. G. (1979). An attempt to correlate two adjacent Tortonian marine clay in western Crete using magnetostratigraphic methods, Utrecht Micropaleontol. Bull., **21**, 193–214.

Langereis C. G., Zachariasse W. J., Zijderveld J. D. A. (1984). Late Miocene magnetobiostratigraphy of Crete, Mar. Micropaleontol., **8**, 261–281.

Lins de Barros H. G. P., Esquivel D. M. S., Danon J., Oliveira L. P. H., 1981. Magnetotactic algae, Acad. Bras. Cienc. Notas Fis. CBPF-NP-048/81.

Lovlie R. W., Lowrie W., Jacobs M. (1971). Magnetic properties and mineralogy of four deep-sea cores, Earth Planet. Sci. Lett., **15**, 157–162.

Lowenstam H. A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora), Geol. Soc. Am. Bull., **73**, 435–438.

Lowenstam H. A., Weiner S., 1982. Mineralization by organisms and the evolution of biomineralization. In: Biomineralization and Biological Metal Accumulation (P. Westbroek and E. D. de Jong, eds.), Reidel, Dordrecht, pp. 191–203.

Lowrie W., Heller F. (1982). Magnetic properties of marine limestones, Rev. Geophys. Space Phys., **20**, 171–192.

McCabe C., Van der Voo R., Peacor D. R., Scotese C. R., Freeman R. (1983). Diagenetic magnetite carries ancient yet secondary remanence in some Paleozoic sedimentary carbonates, Geology, **11**, 221–223.

Mackereth F. H. J. (1971). On the variation in direction of the horizontal component of remanent magnetism in lake sediments, Earth Planet. Sci. Lett., **24**, 414–418.

Mehra O. P., Jackson M. L. (1960). Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite–citrate system buffered with sodium bicarbonate, Clays Clay Miner, **7**, 317–327.

Meulenkamp J. E., Jonkers A., Spaak P., 1979. Late Miocene to early Piocene development of Crete. In: VI Colloquium on the Geology of the Aegean Region, pp. 138–149.

Özdemir Ö., Banerjee S. K. (1982). A preliminary magnetic study of soil samples from west-central Minnesota, Earth Planet. Sci. Lett., **59**, 393–403.

Schwertmann U., Taylor R. M., 1977. Iron oxides. In: Minerals is Soil Environments (J. B. Dixon and S. B. Weed, eds.), American Society of Agronomy, Madison, Wisc., pp. 145–180.

Shanks W. C., III, Bischoff J. L., Rosenbauer R. J. (1981). Seawater sulfate reduction and sulfur isotope fractionation in basaltic systems: Interaction of seawater with fayalite and magnetite at 200–350°C, Geochim. Cosmochim. Acta, **45**, 1977–1995.

Smith P. P. K. (1979). The identification of single-domain titanomagnetite particles by means of transmission electron microscopy, Can. J. Earth Sci., **16**, 375–379.

Stober J. C., Thompson R. (1979). Magnetic remanence acquisition in Finnish lake sediments, Geophys. J. R. Astron. Soc., **57**, 727–739.

Sugimoto T., Matijević E. (1980). Formation of uniform spherical magnetite particles by crystallization from ferrous hydroxide gels, J. Colloid Interface Sci., **74**, 227–243.

Tarling D. H., 1971. Principles and Applications of Paleomagnetism, Chapman and Hall, London.

Towe K. M., Moench T. T. (1981). Electron-optical characterization of bacterial magnetite, Earth Planet. Sci. Lett., **52**, 213–220.

Thompson R., Bloemendal J., Dearing J. A., Oldfield F., Rummery T. A., Stober J. C., Turner G. M. (1980). Environmental applications of magnetic measurements, Science, **207**, 481–486.

Valet J. P., Laj C. (1981). Paleomagnetic record of two successive Miocene geomagnetic reversal in western Crete, Earth Planet. Sci. Lett., **54**, 53–63.

Valet J. P., Laj C., Langereis C. G. (1983). A study of the two different R–N geomagnetic reversals recorded at the same site, Nature, **304**, 330–332.

Verosub K. L. (1977). Depositional and postdepositional processes in the magnetization of sediments, Rev. Geophys. Space Phys., **15**, 129–142.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L. (1979). Pigeons have magnets, Science, **205**, 1027–1029.

Walker M. M., Dizon A. E. (1981). Identification of magnetite in Tuna, Eos, **62**, 850.

Zachariasse W. J. (1979). Planktonic foraminifera from section Potamida. I. Taxonomic and phyletic aspects of keeled globorotaliids and some paleoenvironmental estimates, Utrecht Micropaleontol. Bull., **21**, 129–166.

Zen E. (1963). Components, phases, and criteria of chemical equilibrium in rocks, Am. J. Sci., **261**, 919–942.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Acanthochites fascicularis II: 95
– *communis* II: 90
Apis mellifera I: 253
Apodemus agrarius II: 314
– *flavicollis* II: 312
– *sylvaticus* II: 273, 308, 312
Aquaspirillum magnetotacticum II: 18, 22, 23, 24, 27, 28, 53, 61, 64, 65, 68, 71, 72, 76, 79, 81, 82
Artemia salina II: 125
Asclepias II: 177
– *humistrata* II: 181
Azotobacter II: 18

Balanus II: 127, 140, 143
– *amphitrite niveus* II: 129, 136, 139, 142
– *eburneus* II: 125, 129, 136, 139, 142
Blarina brevicauda II: 273, 274, 275
Bombus sp. I: 253, 256
Bulla II: 94

Callithrix jacchus II: 330
Caretta caretta II: 221
Cavia porcellus II: 334
Chelonia mydas I: 217; II: 220, 226
Chlamidomonas II: 36, 41
Clathrocyclas bicornis I: 121
Clethrionomys glareolus II: 312
Clupeiformes II: 199
Columba livia II: 233
Coryphaenidae II: 199
Crustacea II: 123, 125, 139
Cryptochiton II: 89
– *stelleri* I: 50; II: 87, 90, 91, 97, 116

Danaidae II: 176
Danaus gilippus II: 183, 184
– *philene* II: 183, 184
– *plexippus* II: 176, 177, 179, 181, 183, 184, 185, 186
Daphnia magna II: 125
Delphinus II: 296, 298
– *delphis* II: 279, 289
Desulfovibrio II: 474
Drosophila melanogaster II: 143
Druppatractus acquilonius I: 121

Edicara I: 26
Engraulidae II: 199
Engraulis mordax II: 199

Eptesicus fuscus II: 272, 273, 274, 275, 276
Erithacus rubecula II: 247
Escherichia coli II: 19, 28
Eucyrtidium calvertense I: 121
– *matuyamai* I: 121

