

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

**ORIJENTACIJA ŽIVOTINJA U PROSTORU POMOĆU
ZEMLJINOG MAGNETSKOG POLJA**
(GEOMAGNETIC ORIENTATION OF ANIMALS)

SEMINARSKI RAD

Jelena Basta

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: doc. dr. sc. Zoran Tadi

Zagreb, 2012.

SADRŽAJ

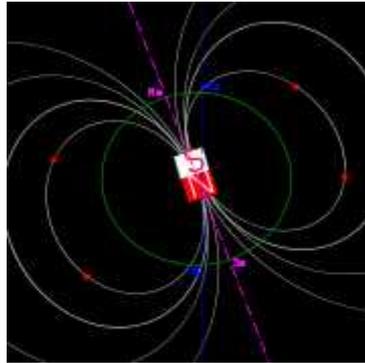
1. UVOD.....	3
2. OPĆE KARAKTERISTIKE ZEMLJINOG MAGNETSKOG POLJA.....	4
3. MAGNETORECEPCIJA.....	5
4. MOGUĆI MEHANIZMI MAGNETORECEPCIJE.....	8
4. 1. ELEKTROMAGNETSKA INDUKCIJA.....	8
4. 1. 1. DOKAZI ELEKTROMAGNETSKE INDUKCIJE.....	10
4.2. KEMIJSKA MAGNETORECEPCIJA.....	11
4.2.1. KRIPTOKROMI.....	13
4.2.1.1. SUPEROKSIDI.....	17
4.2.1.2. UTJECAJ MAGNETSKOG POLJA NA REAKCIJU AKTIVACIJE KRIPTOKROMA.....	18
4.2.1.3. ULOGA KRIPTOKROMA I MAGNETORECEPCIJA BAZIRANA NA VIDU KOD PTICA.....	19
4. 2. 2. DOKAZI KEMIJSKE MAGNETORECEPCIJE.....	22
4. 3. MAGNETIT.....	25
4. 3. 1. DOKAZI MAGNETORECEPCIJE BAZIRANE NA MAGNETITU.....	26
5. KOMPASI, MAPE I MEHANIZMI.....	29
6. ZAKLJUČAK.....	31
7. LITERATURA.....	32
8. SAŽETAK/ SUMMARY.....	39

1.UVOD

Širok raspon životinja posjeduje osjet magnetorecepcije. Ptice selice koriste magnetske tragove (uz polarizaciju svjetlosti, položaj zvijezda i Sunca) kako bi pronašle put do svog odredišta na jugu u jesen te na sjeveru u proljeće. Daždovnjaci i žabe koriste magnetsko polje za orijentaciju kada moraju brzo pronaći i put do najbliže obale, odnosno kada osjete opasnost. Znanstvenici koji su provodili bihevioralna istraživanja koristili su ove prirodne uzorke kretanja kako bi dizajnirali eksperimente koji bi im omogućili ili da istraže na koji se način geomagnetska informacija koristi za orijentaciju. Primjerice, za vrijeme kada počinju migracije (Zugunruhe), ptice su toliko nestrpljive za migraciju da se čak u kavezu okupe u smjeru u kojem žele migrirati. Ako se magnetsko polje promijeni tako da se magnetski jug pojavljuje u drugom smjeru, ptice će se orijentirati prema ovom novom smjeru. Ovaj bihevioralni eksperiment koristio je 1966. Wolfgang Wiltschko sa Sveučilišta u Frankfurtu (Njemačka) te je po prvi put demonstrirao da ptice selice doista koriste magnetske tragove. Iako je korištenje geomagnetskog polja za dobivanje informacija o smjeru eksperimentalno dobro uspostavljeno, nije poznato kojim biofizičkim mehanizmom magnetorecepcije je to postignuto. Magnetski osjet je možda posljednji mehanizam percepcije za koji priroda receptora te biofizičkog mehanizma ostaje nepoznat.

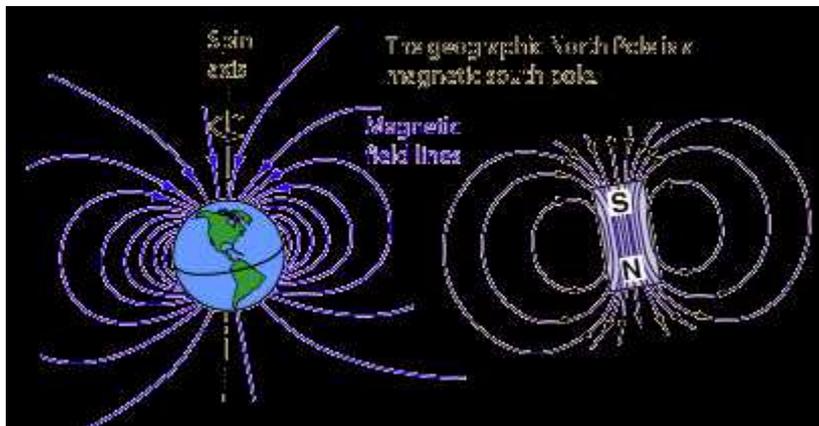
2. OPĆE KARAKTERISTIKE ZEMLJINOG MAGNETSKOG POLJA

Zemljino magnetsko polje (i površinsko magnetsko polje) može se opisati kao magnetni dipol s magnetskim poljem u kojem je magnetsko područje južnog pola u blizini Zemljinog geografski sjevernog pola, dok je sjeverno područje ovog magnetnog dipola u blizini Zemljinog južnog pola. (wikipedia)



Slika 1. Varijacija između magnetskog sjevera i 'pravog' sjevera

(<http://en.wikipedia.org/wiki/File:Geomagnetisme.svg>)



Slika 2. Zemljino magnetsko polje

(<http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbase/magnetic/imgmag/mearthbar.gif>)

Ovaj magnetni dipol i kompas upotrebljiv za navigaciju. Ponašanje polja može se objasniti kroz teoriju dinama. Magnetno polje se proteže beskonačno iako slabi što je veća udaljenost od izvora polarnosti. Zemljino magnetsko polje, zvano još i geomagnetsko polje, proteže se nekoliko desetina tisuća kilometara prema Svemiru te i Zemljinu magnetosferu. Paleomagnetska istraživanja došla su do procjene da je magnetsko polje staro bar 3.5 milijardi godina (McElhinney i sur., 2007).

Primarno, geomagnetsko polje štiti Zemlju od solarnih vjetrova, struje energetski nabijenih estica koje odašilje Sunce.

Ponašanje polja možemo usporediti s magnetom. Zemljino magnetsko polje je ve inom uzrokovano elektri nim strujama u teku oj vanjskoj kori u unutrašnjosti Zemlje. Zemljina kora je toplija od 1043 K (Curie point temperatura) iznad koje orijentacija spinova unutar željeza postaje nasumi na.Ovakva nasumi nost uzrokuje da tvar izgubi svoj magnetizam.

Konvekcija teku eg željeza unutar vanjske teku e kore, zajedno s Coriolis efektom uzrokovanim sveukupnim planetarnim rotacijama, uspijeva organizirati "elektri ne struje" poredane uzduž N- S polarne osi. Kada nabijena teku ina struji kroz postoje e magnetsko polje, elektri ne struje se induciraju što opet stvara novo magnetsko polje. Kada ovo novonastalo magnetsko polje poja ava po etno magnetsko polje, nastaje dinamo koji se sam održava.

3. MAGNETORECEPCIJA

Magnetorecepcija je sposobnost mnogih životinjskih vrsta da detektiraju magnetsko polje kako bi odredili smjer, visinu te poziciju u prostoru te pomo u tog osjeta imaju sposobnost navigacije u prostoru. Najviše je prou ena kod ptica, ija je detekcija Zemljinog magnetskog polja vrlo važna za navigaciju tokom migracija. Osim ptica, ovu sposobnost posjeduju mnoge druge vrste me u kojima su bakterije, gljive, kukci (naro ito p ele) te više životinje kao što su kornja e, rakovi, morski psi i raže.

Iako su provo ena brojna istraživanja, još uvijek nije do kraja razjašnjeno funkcioniranje magnetoreceptora.Nekoliko faktora ini lociranje magnetoreceptora iznimno teškim. Jedan od njih je i injenica da magnetsko polje slobodno prolazi kroz biološko tkivo. Usporedbe radi, osjetila za vid i sluh moraju kontaktirati vanjski okoliš kako bi detektirali stimulans no to ne vrijedi za magnetoreceptore koji bi se mogli nalaziti u bilo kojem dijelu tijela životinje. Uz to, magnetoreceptori su vjerojatno jako maleni i raspršeni kroz veliki volumen tkiva(Kirschvinki sur. , 1982), ili proces provo enja može biti niz kemijskih reakcija (Ritz i sur., 2000) te prema tome ne postoji nužno niti jedan organ ili struktura koja je specijalizirana za magnetorecepciju.

Što se ti e ljudi, ili nedostaje sposobnost magnetorecepcije(Gould i sur., 1981)ili je ljudi nisu "svjesno svjesni" (Baker, 1989)tako da naša (ljudska) osjetilna iskustva pružaju vrlo malo intuitivnog uvida u sam položaj magnetoreceptora.

Životinje koje mogu dobiti informacije o svojoj trenutnoj poziciji preko magnetskog polja posjeduju tzv. 'magnetsku kartu'. Ovaj termin koristi se samo stenografski te ne implicira da je ta karta nužno detaljna ili organizirana na isti način kao ljudske (geografske) karte.

Do sada, sve što je poznato o magnetorecepciji zaključeno je iz bihevioralnih istraživanja, teoretskih pretpostavki i malog broja elektrofizioloških i anatomskih proučavanja. Dokazi za postojanje magnetorecepcije su primarno bihevioralne prirode. Najčešći pristup je bio izmjenjivanje magnetskog polja oko životinja te promatranje odgovarajućih promjena u orijentacijskom i navigacijskom ponašanju. Najčešće su se ovakva istraživanja provodila u laboratoriju, u kojem je bilo moguće proizvesti pažljivo kalibrirana magnetska polja, no istraživanja su također rađena na terenu s divljim životinjama koje su migrirale.