Ficedula hypoleuca II: 249

Geitleria I: 20
Globicephala II: 300

Haminea II: 94

Larus delawarensis II: 246
Lasiurus borealis II: 273, 274
– *seminolus* II: 273, 274
Lepidochitona (Cyanoplax) hartwegii II: 88, 92, 93, 95, 96, 116, 117
Lepidopleurus sp. I: 50
Lepidoptera II: 176
Leptotrix I: 20
Lycorea cleobea II: 183, 184
Lymnaea stagnalis II: 94

Macaira nigricans I: 212; II: 199
Masocricetus auratus II: 307
Megaptera II: 293, 297, 298
– *novaeangliae* II: 279, 292
Meriones unguiculatus II: 308, 313
Microtus pennsylvanicus II: 314
Molpadia intermedia I: 23; II: 18, 20
Mopalia II: 89
– *muscosa* II: 88, 95, 96, 98, 117
Mus musculus II: 273, 274, 307, 326
Myotis lucifugus II: 273, 274
Noctua pronuba II: 176
Notophthalmus viridescens II: 217

Oncorhynchus tschawytscha II: 199

Palaemonetes II: 127, 131
– *pugio* II: 139, 142, 144
Panulirus argus II: 126, 141
Passerculus sandwichensis II: 249
Passerina cyanea II: 248
Penaeus II: 127, 128, 131, 132, 140, 142, 143
– *aztecus* II: 127, 131, 132, 133, 135, 138, 139, 142, 143, 144
– *duorarum* II: 127, 128

– *setiferus* II: 127
Perciformes II: 199
Phocoenoides II: 292, 297, 298
– *dalli* II: 279, 294, 295
Phycomyces II: 18
Proteus mirabilis II: 19
Pterocanium prismatium I: 121

Rattus norvegicus II: 307

Saimiri sciureus II: 343
Salmonidae II: 199
Salmoniformes II: 199
Salmo salar II: 207
Sarda orientalis II: 199, 202
Scomber japonicus II: 202
– sp. II: 199
Scombridae II: 199
Spermophilus tridecemlineatus II: 314
Sturnus vulgaris II: 235
Stylatractus universus I: 121
Sylvia atricapilla II: 249
– *borin* II: 248
– *communis* II: 248

Talitrus saltator II: 126
Thiobacillus II: 474
Thunnus alalunga II: 199
– *albacares* I: 216; II: 199
– *obesus* II: 199
Treakis semifaciata II: 283
Tursiops II: 283, 297, 298
– *truncatus* II: 279, 282, 293

Uca pugilator II: 125
– *pugnax* II: 125
Urolophus halleri II: 189

Xiphias gladius II: 207

Ziphius II: 293, 297, 298
– *cavirostris* II: 279, 290
Zonotrichia leucophrys II: 263

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Автобусные опыты II: 352–359, 368, 388–403, 408–417, 435–445, 446–449
––гипотезы II: 395, 398, 399, 400, 402, 415
Амилацетат I: 229
Амфибии I: 319; II: 215, 216–220, 231
Анатомические исследования II: 287–289, 297
Анизотропия магнитная I: 35, 38, 39, 43, 58, 59, 196–197
–магнитокристаллическая I: 38, 39, 41
––коэффициенты I: 35
––энергия I: 43
Антиферромагнетики I: 193, 194, 196

Бабочки данаиды I: 217; II: 177, 178, 181, 182, 184, 185, 186
––намагниченность II: 176, 178, 180, 181, 182, 183, 186
Бактерии II: 21, 23, 32, 36, 37, 38, 39, 41, 45, 52, 53, 190, 209, 287, 452, 482
–кокковидные II: 38, 40, 45, 52
–магниточувствительные (магнитотаксические) I: 13, 20, 25, 28, 64, 319, 320, 321, 329, 330; II: 38, 41, 43, 45, 190, 209, 210, 287, 453, 480, 482
–плотность естественной популяции II: 480
Бактериоферритин I: 15, 16; II: 18
Белки железосодержащие I: 25
Биогенная остаточная (биоостаточная) намагниченность (BRM) I: 95
Биологические часы I: 64, 125, 130, 132; II: 236, 237, 243
Биоминерализация (минерализация биоиндуцированная) I: 13, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 25, 221, 222; II: 23, 191, 209, 210
–опосредованная органическим остовом (матриксом) I: 16, 17, 18, 19, 20, 25, 26, 27–28; II: 210
–продукты II: 17–21, 23, 28, 83
–точечная I: 19, 26
Биосинтез I: 25
Больцмана распределение I: 320, 325, 330
Брэгга закон I: 239
Брэгга угол I: 236

Водоросли зеленые II: 36, 41
–«компасные» органеллы I: 319, 321
–магниточувствительные (магнитотаксические) I: 319, 320, 331; II: 41, 209
Времена реверсии II: 49, 51, 53, 54
Выброс китообразных на сушу II: 280–282, 300

Гелий жидкий I: 177–180
Гельмгольца катушка I: 268; II: 36, 242, 247, 334
Гематит I: 36, 145, 214; II: 14, 204, 484
Гемоглобин I: 23; II: 272, 275
Геомагнитное поле I: 63–144, 210, 319, 323, 328; II: 31, 32, 34, 52, 53, 54, 161, 163, 165, 166, 172, 196, 207, 239, 240, 242, 243, 244, 247, 257, 480
––атмосферное динамо I: 126, 128
––вековые вариации I: 75–80, 86, 102, 104
––виртуальный геомагнитный полюс (ВГП) I: 96, 97, 98
––влияние на биологические объекты I: 63–65, 134, 135
––––––часы I: 64, 125, 130, 132
––возраст I: 63, 93
––геодинамо I: 90–93, 96
––геомагнитная ось I: 88
––геомагнитные индексы I: 135–138
–––полюса I: 88, 96, 97
–––широты и долготы I: 88
––геомагнитный экватор I: 84, 88
––гипотеза осевого геоцентрического диполя I: 71, 83–88, 96–110
––главное I: 86
––градиенты II: 193, 207
––изогоны I: 75
––изодинамо I: 75
––инверсии I: 107–125; II: 503
––интервал полярности I: 109
––кажущаяся траектория миграции полюса (КТМП) I: 101

– – конфигурация I: 83–88, 94–103
– – коэффициенты *Гаусса* I: 85, 86, 88
– – магнитные аномалии I: 80, 81, 82, 83, 325, 341–344; II: 34, 188, 255, 256, 258, 260
– – – бури I: 132, 133–134; II: 188, 254, 255, 258, 344
– – полюса I: 75, 88
– – магнитный экватор I: 75
– – магнитосфера I: 125–127
– – момент виртуального диполя I: 96
– – наклонение I: 69, 70, 74, 98; II: 32, 193, 207
– – напряженность I: 72, 75, 323, 324; II: 243
– – – палеомагнитного поля I: 103–106
– – палеомагнитные данные I: 94, 95, 99–106
– – – полюса I: 98, 99, 100, 101, 102
– – переходы полярности II: 481, 487, 503
– – происхождение I: 88–93
– – склонение I: 69, 70, 73, 323, 324; II: 32, 193
– – суточные вариации I: 124–133; II: 164, 165
– – хронологическая шкала полярности I: 107, 108, 111, 112, 114
Гипотеза осевого геоцентрического диполя I: 97, 99
Гистологические исследования II: 327–334
Голуби I: 209, 216, 304, 319, 323, 324, 327, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 344; II: 31, 35, 188, 190, 202, 237
– и магнитные аномалии I: 325, 341, 342; II: 255, 256, 258
– – – бури II: 254, 255, 258
– отложения магнетита II: 262
– хоминг (инстинкт поиска дома) I: 304, 335–344; 31, 188, 233–234, 238, 239–246, 255, 258, 260–261
Градиентометры I: 183–187, 191, 194
Грызуны II: 285, 297, 301, 306–337, 363–364
– поведение под влиянием магнитного поля II: 306–324, 334–335, 336

Дельфины II: 35, 279, 282–287, 289–290, 296, 298
– афолина II: 279, 282–287, 293–294, 298
– выработка условного рефлекса II: 283–287, 300–301
Джозефсона контакт I: 151, 152, 156
– уравнения I: 156
Диамагнетизм I: 192, 193
Дипольная гипотеза I: 96
Доменная стенка I: 40
Доменные магнитные состояния I: 39–50. *См. также* Многодоменное состояние, Однодоменное состояние
Домены, теория I: 39–42

Железо в белках I: 25
– внутриклеточная локализация I: 247, 249, 250–253, 260–261
– гидроксиды I: 228, 234, 249; II: 17, 26
– запасание в организмах I: 221; II: 210
– оксиды I: 25, 145, 218, 247, 248; II: 14
– ферменты II: 482

Зарянка, ориентация II: 247–248, 249
Загрязнение электронного пучка I: 237–238
Загрязнения магнитные I: 210, 214, 215, 221, 222; II: 131, 191, 198, 199, 203, 288, 291, 293, 299, 301
– химические I: 238

Изотропия магнитная I: 35, 58
Инерционная гипотеза II: 446
– навигация I: 304; II: 443
Инерционное чувство II: 350, 443, 449
Инструменты немагнитные I: 211, 215, 227

Кальцит I: 20, 22; II: 483
Катушка для размагничивания переносная I: 274, 276, 277, 278, 283, 284, 285, 286, 287, 289, 290

– индукционная I: 297, 303
– – создание переменного магнитного поля I: 272, 273, 276, 277, 283, 290
Квант потока I: 150, 154
Квантование магнитного потока I: 150, 155
Китообразные I: 212, 216; II: 278–302
– мозг II: 288, 289–296, 297, 298, 301
Коллоиды, электронная дифракция I: 239
Компас I: 319, 321, 323, 326; II: 31, 32, 315
– аксиальный магнитный I: 322
– геомагнитный II: 242, 246, 248, 257, 311, 314, 320, 324
– звездный I: 323; II: 236, 247
– магнитный II: 188, 207, 238, 243, 247, 248, 250, 251
– органеллы I: 319, 321, 327
– солнечный I: 322, 323; II: 236, 242, 243, 314
– у бактерий I: 319, 320
Компасная ориентация у птиц II: 356
– – – человека II: 345, 346–351, 361, 365, 367, 368
– – – – опыты с вращающимся креслом II: 346–351, 365, 368, 428–432, 445–446, 449
«Компасное чувство» I: 336–338; II: 249, 363
Коэрцитивная сила I: 36, 42, 43, 44, 46, 47, 48, 50, 198, 199, 201, 214; II: 291, 292, 293, 294, 297
– – спектр I: 213, 214
Коэрцитивность I: 42, 46, 47, 199, 201; II: 197, 202, 297, 298, 299
– спектр II: 326, 327
– остаточная I: 201
Креветки, магнитные свойства II: 131–136, 139–141, 142, 143–144
– миграция II: 127–128, 143
Кровь позвоночных I: 23, 328
– хитонов I: 24
Куперовские пары I: 151

Лаборатории для биомагнитных исследований I: 211, 263–266, 288–289
Ланжевена теория парамагнетизма I: 307, 308, 311
– функция I: 43, 275, 311, 330; II: 51
Летучие мыши, остаточная намагниченность II: 271–277
Лозоходцы II: 342, 345–346, 359–360, 368, 371
Лоренцини ампулы I: 293, 296, 299
Лосось I: 319; II: 199, 207, 209
Лоури – Фуллера критерий II: 494

Маггемит I: 32, 36, 145, 219; II: 15, 204, 484, 502
Магнетит I: 13–14, 16, 19, 28, 32, 34–36, 37, 39, 45, 48, 53–55, 56–59, 242, 306, 307, 308–312, 330–331; II: 15, 34, 37, 42, 43, 51, 262, 263, 264, 287, 289, 290, 301, 362, 364, 452, 464, 466, 468, 469, 470, 471, 473, 480, 482, 484–504
– бактериальный I: 28, 331; II: 58–84, 452, 453, 454–455, 458, 470, 471, 473, 492–493, 500, 504
– – зародыши кристаллизации II: 76–77
– – кристаллы II: 64–75, 77–78
– – магниточувствительные кокковидные клетки II: 61, 62, 63, 67–71, 73–75, 77, 79, 82
– – просвечивающая электронная микроскопия высокого разрешения (ПЭМВР) II: 59–60, 62–64, 71–75
– – пространственная регуляция II: 78–79
– – структурный контроль II: 82–83
– – химическая регуляция II: 79–82
– биогенный I: 209, 210, 211, 213, 216–220, 221–223, 224, 328, 330–331; II: 87, 206, 209, 210, 473, 480, 481, 489, 494, 495, 502
– – ископаемый II: 480, 481, 494, 495, 502
– биоминерализация I: 16, 19, 25, 28, 221, 330; II: 17–21, 75, 76, 82, 83, 87, 95, 98, 115, 117, 119, 120, 191, 209, 210
– биосинтез II: 75–83