Primjerice, standardni magnet proizvodi puno jača magnetska polja od prirodnog Zemljinog magnetskog polja te smještanje ovih "običnih" magneta na golubove i morske kornjake pod određenim uvjetima poremeti njihovu navigaciju. Neurobiološke metode su također pružile dokaze, u nekoliko slučajeva, elektrofiziološke snimke te ekspresija gena koji su ovisni o aktivnosti (activity-dependent gene expression) otkrile su neurone, živce i područja mozga koja su pokazivala promijenjenu električnu aktivnost kao odgovor na promjene u okolišnom polju.

Životinje iz Zemljinog magnetskog polja mogu dobiti dva tipa informacija. Najjednostavnija je usmjerena informacija (directional information), koja životinji omogućuje da održi konzistentan smjer, npr. prema sjeveru ili jugu. Za životinju koja ima ovu sposobnost kaže se da posjeduje 'magnetski kompas'. Nasuprot tome, bar nekoliko životinja također može odrediti pozicijske informacije iz Zemljinog polja. Drugim riječima, one mogu koristiti magnetne signale kako bi odredile intenzivnost, odnosno snagu polja te nagib linija polja, koja se razlikuju cijelom Zemljinom površinom na način koji ih čini pogodnim za traženje njihove trenutne pozicije. Morske kornjake, rakovi te još neke životinje mogu perceptirati ove elemente. U slučaju znakama polja koja postoje na određenoj lokaciji kao i oko okružujućoj magnetskoj topografiji, ove životinje mogu koristiti geomagnetsko polje za navigaciju prema određenoj lokaciji. U stvari, one imaju nisko rezolucijski biološki ekvivalent Globalnog sustava za pozicioniranje (GPS), no razlika je u tome što se kod životinja taj sustav zasniva na Zemljinom magnetskom polju umjesto na satelitskim signalima.

Magnetorecepcija nije ograničena samo na vrste koje migriraju. Iako je mnogo istraživanja magnetorecepcije fokusirano na životinje s dugim migracijskim putevima,

magnetska osjetljivost je filogenetski vrlo raširena, postoji u svim većim skupinama kralježnjaka, kao i kod nekih mekušaca, rakova i kukaca. Lista uključuje i skupine kao što su muhe, pilići i krtice, od kojih nijedna vrsta ne migrira. Neki dokazi čak ukazuju na to da se goveda usklađuju sa Zemljinim poljem iako nije poznato zašto.



Slika 3. Raznolikost vrsta koje posjeduju sposobnost magnetorecepcije

<http://www.nature.com/nature/journal/v464/n7292/images/4641140a-f1.0.jpg>

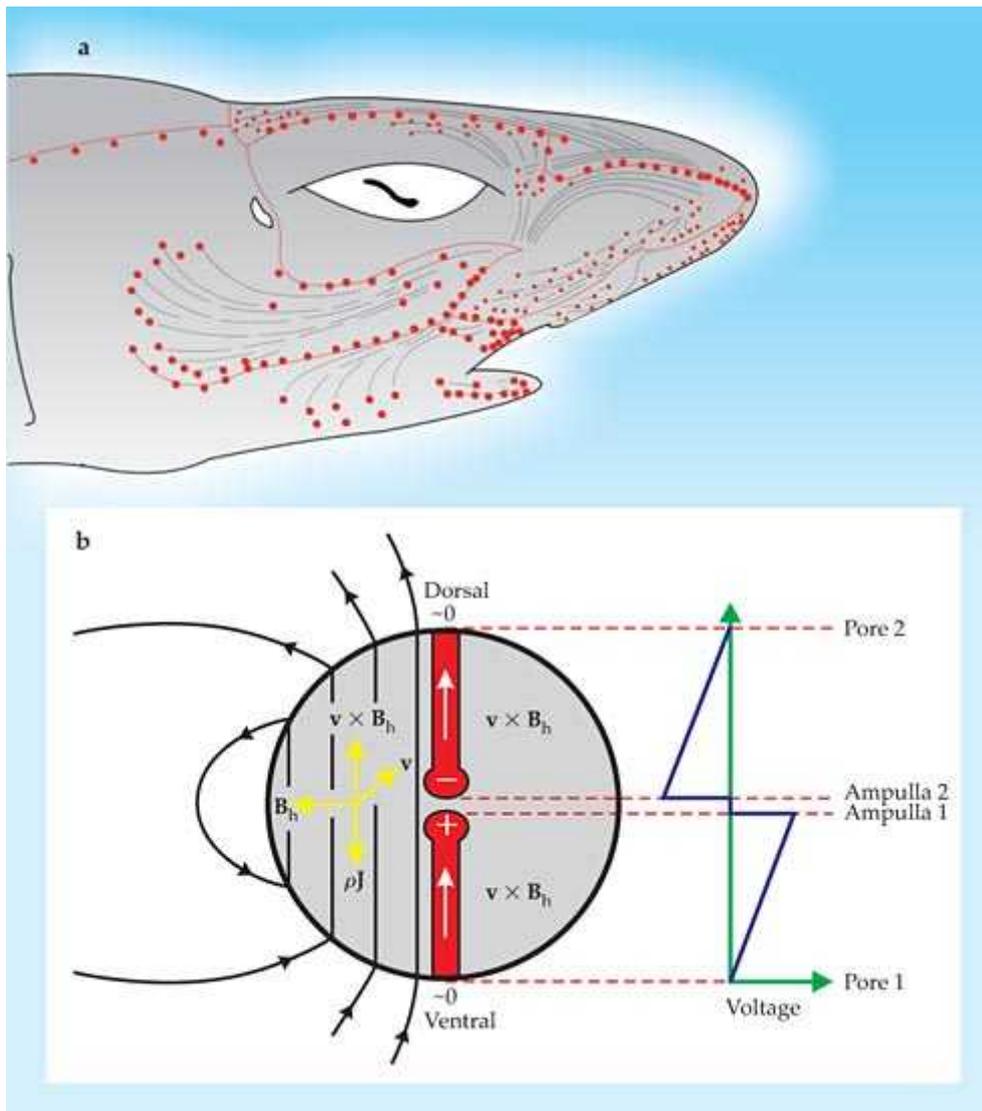
Magnetska polja se razlikuju od drugih senzornih stimulansa po tome što slobodno prolaze kroz biološka tkiva. Dok receptori za osjetila kao što su sluh i vid moraju stupiti u kontakt s vanjskim okolišem, magnetoreceptori mogu biti smješteni u bilo kojem dijelu tijela životinje. Uz to, malo je vjerojatno da postoje velike dodatne strukture za fokusiranje i manipuliranje poljem (analozi bubnjića i leća) jer neki materijali biološkog podrijetla utječu na magnetska polja. Dodatno, magnetoreceptori bi mogli biti (a vjerojatno i jesu) vrlo mali i raspršeni kroz cijeli volumen tkiva ili se proces transdukcije može pojaviti kao niz kemijskih reakcija što znači da očigledni organi ili strukture namjenjene ovom osjetilnom sustavu ne moraju nužno postojati (Lohman, 2010).

4. MOGU I MEHANIZMI MAGNETORECEPCIJE

Tokom zadnja tri desetljeća predložen je veliki broj različitih mehanizama koji bi mogli pružiti osnovu za detektiranje magnetskih polja (Wiltschko i Wiltschko, 1995; Lohman i sur., 2000). Međutim najnovija istraživanja fokusirala su se na tri mogućnosti: elektromagnetsku indukciju, kemijske reakcije ovisne o magnetskom polju te biogeni magnetit.

4. 1. ELEKTROMAGNETSKA INDUKCIJA

Nabijena čestica koja prolazi kroz magnetsko polje doživljava silu okomitu na svoje kretanje kao i na smjer polja. Magnituda ove Lorentzove sile jednaka je produktu jakosti magnetskog polja, naboju i brzini čestice te sinusu kuta između vektora kretanja čestice i samog polja (Purcell, 1985). Dakle, ako se električno provodljiva šipka kreće kroz magnetsko polje u bilo kojem smjeru osim onom paralelnom na osi polja, pozitivno i negativno nabijene čestice migriraju na suprotne strane šipke, rezultiraju i konstantnim naponom koji ovisi o brzini i smjeru kretanja šipke u odnosu na magnetsko polje. Ako se šipka uroni u provodljivi medij koji je relativno stacionaran u odnosu na polje formira se električni krug te struja teče kroz šipku i medij. Ovaj princip, poznat kao elektromagnetska indukcija pruža moguću objašnjenje na pitanje kako ribe hrskavičnjake (morski psi, raže) detektiraju Zemljinu magnetsko polje (Kalmijn, 1974; Kalmijn, 1984). Prema ovoj hipotezi, želatinozni kanali ovih riba, poznati kao Lorenzinijeve ampule, funkcioniraju kao provodljivi snop; morska voda u kojoj se životinje nalaze ima ulogu nepokretnog provodljivog medija a visoko otporni i osjetljivi elektrosenzori u unutrašnjem dijelu ampula detektiraju pad napona inducirane struje.



Slika 4. Elektromagnetska indukcija. a) postrani prikaz glave morskog psa s Lorenzinijevim ampulama (crvene točke) i želatinoznim provodnim kanalima (sive linije); b) shematski prikaz dvije ampule s kanalima (http://www.hep.yorku.ca/menary/biophysics/shark_inductive_magnetoreception.jpg)

Međutim, nekoliko faktora značajno komplicira ove jednostavne modele. Elektrosenzori hrskavica ne mogu detektirati stabilna polja za koja se mislilo da se prvotno javljaju (Montgomery, 1980). Nadalje, voda u kojoj se nalaze morske ribe je rijetko neprovodna u prirodnim uvjetima a oceanske struje su također provodne te se kreću kroz Zemljin magnetsko polje te tako stvaraju vlastito električno polje.