– выделение I: 216; II: 484–487
– геологический I: 210, 218, 221, 222; II: 209
– гипотеза магниторецепции I: 220, 221, 306–317, 331
– *изотропная точка* I: 216
– и магнитные отложения в тканях животных II: 325–334
– – нервная система I: 326
– как проводник I: 303
– – ферримагнетик I: 36–38
– коэрцитивность II: 202, 206
– многодоменное состояние I: 40, 41, 44, 50, 57, 58, 201, 205, 210, 214, 216, 329; II: 204, 289, 290, 298, 488, 489, 494, 503
– однодоменное состояние I: 40, 41, 42, 44, 45, 49, 50, 52, 53, 56, 57, 59, 201, 205, 210, 214, 216, 220, 221, 323; II: 34, 42, 167, 168, 173, 196, 202, 206, 208, 293, 297, 481, 482, 487, 488, 489, 493, 494, 496
– псевдооднодоменное состояние (PSD) I: 40, 42–43, 44, 50, 57; II: 494
– синтетический I: 210, 218, 222; II: 204, 494
– спектр коэрцитивных сил I: 213–214
– суперпарамагнитное состояние I: 40, 44, 46, 50, 54, 57, 58, 59; II: 170, 173, 489
– температура *Кюри* I: 216
– у морских черепах II: 226–231
– – ракообразных II: 140, 142, 144
– – тунцов I: 300; II: 191, 202, 204, 205, 208, 209
– – хитонов I: 227, 330; II: 87, 106, 117, 480. *См. также* Хитоны
Магнитная восприимчивость I: 193, 194, 196, 197, 204
– – температурная зависимость I: 194
– гранулометрия I: 56–59, 201–205
– карта, гипотеза I: 338–346; II: 235, 239, 252, 256, 257, 258
– проницаемость I: 263, 264, 266, 267, 271, 272, 275, 276
Магнитное взаимодействие I: 201, 202; II: 51, 53, 54
– поле I: 239, 323, 327; II: 32, 36, 38, 41, 45, 51, 53, 216, 221. *См. также* Геомагнитное поле
– – влияние на поведенческие реакции II: 125–126, 143
– – – – рост ракообразных II: 124–125, 143
– – – – физиологические процессы II: 306–307, 331, 334–336, 343–344
– – градиент II: 194, 217
– – единицы измерения I: 70–71
– – измерение I: 147–148, 153–154, 182–190, 191, 299–303
– – и индуцированное электрическое поле I: 65–68
– – – поведение пчел I: 328, 330
– – искусственно измененное II: 217, 218, 221–225
– – ориентация у микроорганизмов II: 39, 41
– – стимулы II: 189, 192, 195, 217, 222, 224, 225, 286, 287
– экранирование I: 263–290
– – динамическое I: 268
– – магнитостатическое I: 264, 268–281, 289
– – электромагнитное I: 267, 268, 281
– – электростатическое I: 266–267, 268
Магнитные аномалии I: 80, 81, 82, 83, 325, 341–344; II: 34, 188, 255, 256, 258, 260
– бури I: 127, 338–340; II: 188, 254, 255, 258, 344
– включения в биологических объектах, идентификация и характеристика I: 197–206
– домены I: 40, 275, 276, 283, 287. *См. также* Многодоменное состояние, Однодоменное состояние
– – теория I: 32, 39–42
– загрязнения I: 210, 211, 212, 215, 221, 222; II: 131, 191, 198, 199, 203, 288, 291, 293, 299, 301
– материалы I: 269, 272, 296
– отложения в тканях грызунов II:

327–334, 364
––––приматов II: 362–364
Магнитный гистерезис I: 198–199, 205
–диполь I: 83, 84, 86, 88, 97, 98, 101, 269, 270, 271; II: 33, 51
–момент I: 209–210, 213, 214, 215, 270, 271, 323, 325, 329, 330, 331; II: 34, 36, 37, 38, 49, 50, 53, 196, 197, 200, 209
Магнитометр сверхпроводящий II: 130
Магнитометрические исследования I: 211–216; II: 130–138, 225, 226, 231, 325–327, 332, 362
Магнитометры I: 182–190, 211–214, 324; II: 130, 185, 196. *См. также* Сквид-магнитометры
Магниторецепторы II: 167, 279, 324, 330, 331, 332, 336, 359–368
–на основе магнетита I: 306–316, 319–331; II: 168, 172, 173, 191, 209
––––время отклика I: 308–319
Магниторецепция I: 210, 216, 220, 221, 316; II: 147, 165–166, 186, 188, 189, 190, 191, 208, 209, 215, 221–225, 231, 259, 261, 263, 278, 282, 287, 300, 306, 317, 337, 368
–влияние магнитов II: 350–351, 357–359, 369, 437–438, 446–448
–гипотеза биологической сверхпроводимости II: 190
––оптической накачки II: 190, 209
––основанная на использовании магнетита I: 220, 221, 292, 306–317, 331; II: 263
––ферромагнитного механизма I: 292, 306–317, 321; II: 190, 200, 207, 208, 209
––электромагнитной индукции I: 296–304; II: 190, 209
––––ограничения I: 293–304
–у грызунов II: 307–324
––морских черепах II: 221–225
––пчел II: 165–166
––человека и обезьян II: 340, 342, 343, 344–359, 369, 371, 446, 449
–шум I: 294–296
Магнитосомы I: 16; 11: 22, 23, 34, 43, 61
Магнитостатический экран I: 264, 268, 278, 281
Магнитострикция I: 38, 39
Магнитотаксис (магниточувствительность) у бактерий II: 21–22, 45, 51, 52, 190, 210, 262, 364
Магнитоэкранированные комнаты I: 263–290
––конструирование I: 276–289
Миграция I: 14, 334–246; II: 278, 279, 281–282
–птиц II: 233, 247–252, 411
–средняя скорость II: 36, 51
Микроорганизмы II: 36, 37, 39, 41, 44, 45, 46, 50, 51, 52–54
–магниточувствительные II: 34, 41, 42, 43, 45, 48, 51
–хемоавтотрофные II: 497
Микроскопия световая I: 247–249, 254–255; II: 34, 36, 38, 45, 49
Минимальный воспринимаемый сигнал I: 298
Многодоменное состояние I: 39–50, 57, 58, 201, 203, 205, 210, 214, 216, 329; II: 204, 289, 290, 298, 488, 489, 494, 503
Моделирование, метод Монте-Карло II: 341, 405, 415, 440
Мозг китообразных II: 288, 289–296, 297, 298, 301
–позвоночных, твердая оболочка (dura mater) I: 217, 220; II: 208, 226–230, 288, 293, 294, 295, 297, 298, 301, 302
Мю-металл I: 264, 265, 267, 268, 279, 289

Навигация I: 304, 321, 322, 334–336; II: 233–265, 278–279, 287, 300, 311, 312, 426
–инерционная I: 304; II: 443
–«компасное чувство» I: 336–338
–у птиц II: 233–265, 443
––человека II: 383–386, 435–449
–«чувство карты» I: 304, 322–324, 325,

338–344; II: 263
Намагниченность I: 197, 198, 199, 201, 204, 41, 43, II: 134, 139, 143, 178, 180, 181, 183, 184, 186, 199, 271, 275, 291, 293, 462
– насыщения I: 36–38, 43, 198, 199, 200–201; II: 37, 140, 293, 296, 455, 459, 460, 462–465, 470
– остаточная I: 50–56, 89, 145, 198, 201, 202, 203, 204, 216, 264, 265, 266, 268, 272, 274, 276, 277, 282, 283, 285, 287, 289, 290; II: 123, 130, 131, 185, 201, 203, 204, 226, 263, 271, 272, 299, 362, 460, 462, 481, 488, 493, 504
– – биогенная (биоостаточная; BRM) I: 95; II: 124
– – времена релаксации I: 285
– – естественная (NRM) I: 94, 95, 96, 99, 104, 107, 109, 212, 213; II: 131, 132, 134, 136, 138, 139, 144, 180, 183, 196, 200, 272, 275, 289, 295, 296, 325, 455, 459
– – идеальная (безгистерезисная; ARM) I: 51–53, 56, 203, 282, 283, 286; II: 481, 483
– – нормальная (изотермическая; IRM) I: 50–51; II: 132, 140, 141, 180, 181, 183, 184, 202, 325, 334, 461, 462, 481
– при изотермическом насыщении (SIRM) I: 50, 51, 212, 215, 216; II: 131, 132, 134, 136, 138, 139, 144, 196, 200, 226, 272, 275, 291, 293, 296, 325, 326, 362, 481, 487
– – седиментационная (DRM) I: 32, 55, 94, 95
– – химическая (CRM) I: 53–55, 95
– термоостаточная (TRM) I: 53, 55–56, 57, 94, 103, 104
Намагничивание II: 134, 135, 137, 197, 275, 292
– в переменном магнитном поле II: 144
– – постоянном магнитном поле I: 201, 202; II: 326–327
– интенсивность II: 197, 198
– перемещение доменных стенок I: 199, 200
– поворот магнитного момента I: 199, 200

Обезьяны II: 285, 298, 343, 362, 364
Одежда, влияние на ориентацию у человека II: 351, 365, 367, 441
Однодоменное состояние I: 38, 39–50, 52, 53, 57, 59, 201, 202, 203, 205, 210, 214, 216, 323; II: 34, 42, 167, 168, 173, 196, 202, 206, 208, 293, 297, 481, 482, 487, 489, 493, 494, 496
Опыты с перемещением испытуемых II: 311–324, 352, 383–386
Ориентационная клетка II: 309, 312, 318, 320, 321, 322, 323, 348, 410
Ориентация в поле тяжести I: 303, 322
– на цель II: 313, 345, 31–359, 368, 369. *См. также* Навигация
– – – у зарянки и других видов птиц II: 247–252
– – – хоминг у голубей I: 304, 336; II: 31, 233–234, 239–246, 255–257, 271, 356, 368–369, 443
– – – – – грызунов II: 312, 314
– – – – – человека II: 352–359, 368, 369, 371, 383–386, 387–424, 425–426, 447, 449
– у бактерий I: 319, 330
– – голубей и мигрирующих птиц I: 319, 335–336, 338, 340, 341, 342, 344
– – людей с нарушенным зрением II: 425–427
– – птиц I: 321, 336, 337, 339, 341, 342, 344, 345
– – пчел I: 336; II: 147, 158–161, 163–164, 172
– – человека, влияние одежды II: 351, 367, 441
Ориентиры зрительные II: 234, 237
– магнитные I: 322–324, 336, 338
– небесные I: 336, 338; II: 234, 236, 248, 250, 251, 258

Палеомагнитное поле I: 103–106

Палеомагнитные исследования II: 480, 504
Парамагнетизм I: 192, 193, 194, 196, 204; II: 167
Потенциальная энергия магнитного диполя I: 269, 270, 275
Прокариотические организмы I: 15, 19, 25, 28
Псевдооднодоменное состояние I: 40, 42–43, 44, 50, 56, 57
Птицы I: 124, 297, 321; II: 285, 286, 291, 300
– выработка условных рефлексов II: 260, 285, 300–301
– миграция I: 334, 335, 336–345; II: 233, 247–252, 411
– навигация II: 233–265, 443
– – влияние геомагнитного поля II: 239, 240, 243, 245, 247, 251, 252, 254, 255, 257, 259
– – – искусственного магнитного поля II: 240, 241, 242, 244, 246, 247, 255, 358
– – магнитные аномалии II: 255, 256, 258
– – механизм магниторецепции II: 261–265
– – ориентиры II: 234, 236, 237, 248, 250
Пчелы I: 209, 216, 217, 321, 328; II: 202, 209, 297, 364, 369
– виляющий танец II: 147–156, 164, 170
– горизонтальные танцы I: 319, 330; II: 149, 156–158, 164, 169
– компас I: 321
– магнетит II: 169, 170, 172, 173, 364, 369
– магнитная ориентация II: 147, 158–161, 163–164
– магниторецептор II: 165–172
– навигация I: 334, 335, 336
– супермагнетизм II: 168, 169, 170, 171, 172, 173
– циркадианный ритм I: 325, 330; II: 162, 165
– чувство времени II: 161–165
Радула хитонов II: 87, 89–94, 95, 96, 120
Размагничивание в переменном магнитном поле I: 201, 202, 214, 215; II: 131, 136, 140, 169, 200–203, 226, 291, 482, 488
Ракообразные, магнитные свойства II: 131–144
– рост в магнитном поле II: 125, 129, 143
Рентгеновский микроанализ I: 251–252
Рентгеноструктурный анализ (дифракция рентгеновских лучей) I: 219, 220; II: 204–206, 227, 228, 458, 469–470
Рептилии II: 215, 220–231
Рефрижераторы I: 181–182
Решетчатая (решетчато-обонятельная) кость I: 16, 160, 216, 217; II: 197–198, 199, 200, 201, 202–206, 208, 362
Рубенса катушка II: 276
Рыбы I: 328; II: 188–210, 291, 297, 301
– миграция I: 323
– пелагические I: 323; II: 191, 204
– пластиножаберные I: 296, 297, 299, 302; II: 167, 208