Dakle, životinja mora biti u stanju odrediti koju komponentu od ukupnog broja polja koja osjeća može pripisati vlastitom kretanju, a koja nastaju uslijed kretanja vode (Kalmijn, 1974; Paulin, 1995). Ovi problemi mogu biti svladani ako, primjerice morski pas, izvede informaciju magnetskog polja iz oscilirajućih električnih polja koja nastaju kako se ampule na

njegovoj glavi pomi u naprijed- nazad uslijed plivanja (Paulin, 1995). Ovakva polja trebala bi se jasno razlikovati od polja nastalih oceanskim strujanjima.

Iako je morska voda vrlo provodljiv medij, zrak nije. Iz tog razloga ptice te ostale kopnene životinje ne mogu postići i magnetorecepciju indukcijom na isti način kao što je predloženo za elektrosenzitivne morske ribe. Iako je indukcijski sustav koji se bazira na korištenju unutrašnje strujne petlje (zatvorenog kruga unutar životinja) teoretski moguć, takva petlja bi se trebala relativno rotirati prema Zemljinom polju (Purcell, 1985) te bi vjerojatno zahtijevao specijalizirane transdukcijske unutrašnje strukture široke nekoliko milimetara (Rosenblum i sur., 1985). Polukružni kanali imaju neke od nužnih karakteristika ali još uvijek nema dokaza da se magnetorecepcija odvija u unutrašnjem uhu te niti jedna alternativna struktura ili mjesto nije pronađeno niti u jednoj životinji (Rosenblum i sur., 1985).

4. 1. 1. DOKAZI ELEKTROMAGNETSKE INDUKCIJE

Direktan dokaz da životinje koriste elektromagnetsku indukciju kako bi detektirale Zemljino magnetsko polje još uvijek nije dobiven. Ipak, morski psi i raže očigledno imaju visoko osjetljivo električno osjetilo kojime mogu detektirati slaba električna polja koja generiraju tijela njihovog plijena (Kalmijn, 1971). Ovaj elektroosjetilni sustav čini se dovoljno osjetljivim kako bi detektirao Zemljino magnetsko polje (Kalmijn, 1988). Nekoliko istraživanja pružilo je eksperimentalne ili korelativne dokaze koji su u skladu s hipotezom da hrskavičnjaci primaju magnetski podražaj (Kalmijn, 1978; Klimley, 1993; Walker i sur., 2003; Kirschvink i sur., 2001; Meyer i sur., 2005). Međutim, u nekim slučajevima, bilo je nemoguće precizno odrediti što je to što životinja detektirala. Primjerice, u jednom od eksperimenata, zarobljeni morski psi naučnici su da prilaze području rezervoara za hranu kao nagradu kada je magnetska zavojnica koja okružuje rezervoar bila uključena (Meyer i sur., 2005). Slično tome, raže su bile uvjetovane da se kreću prema određenom magnetskom smjeru u ograničenom bazenu (Kalmijn, 1978) no da li su raže reagirale na smjer polja same po sebi ili su reagirale na prisutnost anomalije u polju je diskutabilno (Wiltschko i Wiltschko, 1995; Kirschvink, 1989). U jednom od pokušaja da se istraži mehanizam magnetorecepcije kod hrskavičnjaka, raže su bile uvjetovane da reagiraju na prisutnost ili odsutnost anomalija magnetskog polja (Walker i sur., 2003; Kirschvink i sur., 2001). Uvjetovani odgovor je nestao kada su mali magneti umetnuti u njihove nosne šupljine, dok umetanje nemagnetskih bronhih pločica nije imalo nikakvog utjecaja.

Ovi rezultati su interpretirani kao dokaz protiv hipoteze elektromagnetske indukcije zato što magneti umetnuti u životinju ne bi trebali imati nikakvog utjecaja na indukciju (Kirschvink i sur., 2001). Ključno pitanje je da li su kretanje magneteta u nosnim šupljinama precizno povezale pokrete elektrosreptora na fleksibilnom tijelu ribe, jer ukoliko se pojavila i najmanja razlika u kretanju, sustav magnetoreptora baziran na indukciji mogao je biti pogrešan. Još uvijek ostaje nerazjašnjeno da li se hrskavičnjaci oslanjaju na elektromagnetnu indukciju za magnetorecepciju ili koriste neki alternativni mehanizam.

4.2. KEMIJSKA MAGNETORECEPCIJA

Drugi predloženi mehanizam magnetorecepcije uključuje kemijske reakcije koje su modulirane snagom Zemljinih magnetskih polja. Na prvi pogled čini se malo vjerojatno da polja tako slaba kao Zemljina mogu utjecati na ikakvu kemijsku reakciju a pogotovo na one koje se odvijaju u životinjama. Ipak takve reakcije promjene u energijama elektrona te energijske razlike između različitih orbitala su za mnogo redova veličine prevelike za Zemljino polje da ono direktno prenese elektrone iz jedne orbitale u drugu. Dodatno, pri fiziološkoj temperaturi kinetička energija bioloških molekula je 2×10^{11} puta veća od energije Zemljinog polja te bi se zbog toga moglo očekivati da nadvlada bilo kakav magnetski učinak (Edmonds, 2001). Ipak, slaba magnetska polja mogu utjecati na biološke molekule i kemijske reakcije u nekoliko okolnosti. Nekoliko domišljatih mehanizama je predloženo te se o njima raspravljalo (Leask, 1977; Lednev, 1991; Liboff, 1997) ali jedina hipoteza koja je do sada primila široko prihvatanje kao fizički prihvatljiva je ona koja se oslanja na kemijske reakcije koje uključuju parove radikala (Grissom, 1995; Adair, 2000).

Predloženi mehanizam je taj da jakost Zemljinih magnetskih polja (Earth-strength magnetic fields) utječe na povezanu stanja spina sparenih iona (Ritz i sur., 2000; Weaver i sur., 2000). Spinovi elektrona su većinom nepromijenjeni uslijed toplinskog šuma te tako predstavljaju jednu od samo nekoliko molekularnih obilježja koja bi vjerojatno mogla biti pod utjecajem Zemljinog polja (Edmonds, 2001).

Proces započinje transferom elektrona s molekule, A, na akceptorsku molekulu, B. Ovo obje molekule ostavlja s jednim nesparenim elektronom, čiji su spinovi ili suprotni (singlet stanje) ili paralelni (triplet stanje). U bilo kojem slučaju, spinovi mijenjaju orijentaciju rotacijske osi. Međutim, ova analogija nije precizna jer elektronski spin može imati samo jednu od dvije orijentacije (gornju ili donju). Mijenjanje orijentacije rotacijske osi spinova uzrokovano je interakcijama s lokalnim magnetskim okolišem koji je određen kombiniranim

magnetskim poljima koje generiraju spinovi i kretanje orbita nesparenih elektrona, magnetske jezgre te bilo kojeg vanjskog polja.

Zbog toga što dva elektrona nailaze na neznatno različite magnetske sile, mijenjaju orijentaciju različitim brzinom. Nakon kratkog vremenskog perioda, elektron koji je bio transferiran, vraća se donoru. Ovisno o tome koliko vremena prođe prije povratnog prijenosa te razlike u vremenu u kojem su se promijenile orijentacije rotacijske osi između dva elektrona, originalno singlet ili triplet stanje donora može biti obnovano ili promijenjeno. Ako se povratni prijenos dogodi brzo, tada se elektronski spinovi vrlo malo promijeniti orijentaciju rotacijske osi te tako vrlo vjerojatno ostaju u svom prvotnom suprotnom ili paralelnom stanju. Kao rezultat, A i B ostaju nepromijenjeni. Međutim, u dužoj reakciji razlike u vremenu promjene orijentacije rotacijske osi između dva elektrona mogu promijeniti primarni odnos spina; A i B su, dakle, kemijski promijenjeni, što zauzvrat može utjecati na sljedeće reakcije. Primjerice, promjena iz singlet stanja u triplet stanje često sprečava naknadne rekombinacije A i B prema Paulijevom naelu isključenja (dva elektrona s paralelnim spinovima ne mogu dijeliti istu orbitalu) (Timmel i sur., 2004).

Kako bi mehanizam radikalnih parova funkcionirao u magnetskom polju slabom kao što je Zemljino, mora se postići nekoliko striktnih stanja (Grissom, 1995; Adair, 2000). Prvo, vrijeme reakcije mora biti dovoljno dugo kako bi male razlike u vremenu promjene orijentacije rotacijske osi promijenile povezanost spina, proces koji traje 100 ns, te se ne može odvijati u vremenu koje je potrebno za većinu poznatih reakcija parova radikala (Ritz i sur., 2000). S druge strane, reakcija ne može biti prespora jer bi povezanost (korelacija) spina mogla biti slučajno odabrana drugim razornim procesima (Ritz i sur., 2000). Prema tome, mehanizam po svojoj prilici djeluje samo ako se vrijeme reakcije nalazi u uskom rasponu, iako su reakcije koje traju duže od nekoliko nanosekundi hipotetski moguće ako su reaktanti su odijeljeni u površinski aktivne tvari-micelle (Eveson i sur., 2000).

Još nekoliko faktora predstavlja znatna ograničenja za mehanizam radikalnih parova. Primjerice, brzina reakcije te snaga interakcija između spinova elektrona i jezgre u molekuli moraju biti povezani na vrlo specifične načine kako bi orijentacija i jakost Zemljinog polja imali značajan utjecaj (Adair, 2000). Štoviše, molekule koje su u pitanju moraju biti jednostavne te sadržavati nekoliko vodikovih ili dušikovih atoma jer bi u suprotnom interne magnetske reakcije dušika nadvladale bilo koji utjecaj Zemljinog polja (Adair, 2000). Dodatno, zbog toga što je utjecaj Zemljinog polja na pretpostavljene kemijske procese slab, utjecaj se mora sumirati preko velikog područja. Izračuni indiciraju da je $\approx 10^8$ parova radikala u volumenu od 0.4 mm^3 potrebno da bi se pouzdano mogla detektirati

anomalija ja ine 2% snage Zemljinog polja (Weaver i sur., 2000). Kona no, po etni prijenos elektrona ne smije randomizirati po etnu paralelnu ili suprotnu vezu spinova izme u dva elektrona. Ovo ne vrijedi za sve procese prijenosa elektrona ali je esto kada je prijenos potaknut svjetlosnim pobu enjem, odnosno apsorpcijom svjetla (Ritz i sur., 2000). Poznato je da najbolje istražena reakcija para radikala zapo inje prijenosom elektrona koji je potaknut apsorpcijom svjetlosti (Ritz i sur., 2000; Timmel i sur., 2004). Ovaj primjer doveo je do prijedloga da bi kemijski magnetoreceptori, ako postoje, mogli biti i fotoreceptori (Ritz i sur., 2000).

4.2.1. KRIPTOKROMI

Ako se magnetorecepcija pojavljuje u fotoreceptorima, tada postoji zanimljiva mogu nost da proces uklju uje kriptokrome, grupu fotosenzitivnih proteina koji su uklju eni u cirkadijalni sustav biljaka i životinja (Mouritsen i sur., 2004; Möller i sur., 2004). Predloženo je da reakcija radikalnih parova povezana s kompasom ptica proizlazi iz proteina kriptokroma. Kriptokrom je signalni protein prona en kod velikog broja biljaka i životinja te je vrlo homologan DNA fotolijazi.

Kriptokromi postoje u retini i pinealnoj žlijezdi mnogih životinja (Cashmore i sur., 1999). Dodatno, pokazali su homologiju s fotolijazama, koje su poznate po tome da formiraju parove radikala nakon svjetlosnog pobu enja (Giovani i sur., 2003). Kona no, živa aktivnost se tijekom magnetsko- orijentacijskog ponašanja ko-lokalizira s ekspresijom kriptokroma u retinalnim ganglijskim stanicama kod no nih migratornih ptica, dok se takva ko- lokalizacije ne pojavljuju kod ptica koje ne migriraju ili tijekom dana (Mouritsen i sur., 2004). Me utim, nije poznato da li se ovo javlja zbog veze izme u kriptokroma i magnetorecepcije ili je to samo veza izme u kriptokroma i fotoperiodi kog ponašanja karakteristi nog za migracije.

U mnogo slu ajevase ini da detekcija magnetskog polja kod životinja ovisi o kemijskim reakcijama potaknutima specifi nim valnim duljinama svjetlosti. Najzastupljeniji model kemijskih reakcija predlaže da je magnetorecepcija ovisna o svjetlu potaknuta reakcijama radikalnog para koje nastaju u specijaliziranim fotoreceptorima.

Zbog svoje fotoreceptorske funkcije i biokemijskih svojstava, DNA fotolijazom-vezani kriptokromi (Cry) su prihva eni kao klju ne fotoreceptorske molekule koje proizvode magnetski osjetljive produkte radikalnih parova. Me utim, Svi Cry-i kod životinja nisu funkcionalno ekvivalentni. Štoviše, identificirane su i opisane dvije filogenetski i

funkcionalno različite skupine animalnih Cry- a i to većinom bazirano na njihovoj ulozi u regulaciji cirkadijanih satova. *Drosophila*-like tip 1 Cry-i su osjetljivi na UV-A/plave valne duljine svjetlosti te primarno služe kao cirkadijani fotoreceptori. Vertebrate-like tip 2 Cry- i, s druge strane, primarno funkcioniraju kao negativni regulatori transkripcijske povratne petlje sata, te su najbitniji unutarstanični dio molekularnog sata.

Iako se čini da su oba tipa Cry- a široko rasprostranjena u životinjskom carstvu, postoji zamjetna varijacija u njihovoj distribuciji među svojcima, odnosno taksonima; kukci mogu imati tip 1 (jedini pronađen kod *Drosophila*- e), tip 2, ili oba tipa Cry-a, dok kraljevnjaci imaju samo tip 2 Cry. Proteini Cry-a tipa 2 vjerojatno posreduju u magnetorecepciji ovisnoj o svjetlu u mnogih skupina kraljevnjaka, uključujući i migratorne vrste ptica ali još uvijek ne postoji direktan dokaz za takvu ulogu zbog nedostatka raspoloživih alata za manipulaciju genima.

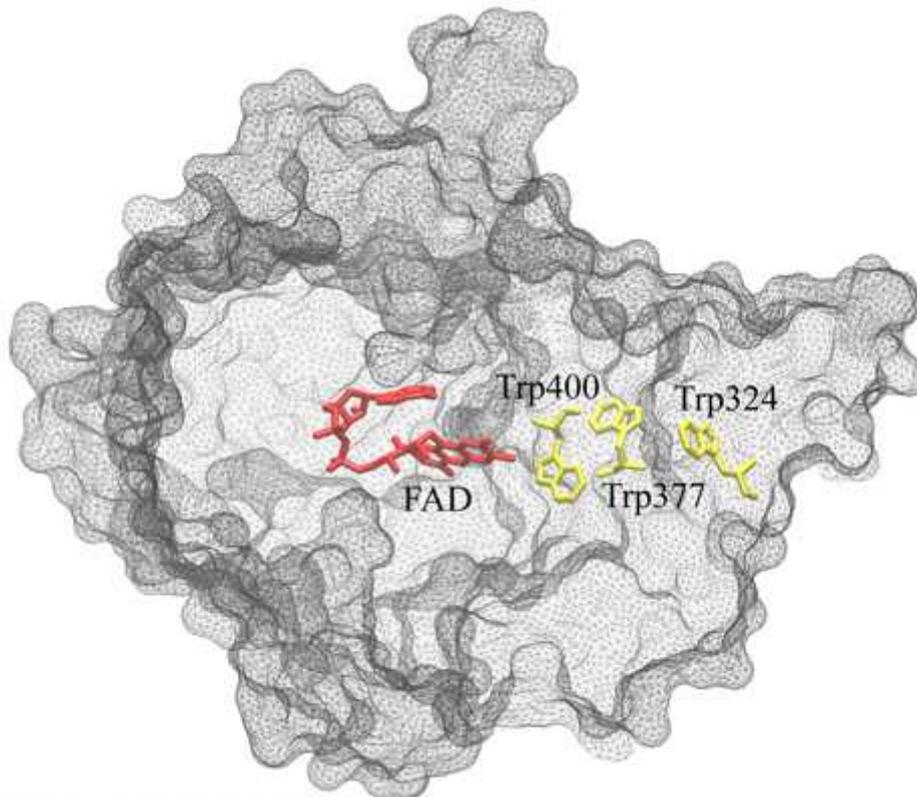
Ostaje pitanje, gdje se, fizički, odvija reakcija radikalnih parova. Postoje neki dokazi da su retinalni kriptokromi vjerojatno uključeni u magnetska osjetila ptica. Detaljne analize kriptokroma kao prijenosnika za ptičji kompas zahtijevale bi atomsku rezoluciju strukture proteina, no trenutno nijedna struktura ptičjeg kriptokroma nije raspoloživa. Međutim, struktura kriptokroma biljke (*Arabidopsis thaliana*) je dostupna što je značajno s obzirom da su kriptokromi biljaka i ptica vrlo slični po strukturi.



Slika 5.Europski crvenda (lijevo) ; *Arabidopsis thaliana*(desno)

(http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/bird_plant_composite_small.jpg)

Nedavna istraživanja (Ahmad i sur., 2007) pokazala su da klijanci *Arabidopsis*- a pokazuju u inke magnetskog polja. Procesi su pokazali da je signaliziranje kriptokroma (inhibicija rasta hipokotila) pojačano pod utjecajem magnetskog polja jačine 5 G (u usporedbi sa Zemljinim, koje ima svega 0.5 G).



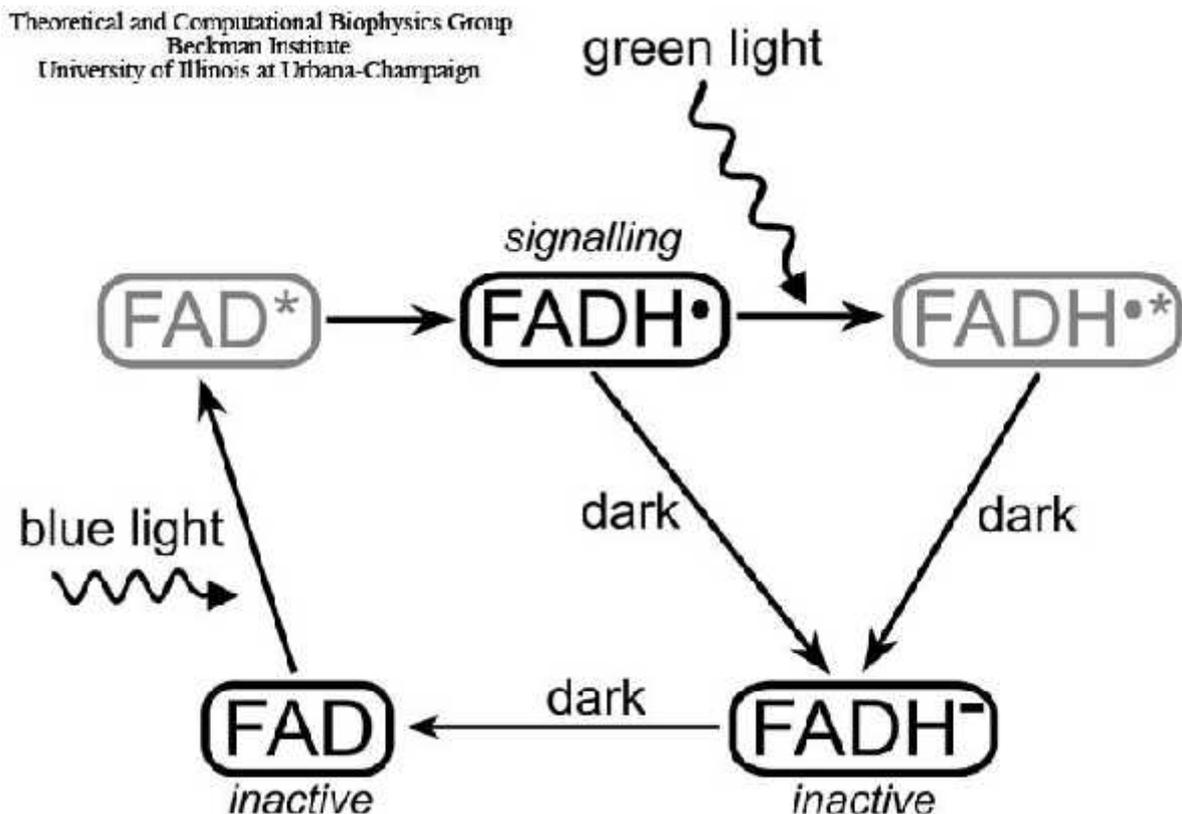
Theoretical and Computational Biophysics Group
 Beckman Institute
 University of Illinois at Urbana-Champaign