Саламандры I: 319; II: 216–217, 218, 285
Сверхпроводящие квантовые интерферометрические датчики *см.* Сквид-магнитометры
– магнитные экраны I: 168–170
Сквид-магнитометры I: 147–150, 153, 154, 157–168, 170, 182–183, 187–190, 204–206, 263; II: 197, 271
– сверхпроводимость I: 148–154
– сверхпроводящее кольцо I: 153, 154, 159
– электронная система I: 160–164
Скворцы I: 327; II: 235
Солнечный ветер I: 125, 126
Спинно-мозговая жидкость I: 328
Статистический анализ II: 348–349,

352–353, 375–377, 392–393
––второго порядка II: 348, 352–353, 406, 408–413, 439–441
––первого порядка II: 412
––третьего порядка II: 406, 412
––V-критерий II: 395, 398, 399, 401, 403, 405, 408, 411, 412
Стимулы магнитные II: 182, 192, 195, 217, 222, 224, 225, 286, 287
–неподкрепляемые II: 194, 195
–подкрепляемые II: 194, 195
Суперпарамагнитное состояние I: 40, 44, 46, 50, 53, 54, 57, 58, 59, 204, 205; II: 13, 169

Температура *Кюри* I: 35, 37, 194, 195, 216
Теория геодинамо I: 90, 93, 115
–доменов I: 39–42
–сверхпроводимости *Бардина, Купера, Шриффера* (теория БКШ) I: 148–154
Терморецепторы I: 327
Тунец I: 216–217, 218, 219, 221; II: 202, 204, 205
–желтоперый I: 216–217, 221; II: 191, 193, 200, 201, 203, 205

Угри, ориентация I: 319
Условные рефлексы на магнитное поле II: 188, 189, 192–196, 207, 216, 221–225, 283–287, 300

Фарадея индукция I: 294, 295
Ферменты в обмене железа II: 482
Ферригидрит I: 15, 16, 24; II: 17, 87, 107, 115, 116–118, 120, 480
Ферримагнетизм I: 32–39, 194–197, 201–204
–биогенный I: 146
Ферримагнетики I: 13, 34, 36, 193, 194, 196, 203
Ферритин I: 15, 16, 23, 24; II: 17, 18, 20
–у хитонов II: 87, 98, 103, 104, 105, 108–111, 120
Ферромагнитные материалы I: 263, 266, 268, 278, 281–282, 289, 290
––свойства I: 266–268, 287

Хитин I: 19
Хитоны I: 16, 17, 19, 210; II: 87–120
–зубцы радулы I: 23, 24, 227; II: 87, 89, 90, 92, 93, 94, 95, 107, 108, 112, 116, 117, 119, 120
–кровь I: 24; II: 97–98
–магнетит I: 227, 330; II: 87, 90, 106, 115, 117, 119
–минерализация зубцов II: 87, 93, 95, 98, 120
–остаточная намагниченность I: 95
–хоминг I: 24

Циркадианные ритмы I: 124, 130; II: 124
––у пчел I: 325; II: 161–165

Человек, влияние магнитного поля на физиологические процессы II: 343–344
–магнитные отложения в тканях II: 362–363
–магниторецепция II: 340, 342, 343, 344–359, 369, 371, 446, 449. *См. также* Автобусные опыты, Компасная ориентация у человека
––влияние магнитов II: 350–351, 357–359, 369, 437–438, 446–448
–ориентация II: 352–359, 368, 369, 371, 383–386, 387–424, 425–426, 447, 449
––влияние одежды II: 351, 365, 367, 441
–ткань из решетчатой кости черепа I: 215; II: 362
Черепаха зеленая II: 220, 221, 222, 224, 225, 226–231
Черепахи I: 212, 217, 218, 219, 323; II: 220, 221, 291, 297, 493

– морские II: 221, 222, 225, 226, 227
«Чувство карты» I: 304, 319, 338–346; II: 263

Шмель I: 253, 254, 256
Шум в органе магниторецепции I: 294–296

Экранирование динамическое магнитное I: 268
– электромагнитное I: 267, 278
– электростатическое I: 266, 267
Экранирующие материалы I: 265, 268, 277–278, 282
– – мю-металл I: 264, 265, 267, 268, 279, 288, 289
– – пермалой I: 267, 268
– – трансформаторная сталь I: 265, 272, 274, 275, 286
– – ферромагнитные I: 263, 266, 268, 278, 281–282, 289, 290
Электрическое поле, восприятие у животных I: 65–68, 299
– – экранирование I: 265, 266–268
– – экраны I: 266–268, 278, 281–284
Электромагнитное поле I: 65–68
Электронная дифракция I: 225, 238-243, 252-253; II: 468, 486
– – идентификация частиц I: 238–243
– – калибровка дифрактограммы I: 240
– микроскопия I: 226–238, 244, 250–252, 255–260; II: 34, 44, 46, 229, 364
– – аналитическая I: 258–260
– – подложки (сетки) для образцов I: 229, 230, 231, 232, 236
– – просвечивающая (трансмиссионная; ПЭМ) I: 225, 229, 232, 233, 234, 236, 244; II: 36, 39, 41, 45, 50, 206, 209, 332, 333, 457–458, 466–467, 482, 487, 490, 494
– – – артефакты I: 233, 237
– – – дифракционный режим I: 235, 241
– – – загрязнения I: 237–238
– – – метод замораживания–скалывания I: 233
– – – – реплик I: 229, 233
– – – подготовка образцов I: 226–234
– – сканирующая (СЭМ) I: 20, 232, 233; II: 36, 41, 42, 43, 227, 229, 230, 458, 467–468, 482, 495
Электрорецептор I: 302
Энергия квантов I: 295
– магнитная I: 40, 320
– тепловая I: 320
Энергодисперсионная рентгеновская спектроскопия (EDAX) II: 227, 229, 230, 458, 467–468
Эукариотические организмы I: 19, 25, 27, 28; II: 36

ОГЛАВЛЕНИЕ

Часть IV. МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ И МАГНИТНЫЕ МИНЕРАЛЫ У ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ 5

Глава 13. Изучение с помощью мёссбауэровской спектроскопии продуктов биоминерализации железа в магниточувствительных бактериях. *Ричард Б. Френкель, Джорджиа К. Папаэфтимиу, Ричард П. Блейкмор* 7

1. Основы мёссбауэровской спектроскопии 7
2. Применение мёссбауэровской спектроскопии для исследования магнитотаксических (магниточувствительных) бактерий 21

Литература 29

Глава 14. Магниточувствительные микроорганизмы, обнаруженные в иле из окрестностей Рио-де-Жанейро (общий обзор). *Энрико Г. П. Линс де Барро, Дарси Мотта С. Эскуивель* 31