Slika 6. Trolan ani lanac s triptofanskim ostacima Trp400, Trp377 i Trp324 (http://3.bp.blogspot.com/-Jz8zJrs7-mo/TjHDC_Xa88I/AAAAAAAAATA/5_Yycj7I-o/s1600/cryptochrome.png)

I fotolijaza i kriptokrom vežu u unutrašnjost kromofor flavin adenin dinukleotid (FAD). Kod fotolijaze, protein je doveden u aktivno stanje svjetloš u induciranim fotoredukcijskim putem koji uključuje lanac od tri triptofana. Istraživanja ukazuju na to da se kriptokromi aktiviraju sli nima fotoredukcijskim putem. Taj hipotetski fotoredukcijski put u kriptokroma uključuje tri triptofana o uvana od fotolijaze, numerirana Trp324, Trp377 i Trp400 kod strukture kriptokroma u *Arabidopsis*. Trp324 se nalazi na periferiji proteinskog tijela dok je Trp400 proksimalan flavinskom kofaktoru a Trp377 je smješten u sredini (Slika 6.). Prije svjetlosne aktivacije kriptokroma, flavinski kofaktor je prisutan u potpuno oksidiranom FAD stanju.. FAD apsorbira plave svjetlosne fotone, te prelazi u pobu eno stanje, FAD*. FAD* se nadalje protonira, vjerojatno putem obližnje asparaginske kiseline, te producira FADH⁺. Jednom kada je elektronski pobu en flavin u FADH⁺ stanju, zapo inje svjetlosno inducirani prijenos elektrona.

Jedan elektron prvo ska e sa susjednog Trp400 u rupu koju je ostavio pobu eni elektron u FADH⁺, te se formira FADH + Trp400⁺. Elektron tada ska e s Trp377 na Trp400,

formiraju i $\text{FADH} + \text{Trp377}^+$, te konačno s Trp324 na Trp377 , formira se $\text{FADH} + \text{Trp324}^+$. Na kraju, Trp324^+ se deprotonira ($\text{Trp324}_{\text{dep}}$), primjerice, formiranjem kompleksa $\text{FADH} + \text{Trp324}_{\text{dep}}$, fixing the electron na FADH kofaktoru. Vjeruje se da je protein kriptokrom u aktivnom (signalizirajućem) stanju kada je flavin u ovoj FADH formi. Vanjsko magnetsko polje može imati interakciju sa svakim od tri stanja radikalnih parova ($\text{FADH} + \text{Trp400}^+$, $\text{FADH} + \text{Trp377}^+$, $\text{FADH} + \text{Trp324}^+$) formiranih tokom procesa fotoredukcije.



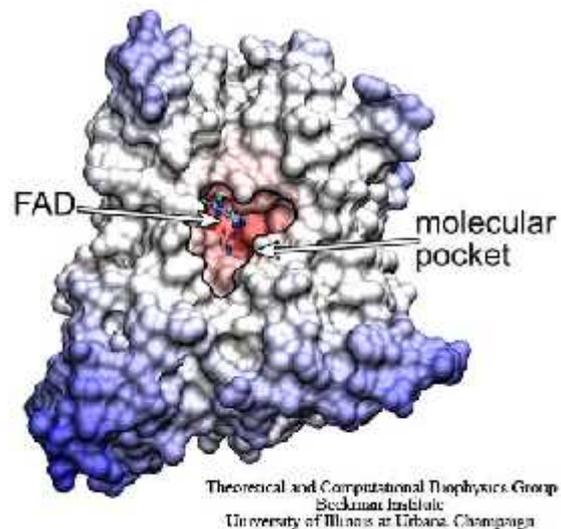
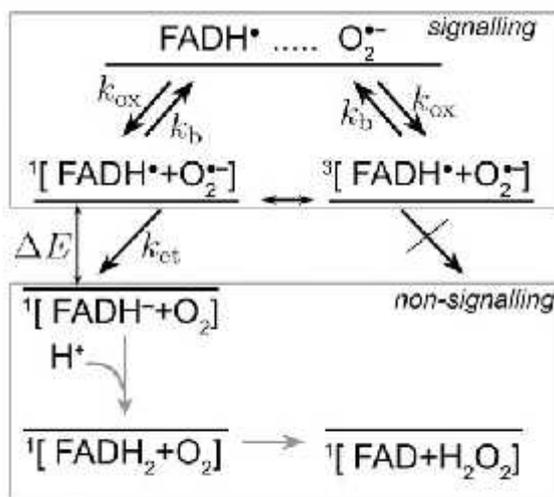
Slika 7. Svjetlom inducirani svjetlosni ciklus kod kriptokroma.

(<http://3.bp.blogspot.com/IRS1ALgz44/TjHEHbxuaqI/AAAAAAAAATE/UICHglshI8o/s1600/FADphotocycle.jpg>)

Međutim, signalno stanje kriptokroma ima limitirano trajanje. U aerobnim uvjetima, stabilna FADH molekula polako se vraća u početno FAD stanje (slika 7.). Ovaj proces još nije dobro shvaćen te se odvija na vremenskoj skali od jedne milisekunde. Povratna reakcija kriptokroma privukla je mnogo pažnje zbog indikacija da bi upravo ona mogla biti ključna na poveznica za razumijevanje funkcioniranja magnetorecepcije kod ptica.

4.2.1.1. SUPEROKSIDNI

Hipoteza da je molekula kisika uključena u magnetorecepciju još uvijek treba biti eksperimentalno potvrđena. Međutim, ideja je vrlo obavezujuća zbog toga što je radikal kisika ispodoptimalno devoid of hyperfine coupling, što dovodi do pojačanja efekata magnetskog polja. Dodatno, ovakav radikalni par bio bi konzistentan s istraživanjima utjecaja slabih radio-frekvencijskih oscilacija magnetskog polja na orijentaciju migratornih ptica. U istraživanju (Ritz i sur., 2009) ne samo da je pronađeno da odgovarajuće orijentacijsko ponašanje ovisi o jačini i kutu oscilirajućeg polja već i da minimalna jačina polja potrebna da poremeti orijentaciju ovisi o frekvenciji oscilirajućeg polja u ponašanju koje je slično rezonanciji koje bi se moglo predvidjeti ovakvim radikalnim parom.



Slika 8. Shematski prikaz reakcije semikinonskog FADH stanja flavinskog kofaktora u kriptokromu s O_2^- (<http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/reaction.jpg>)

Povratna reakcija kriptokroma vjerojatno uključuje superoksidni radikal O_2^- . Superoksidni radikal O_2^- se široko pojavljuje u prirodi može nastati kao produkt redukcije jednog elektrona molekularnog kisika (O_2). O_2^- je toksičan za stanice te je u fiziološkim uvjetima prisutan samo u niskim koncentracijama, što je vrlo dobro kontrolirano enzimom superoksid dismutazom.

Radikal molekularnog kisika O_2^- ulazi u molekularni džep kriptokroma (Slika), with a konstantnom stopom k_{ox} , formiraju radikalni par $[FADH+O_2^-]$, koji može biti ili u singlet ili triplet stanju (oznake $^1[...]$ or $^3[...]$, ovisno o stanju). Ako se radikalni par nalazi u singlet stanju, elektron s O_2^- radikala trebao bi se prenijeti na FADH radikal, budući da je energija

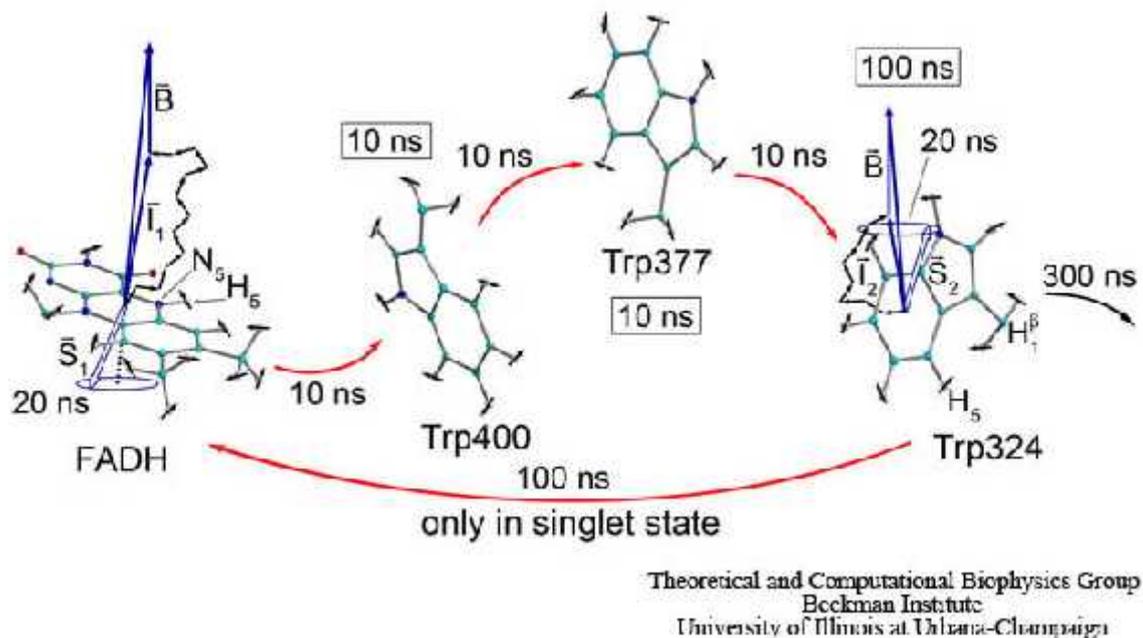
$^1[\text{FADH}^- + \text{O}_2]$ stanja niža od energije $^1[\text{FADH} + \text{O}_2^-]$ stanja. Prijenos elektrona je jedino mogu iz singlet stanja radikalnog para, s odgovarajućom konstantom k_{et} . Triplet stanje $^3[\text{FADH}^- + \text{O}_2]$ može proizvesti FADH^- samo nakon što se konvertira u singlet stanje $^1[\text{FADH}^- + \text{O}_2]$.

4.2.1.2. UTJECAJ MAGNETSKOG POLJA NA REAKCIJU AKTIVACIJE KRIPTOKROMA

Kriptokrom dolazi u aktivno (signalizirajuće) stanje procesom fotoredukcije. Međutim, kriptokrom se može vratiti u svoje ne-aktivno stanje ako se nespareni elektron FADH^- -a povratnom reakcijom vrati na jedan od tri triptofana. Ovaj povratni prijenos je ovisan o spinu elektrona te se može dogoditi jedino ako su spinovi dva nesparena elektrona na FADH^- i triptofana sveukupno u singlet (antiparalelnom) stanju umjesto u tripletu (paralelnom stanju). Spinovi nesparenih elektrona mijenjaju orijentaciju rotacije osi oko lokalnog magnetskog polja, koje se sastoji od doprinosa okružujuće jezgre, kao i od vanjskog magnetskog polja. Kako svaki od spinova mijenja orijentaciju rotacijske osi, mijenja se orijentacija jednog prema drugom.

Primjerice, ako spin započne u singletu (antiparalelno stanje), njihovo mijenjanje orijentacije rotacijske osi spinova će ih pomaknuti s početnog položaja te doprinijeti stvaranju tripleta. Na ovaj način, prisutnost vanjskog magnetskog polja može utjecati na precesiju (mijenjanje orijentacije rotacijske osi spinova) spinova elektrona te tako utjecati na količinu vremena koje spinovi provedu u singlet stanju. Ovo, zauzvrat utječe na vjerojatnost za povratni prijenos elektrona te time i na vrijeme koje kriptokrom provede u signalizirajućem

stanju.



Slika 9. Utjecaj magnetskog polja na aktivacijsku reakciju kriptokroma, odnosno na radikalne parove izme u FADH i triptofana u kriptokromu.

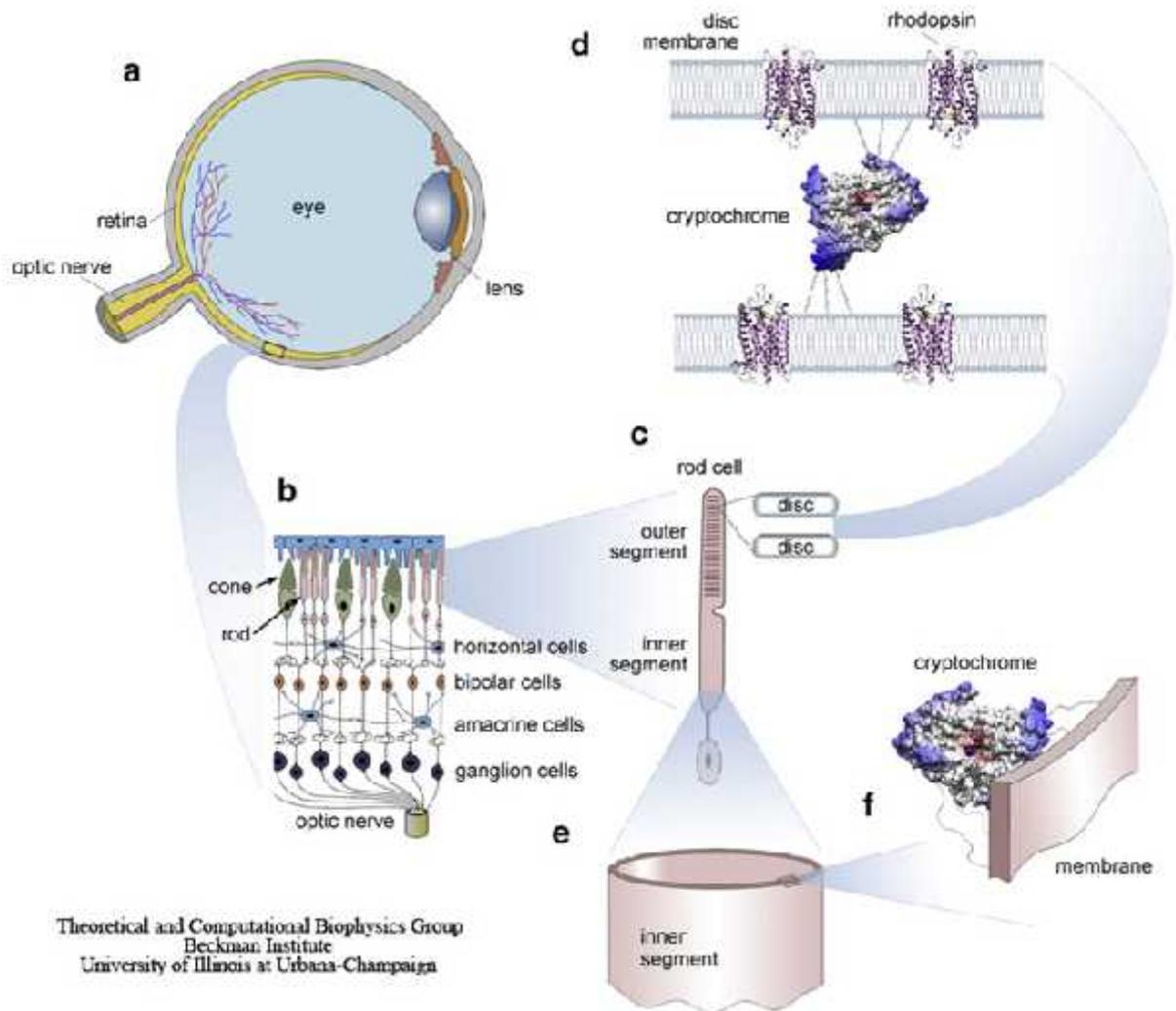
(http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/FADH_Trp_highlight_stamp.jpg)

4.2.1.3. ULOGA KRIPTOKROMA IMAGNETORECEPCIJA BAZIRANA NA VIDU KOD PTICA

Prou eni modeli magnetorepcije pretpostavljali su da su molekule koje tvore radikalne parove kruto fiksirane u prostoru, te je ova pretpostavka bila glavna zamjerka predloženoj hipotezi. Teoretski je istraženo (Solov'yov i sur., 2010) koliko je nereda dopušteno da bi se mogli formirati radikalni parovi te da bi proteinski baziran kompas u oku mogao ostati funkcionalan. Istraživanje je pokazalo da samo jedan rotacijski stupanj slobode proteina koji formira radikalne parove treba biti djelomi no ograni en, dok druga dva stupnja rotacijske slobode ne utje u na magnetorepcijska svojstva proteina. Rezultat ukazuje na to da je svaki membranski protein ograni en u svom kretanju kako bi funkcionirao kao magnetoreceptor baziran na parovima radikala.

Signaliziranje kriptokroma može raditi u oku zajednos normalnim vizualnim procesima vezanima uz rodopsin ili nezavisno od njih. Me utim, istraživanja (Solov'yov i sur., 2010) su pokazala da za osnovne kalkulacijske rezultate, to an na in signalnog

mehanizma nije važan. Pretpostavlja se da, trenutno nepoznata, kaskada aktivacije kriptokroma uključuje amplifikacijske korake koji rezultiraju sličnim stupnjem amplifikacije koji je već poznat preko rodopsin signalizirajuće kaskade (Slika 10).