1. Введение 31
2. Магнитное поле Земли 32
3. Результаты 34
4. Выводы 51

Литература 55

Глава 15. Структура, морфология и рост кристаллов бактериального магнетита. *Стефен Манн* 58

1. Введение 58
2. Просвечивающая электронная микроскопия высокого разрешения (ПЭМВР) 59
3. Материалы и методы 60
4. Результаты 64
5. Обсуждение. Образование магнетита в бактериях в процессе биоминерализации 75
6. Выводы 83

Литература 85

Глава 16. Процесс биоминерализации магнетита у хитонов. *Майкл Х. Нессон, Хайнц А. Ловенстам* 87

1. Введение 87
2. Материалы и методы 88
3. Анатомическое строение и функционирование аппарата радулы . . 89
4. Анатомия радулярного влагалища 92
5. Химия крови 97
6. Ультраструктура зоны минерализации 98
7. Заключительные замечания 120

Литература 121

Глава 17. Остаточная намагниченность и реакции на магнитное поле у ракообразных. *Р. Е. Баскирк, У. П. О'Брайен мл.* 123

1. Введение . . . 123
2. Экспериментальные исследования . . . 127
3. Обсуждение . . . 139
4. Краткое содержание . . . 143

Литература . . . 144

Глава 18. Чувствительность медоносных пчел к магнитному полю. *У. Ф. Тоун, Дж. Л. Гоулд* . . . 147

1. Введение . . . 147
2. Магнитное поле как причина ошибок в направлении виляющего танца . . . 147
3. Магнитоориентированные горизонтальные танцы . . . 156
4. Магнитная ориентация в строительстве сотов . . . 158
5. Магнитные поля и ориентация во времени . . . 161
6. Система магниторецепции . . . 165
7. Краткое содержание и заключение . . . 172

Литература . . . 173

Глава 19. Биомагнетизм бабочек. Изучение *Danaus plexippus* (Lepidoptera, Danaidae) *Брюс Дж. Мак-Фадден, Дуглас С. Джонс* . . 176

1. Введение . . . 176
2. Распространение и жизненный цикл *D. plexippus* . . . 177
3. Материал и методы . . . 178
4. Индуцированная намагниченность . . . 180
5. Онтогенез минерализации магнитного вещества . . . 181
6. Внутривидовые и межвидовые различия в намагниченности . . 183
7. Попытки охарактеризовать магнитный материал . . . 184
8. Заключение и выводы . . . 185

Литература . . . 186

Глава 20. Магниторецепция и биоминерализация магнетита у рыб. *Майкл М. Уокер, Джозеф Л. Киршвинк, Эндрью Э. Дайзон* . . . 188

1. Введение . . . 188
2. Магнитная чувствительность у желтоперого тунца . . . 192
3. Выявление магнитного материала у рыб . . . 196
4. Характеристика магнитного материала . . . 200
5. Идентификация и анализ магнитного материала . . . 204
6. Обсуждение . . . 207

Литература . . . 211

Глава 21. Магниторецепция и биоминерализация магнетита у амфибий и рептилий. *Э. Пэрри, Г. Бауэр, Э. Дайзон* . . . 215

1. Введение . . . 215
2. Амфибии . . . 216
3. Рептилии . . . 220
4. Заключение . . . 231

Литература . . . 232

Глава 22. Навигация птиц, чувствительность к геомагнитному полю и биогенный магнетит. *Дэвид Е. Прести* . . . 233

1. Сенсорные предпосылки навигации птиц 233
2. Опыты по ориентации почтовых голубей 239
3. Опыты по ориентации перелетных птиц 246
4. Влияние небольших изменений магнитного поля на навигацию: могут ли птицы иметь геомагнитную карту? 252
5. Попытки измерить чувствительность птиц к магнитному полю в лабораторных условиях 258
6. Наличие магнетита у птиц и возможные механизмы чувствительности к магнитному полю 261
Литература 265

Глава 23. Остаточная намагниченность у летучих мышей. *Эдвард Р. Бухлер, Питер Дж. Василевски* 271

1. Введение 271
2. Методы 271
3. Результаты 273
4. Обсуждение 275
Литература 277

Глава 24. Магниторецепция и биоминерализация магнетита у китообразных. *Гордон Б. Бауэр, Мишель Фуллер, Анджанетт Перри, Дж. Роберт Данн, Джон Цогер* 278

1. Введение 278
2. Исследования поведения китообразных 280
3. Анатомические исследования 287
4. Заключение 299
Литература 302

Глава 25. Магниторецепция и поиски магнитного материала у грызунов. *Дженис Г. Мазер* 306

1. Введение 306
2. Влияние магнитных полей на физиологические процессы . . . 306
3. Магниторецепция 307
4. Поиски магниторецептора 324
5. Заключение 336
Литература 337

Часть V. ВОСПРИЯТИЕ МАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ ЧЕЛОВЕКОМ 340

Глава 26. Магниторецепция у человека и других приматов. *Р. Робин Бэкер* 342

1. Введение 342
2. Физиологические реакции на изменение магнитного поля . . . 343
3. Магниторецепция 344
4. Магниторецепторы 359
5. Обсуждение 368
6. Заключение 371
Литература 372

Глава 27. Критические замечания по поводу статистических и методологических приемов, использованных Бэкером. *Том Дэйтон* 375

1. Статистический анализ 375
2. Опыты с вращающимся креслом (разд. «Результаты») 377
3. Данные принстонских опытов не подтверждают выводов Бэкера . . 378
4. Сравнение «магнитной» и контрольной групп в опытах Бэкера . . . 380
5. Сравнение «магнитной» и контрольной групп с использованием индекса К-6 381
6. Физиология магниторецепторов 381
7. Заключение 382
Литература 382

Глава 28. Навигационные способности человека. Попытки воспроизвести автобусные опыты Бэкера. *Кеннет П. Эйбл, Уильям Ф. Джеджитс* 383

Литература 386

Глава 29. Хоминговая ориентация у человека. Критика и альтернативные гипотезы. *Крег Адлер, Крис Р. Пелки* 387

1. Введение 387
2. Автобусные опыты, проведенные в Итаке, шт. Нью-Йорк . . . 388
3. Ориентированные распределения случайных данных 404
Литература 407
Примечания 408
Ответ Бэкеру 414

Глава 30. Отсутствие хоминговых способностей у человека, выявленное в опытах с перемещением. *Джеймс Л. Гоулд* . . . 418

Литература 424

Глава 31. Изучение ориентации по направлению к дому у людей с нарушениями зрения. *Тимоти К. Джадж* 425