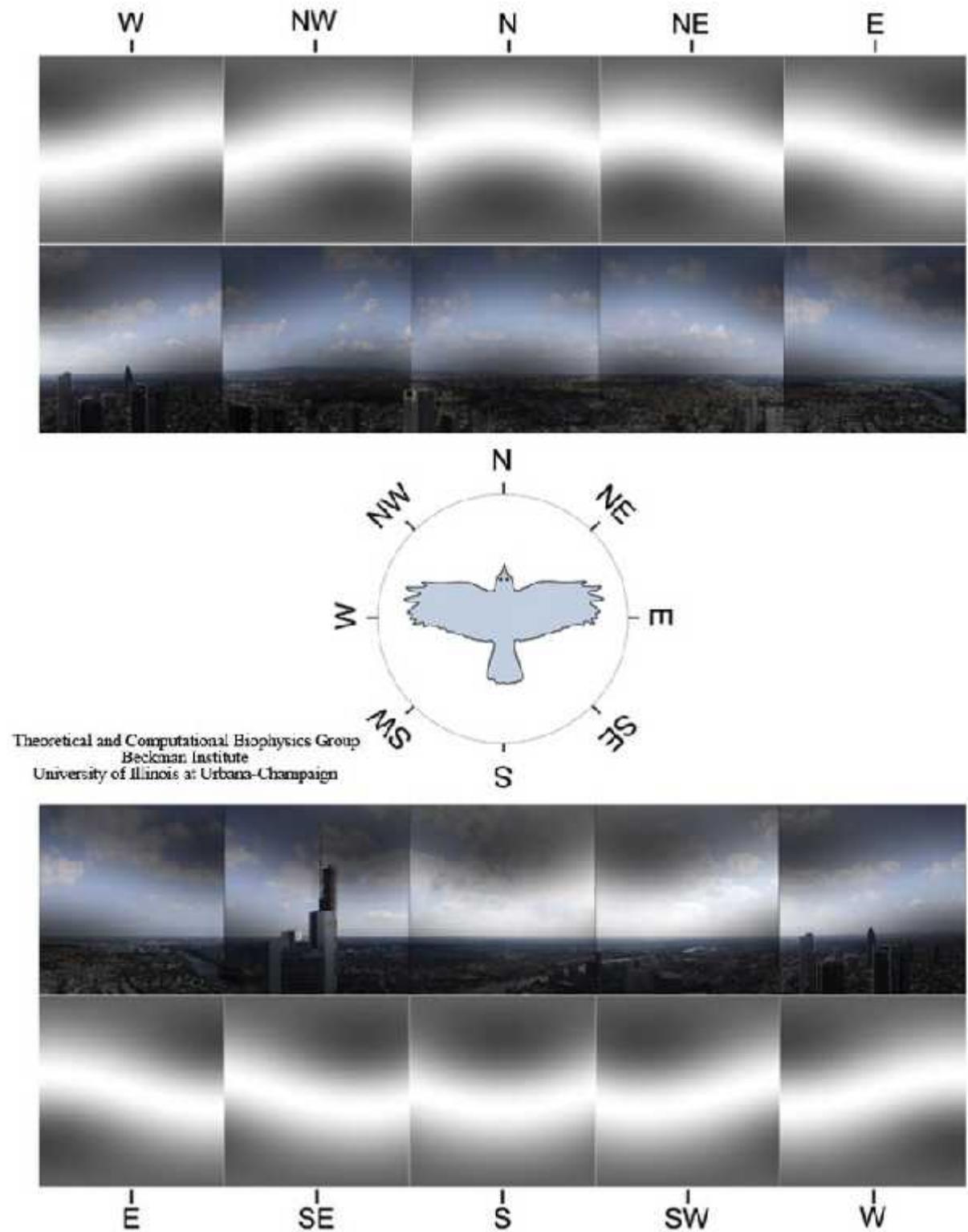


Slika 10. Shematski prikaz oka ptice te njegovih najvažnijih dijelova.

(http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/Signalling_cascade.jpg)

Matematičkim terminima, kompas ptica baziran na vidu je karakteriziran preko filtracijske funkcije, koja modelira modulaciju vizualnog signala primljenu preko magnetskog polja koje je zapaženo na retini ptica. Različiti faktori mogu utjecati na (Solov'ov i sur., 2010) oštrinu filtracijske funkcije, naročito, mogu se ponavljajuće akcije kriptokroma te na koji način dnevni i noćni režimi letenja mogu utjecati na magnetsko dobiven vizualni

uzorak na retini ptice te time na osjet magnetskog kompasa.



Slika 11. Vizualno polje ptice modificirano preko funkcije magnetskog filtra. Uzorci prikazuju pogled ptice prema 8 strana svijeta (N, NE, E, SE, S, SW, W, and NW). (http://1.bp.blogspot.com/-Yw_wZGGN56M/TjHFW-4ul_I/AAAAAAAAATM/9Urh7AQr5SQ/s1600/quantum+bird+vision)

4. 2. 2. DOKAZI KEMIJSKE MAGNETORECEPCIJE

Do danas, niti jedna kemijska reakcija na koju djeluje snaga Zemljinih magnetskih polja nije poznata. (Timmel i sur., 2004). Na neke reakcije koje uključuju mehanizam parova radikala djeluju polja jačine 1 milliTesla (Taraban i sur., 1997), ali ipak, intenzitet ovog polja je 20 puta jačine Zemljinog polja. Unatoč tome, modeli ukazuju da bi nužna osjetljivost mogla biti moguća pod barem nekoliko uvjeta (Canfield i sur., 2003; Cintolesi i sur., 2003). Iako još uvijek nema izravnog dokaza za kemijsku magnetorecepciju, nekoliko linija dokaza ukazuje na vezu između magnetorecepcije i vizualnog sustava. Elektrofiziološki odgovori na magnetska polja detektirana su u nekoliko dijelova površine mozga koji primaju projekcije iz vizualnog sustava (Wiltschko i Wiltschko, 1994; Beason i sur., 1994). Na primjer, jezgra bazalnog optičkog korijena (nBOR) kod golubova prima projekcije od retinalnih ganglijskih stanica a neki neuroni u nBOR-u i optičkom tectum-u odgovaraju izravnim promjenama u ambijetalnom magnetskom polju (Semm i sur., 1984; Semm i sur., 1986). Amplituda odgovora u nBOR-u ovisi o valnoj duljini svjetlosti koja ulazi u oko (Semm i sur., 1986) a odgovori na magnetska polja na obje lokacije nestali su kada vidni živac prerezao (Beason i sur., 1994).

Nekoliko istraživanja je također indiciralo na vezu između magnetorecepcije i pinealne žlijezde (Semm i sur., 1984; Deutschlander i sur., 1999). Elektrofiziološka snimanja golubljih pinealnih stanica otkrila su jedinice koje su odgovarale na postupne promjene u snazi Zemljinih magnetnih polja (Demaine i sur., 1985). Odgovori su bili reducirani, ali ne i uklonjeni, kada su optički živci te drugi izvori ulazne energije prema pinealnoj žlijezdi bili žestoki, što ukazuje na to da je jedan izvor magnetske osjetljivosti u samoj pinealnoj žlijezdi (Demaine i sur., 1985). Istraživanje na vodenjacima također je otkrilo da se magnetski smjer kojim su se vodenjaci orijentirali promijenio kada je pinealni kompleks bio osvijetljen svjetlom određene valne duljine, dok je takav odgovor izostao kada su se samo oči izložile svjetlosti (Deutschlander i sur., 1999).

Brojni eksperimenti ukazali su na to da se ponašanje ptica, vodenjaka i muha vezano uz magnetsku orijentaciju mijenja kada je životinja izložena određenim valnim duljinama svjetlosti (Lohmann i sur., 2000; Wiltschko i sur., 1993; Wiltschko i Wiltschko, 1999; Muheim i sur., 2002). Otkriveno je da ovakvi odgovori ovisni o valnoj duljini također variraju pri različitim intenzitetima svjetlosti (Muheim i sur., 2002; Wiltschko i sur., 2003) značajno je zakompliciralo osvijetljavanje ovog problema jer je apsorpcija svjetlosti općenito ovisna o valnoj duljini. Tako, ako je neka životinja izložena identičnom toku fotona dviju svjetlosti

različitih valnih duljina, moglo bi se činiti da je jedno svjetlo puno jače (svjetlije) od drugog, receptori za vid, magnetorecepciju, ili oboje mogli bi apsorbirati različite količine svjetla u ova dva uvjeta. Iz tog razloga, različenje u inak valnih duljina i intenziteta svjetlosti je gotovo nemoguće.

Još uvijek se nije pojavio neki prepoznatljiv uzorak među vrstama ali je zabilježen široki spektar valnih duljina i/ili efekata ovisnih o intenzitetu svjetlosti, uključujući i gubitak orijentacije, promjene u smjeru orijentacije te promjene u aksijalnoj orijentaciji (Wiltschko i Wiltschko, 1999; Muheim i sur., 2002; Wiltschko i sur., 2003; Wiltschko i Wiltschko, 2001; Wiltschko i sur., 2004). Predloženo je nekoliko zanimljivih modela kako bi se objasnili ovikompleksni rezultati, od kojih većina uključuje suprotnost između pretpostavljenog dominantnog mehanizma kratkih valnih duljina i subordinate mehanizma velikih valnih duljina (Wiltschko i sur., 2004; Ritz i sur., 2002). Međutim, još niti jedan model nije intenzivnije istražen.

Konačni dokaz koji se podudara s magnetorepcijski mehanizam parova radikala dolazi iz istraživanja koje je uključivalo polja radijske frekvencije. Reakcija radikalnih parova može biti ometena radio valovima približno iste energije koju ima interakcija među stanjima spinovima i Zemljinim magnetskim poljem (Canfield i sur., 1996; Henbest i sur., 2004). Ovo omogućava potencijalni dijagnostički test mehanizma magnetoreceptora. Broadband radijski šum (0.1–10.0 MHz) te konstantni frekvencijski signal od 7 MHz poremetio je magnetsku orijentaciju kod europskih crvenih vjetrova (Ritz i sur., 2004). Zanimljivo je da signal od 7 MHz nije uspio ometi orijentaciju kada je smjer širenja bio poravnat sa Zemljinim magnetskim poljem, dok su eksperimenti s poznatim reakcijama parova radikala pokazali u inak (iako varijabilne jakosti) neovisno o položaju polja radijskih frekvencija (Henbest i sur., 2004). Rezultati s pticama su ponovljeni korištenjem signala od 1.315 MHz, koji prema izračunima ima maksimalni ometajuću inak (Thalau i sur., 2005). U oba istraživanja, snaga oscilirajućeg polja bila je $\approx 1\%$ Zemljinog polja. Ovo i visoka frekvencija čine malo vjerojatnim da je radio signal imao u inak na receptore bazirane na magnetitu.