1. Введение 425
2. Методы 425
3. Результаты 426
4. Обсуждение 426
Литература 427

Глава 32. Попытка воспроизвести опыты с вращающимся креслом. *Джозеф Л. Киршвинк, Карла А. Петерсон, Майкл Шве, Пол Филмер, Бренда Родер* 428

Глава 33. Заметка–предупреждение о магниторецепции у лозоходцев. *Джозеф Л. Киршвинк* 433

Литература 434

Глава 34. Способность к ориентации у человека: сводка американских данных и инпретаций. *Р. Робин Бэкер* 435

1. Американские результаты 435
2. Критика со стороны американских исследователей 439
3. Заключительные замечания 449
Литература 449

Часть VI. БИОГЕННЫЙ МАГНЕТИТ В ОСАДОЧНЫХ ПОРОДАХ 451

Глава 35. Поиск бактериального магнетита в осадках прибрежного марша в окрестностях Вудс-Хола, шт. Массачусетс. *Энн Демитрак* 452

1. Введение 452
2. Бактериальный магнетит 454
3. Методы исследования 455
4. Результаты 458
5. Обсуждение 470

Приложение 1 476
Приложение 2 477
Литература 477

Глава 36. Возможный ископаемый биогенный магнетит в позднемиоценовых Потамидских глинах острова Крит. *Ши-Бин Р. Чанг, Джозеф Л. Киршвинк* 480

1. Введение 480
2. Описание образцов 482
3. Выделение магнетита в лабораторных условиях 484
4. Магнитные измерения 487
5. Распределение размеров и форм зерен магнетита 489
6. Происхождение магнетита 493
7. Заключение 503

Литература 504

Указатель латинских названий 508

Предметный указатель 510

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:
129820, Москва
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

Научное издание

Ловенстам Хайнц, Киршвинк Джозеф, Банерджи Субир и др.

БИОГЕННЫЙ МАГНЕТИТ И МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ.
НОВОЕ О БИОМАГНЕТИЗМЕ

Под ред. Джозефа Киршвинка, Дугласа Джонса, Брюса Мак-Фаддена

В двух томах
Том 2

Заведующий редакцией чл.-корр. АН СССР Т. М. Турпаев
Зам. зав. редакцией М. Д. Гроздова
Ст. научные редакторы Н. Н. Шафрановская и В. С. Краснова
Научный редактор Т. И. Пономарева
Мл. редактор О. В. Шагинян
Художник А. А. Лукьяненко
Художественный редактор А. Я. Мусин
Технический редактор Т. А. Максимова
Корректор В. С. Соколов

ИБ № 6727

Сдано в набор 7.05.88. Подписано к печати 21.11.88. Формат 60 × $90^{1}/_{16}$. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Гарнитура таймс. Объем 16,50 бум. л. Усл. печ. л. 33. Усл. кр.-отт. 66. Уч. изд. л. 36,29. Изд. № 4/5404. Тираж 4650 экз. Зак. 566. Цена 5 р. 60 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» В/О «Совэкспорткнига» Государственного комитета СССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли,
129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2.

Можайский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
143200 г. Можайск, ул. Мира, 93

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
выпускает в 1989–1990 г. г.

Фогель Ф., Мотульски А. **Генетика человека**, в 3-х томах. Пер. с англ.–93 л.–7 р. 80 к. за комплект

Книга двух известных генетиков из ФРГ и США является фундаментальным учебником по генетике человека, охватывающим практически все основные направления этой области науки. Это издание может служить учебным пособием для студентов, начинающих изучать генетику человека, а также справочником для специалистов.

Содержание. Том 1: история генетики человека; цитогенетика; законы наследственности. Том 2: молекулярная генетика; механизмы наследственных болезней обмена; популяционная генетика человека; механизмы мутагенеза. Том 3: эволюция человека; генетика поведения; практическое использование результатов генетических исследований в настоящем, перспективы на будущее.

Из рецензий: «Уникальная сводка самых современных, тщательно разработанных и критически осмысленных данных о генетике человека. Без преувеличения можно утверждать, что аналогичных изданий до сих пор не было.» (проф. Ю. П. Алтухов); «Хотя в последние годы в стране было издано несколько книг по медицинской генетике, перевод книги Фогеля и Мотульского, учитывая ее полноту, современность и высокий профессионализм, внесет очевидный вклад в развитие генетики человека и медицинской генетики в СССР» (акад. АМН СССР Н. П. Бочков, проф. Е. К. Гинтер).

Для генетиков, молекулярных биологов, антропологов, врачей, а также для студентов–медиков и биологов.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
выпускает в 1990 г.

Грин Н., Стаут У., Тейлор Д., **Биология** Под ред. Р. Сопера, в 3-х томах. Пер. с англ., 125л.–9 р. 90 к. за комплект

Написанный английскими авторами современный учебник общей биологии для высшей школы.

Содержание: Т.1 – систематика вирусов, бактерий, растений и животных; основы биохимии и гистологии, типы питания. Т.2 – клеточные механизмы использования энергии; количественные аспекты экологии и принципы проведения экологических исследований; основы физиологии растений и животных. Т.3 – проблемы репродукции и биологии развития, основы генетики, теория эволюции.

Из рецензий: «В отечественной учебной литературе ничего подобного не появлялось... Весь материал изложен на весьма высоком уровне, простота изложения и удачное расположение тем делают его доступным для неподготовленного читателя. Великолепны рисунки и схемы (на 900 стр. текста трудно найти страницу без иллюстраций)» (д. б. н. Б. М. Медников). «Выпуск этого руководства будет способствовать подъему общей биологической культуры, как это сделали в свое время издания книги «Биология» Вилли и Детье (чл.-корр. АН СССР А. В. Яблоков).

Для студентов-биологов, преподавателей биологии в школе, биологов всех специальностей.

Лимфоциты. Методы: Под. ред. Дж. Клауса. Пер. с англ.–25 л.–3 р. 30 к.

Методическое пособие, написанное авторитетными учеными из Великобритании, Норвегии и Швейцарии и дающее ответы практически на все вопросы, связанные с изучением лимфоцитов.

Содержание. Выделение лимфоцитов. Иммунофлуоресцентный и иммуногистохимический анализ. Культивирование. Генерация В-лимфобластоидных клеток человека с помощью вируса Эйнштейна – Барр. Анализ пролиферации. Определение интерлейкинов и др. продуцируемых лимфоидными клетками факторов. Биохимический анализ антигенов клеточной поверхности.

Методы изложены подробно, четко, с необходимым теоретическим обоснованием. Книга относится к зарекомендовавшей себя серии «Методы», издаваемой «ИРЛ Пресс» (Англия).

Для иммунологов, гематологов, молекулярных биологов, биохимиков.