Ovaj obojavi i po etni rad s radijskim frekvencijama mogao bi potencijalno ojačati ako budu i ekperimenti otkriju akcijski spektar u kojem neke, ali ne sve, frekvencije imaju u inak (Thalau i sur., 2005). Ovakva specifičnost bi, u teoriji, trebala postojati (Canfield i sur., 1996; Ritz i sur., 2004). Slično, demonstracija da polja radijskih frekvencija nemaju ometajuću inak na ponašanje životinja koje se orijentiraju koristeći non-magnetic cues pomoglo bi eliminirati malu, ali postojeću mogućnost da u inak nisu direktno povezani s magnetorecepcijom.

Zahvaljuju i posebnim molekulama u retinama (kriptokromima), ptice kao što je europski crvenda mogu doslovno vidjeti magnetska polja. Ova polja izgledaju kao uzorci svjetlosti i sjene, ili čak i boje. Ova magnetorecepcijska sposobnost ovisi i bistrini slike u desnom oku. Ako je oko prekriveno zamagljenom folijom, ptice postaju dezorijentirane; ako se prekrije lijevo oko, navigacija se odvija nesmetano.



Slika 12.Europski crvenda ; gore desno- oko prekriveno folijom

(<http://blogs.discovermagazine.com/notrocketscience/files/2010/07/Robin.jpg>)

Kako bi se testirale granice ove sposobnosti, istraženo je što se događa kada se zamagli vid crvenda (Stapput i sur., 2010). Oba crvenda prekrivene su, prozirnomo folijom s jedne strane te zamagljenom s druge strane (Slika 12.). Obje su omogućile prolazak 70% svjetlosti, no zamagljena folija je kvarila oštrinu slike. Crvenda i su držani u kavezu dok nisu bili spremni za migraciju, kada su pušteni iz kaveza. Kako su se orijentirali i mijenjali smjer, ostavljali su ogrebotine na zidovima kaveza po kojima se moglo vidjeti u kojem smjeru su krenuli. Ove ogrebotine otkrile su da su crvenda i s oba otvorena oka letjeli prema sjeveru, kao što bi to činili i u divljini. Ako im je lijevo oko bilo zamagljeno također su se kretali u istom smjeru no ako im je bilo prekriveno desno oko, postali su dezorijentirani, kretaju i se u potpuno nasumičnim smjerovima. Ovaj pokus pokazao je da unutarnji kompas ne ovisi samo o svjetlosti- ptice također trebaju i bistru, oštru sliku u desnom oku kako bi se uspjele orijentirati u prostoru.

4.3. MAGNETIT

Raznolike skupine bakterija i jednostanih algi orijentira svoje kretanje uz linije magnetnog polja (Bazylinski i sur., 2004). Otkriveno da kristali magnetnih minerala magnetita (Fe_3O_4) i greigite (Fe_3S_4) leži ispod ove sposobnosti inspiriralo je potragu za sličnim mineralima u velikom broju raznolikih životinja. Magnetit je detektiran kod pčela, ptica, lososa, morskih kornjaka i velikog broja drugih životinja za koje je poznato da se orijentiraju prema Zemljinom magnetskom polju (Kirschvink i sur., 1985). Najviše magnetita izoliranog iz životinja bilo je u obliku single-domain magnetitnih kristala koji su slični onima nađenima kod magnetotaksinih bakterija (Bazylinski i sur., 2004). Kristali s jednom domenom su minijaturni (promjera ≈ 50 nm), trajno magnetizirani magneti koji se zakreću u poravnanjesa Zemljinim magnetskim poljem ako se mogu slobodno rotirati.

Single-domain magnetitni kristali mogu provoditi informacije iz geomagnetnog polja u životinjski sustav na nekoliko različitih načina (Kirschvink i sur., 2001; Kirschvink i sur., 1980; Kirschvink i sur., 1981). Jedna mogućnost je ta da takvi kristali vrše pritisak na sekundarne receptore (kao što su stretch receptori, stanice dlaka ili mehanoreceptori) kako se osjetice pokušavaju poravnati s geomagnetskim poljem. Alternativno, rotacija unutarstanih kristala magnetita može direktno otvoriti ionske kanale ako, na primjer, filamenta citoskeleta povežu kristale na kanale.

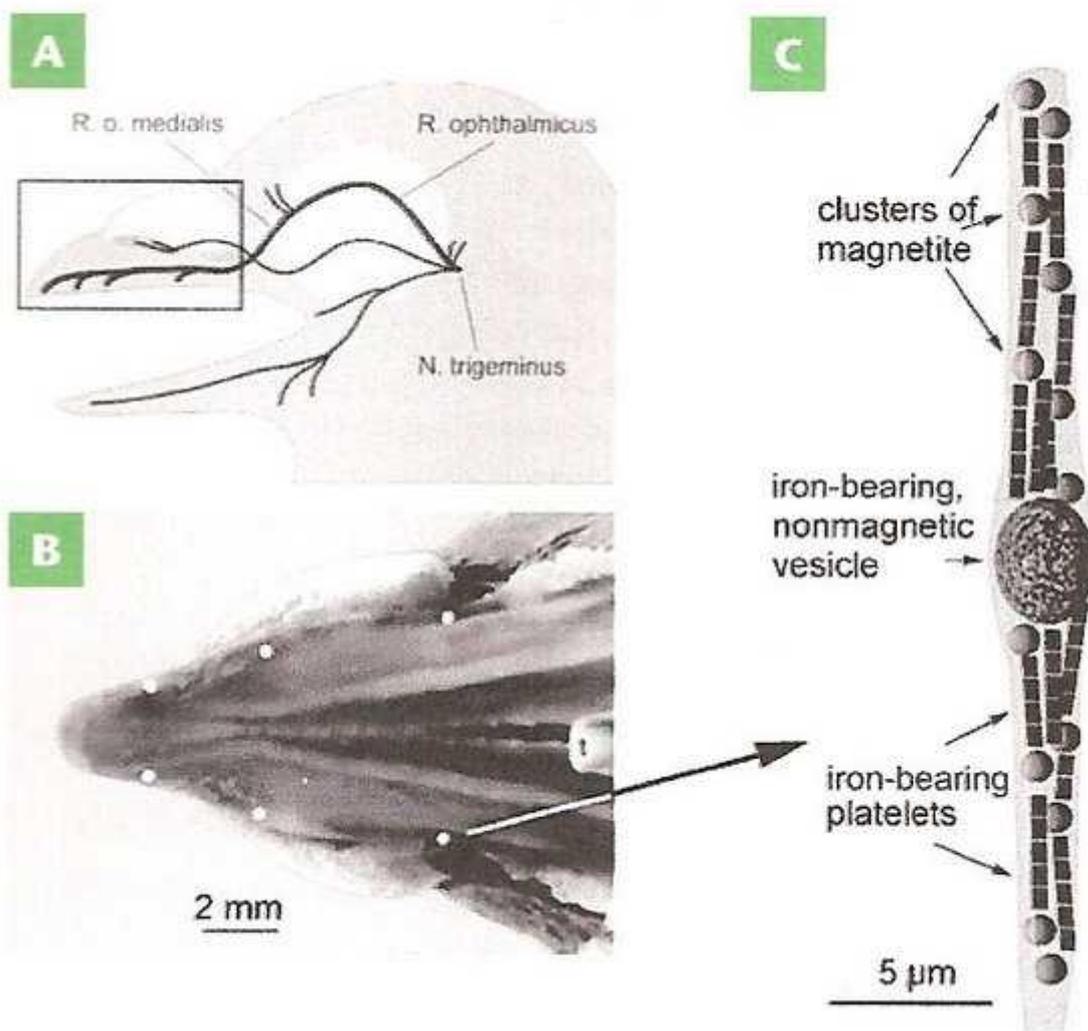
Kod nekih životinja, kristali magnetita su manji od veličine single-domain. Za ove manje kristale kaže se da su superparamagneti i imaju drugačija magnetna svojstva. Za razliku od single-domain kristala, oni nemaju stalni magnetski moment te se zbog toga ne mogu fizički rotirati u ravnini sa Zemljinim poljem (Shcherbakov i sur., 1999). Umjesto toga, magnetna os superparamagnetnog kristala prati os bilo kojeg ambijetalnog polja, iako oni sami ostaju nepokretni. In magnetskim poljima jačine Zemljinog magnetskog polja, superparamagnetni kristali mogu proizvesti dovoljno jaka polja da privuku ili odbiju obližnje kristale. Ove međukristalne interakcije imaju potencijal deformacije jezgre (matriksa) u kojoj je uklopljen klaster ovakvih kristala (Kirschvink i sur., 1981; Bacri i sur., 1996). Dodatno, cijeli klasteri superparamagnetnih kristala mogu privlačiti ili odbijati jedni druge pod nekim uvjetima (Davila i sur., 2003). Predloženi su mehanizmi koji bi mogli omogućiti životinjskom sustavu da detektira širenje ili skupljanje u pojedinom klasteru ili većem broju klastera (Shcherbakov i sur., 1999; Davila i sur., 2003; Beason i sur., 1995). Ovo, zauzvrat, pruža mogućnost i nađeno detektiranja smjera polja, njegovu intenzivnost ili oboje.

4.3.1. DOKAZI MAGNETORECEPCIJE BAZIRANE NA MAGNETITU

Da bi kristali magnetita mogli funkcionirati kao magnetoreceptori kod životinja, magnetit mora biti u kontaktu s živanim sustavom. Iako je ova poveznica predložena prije više od dva desetljeća, direktni anatomske dokazi su vrlo oskudni. Najviše dokaza dobiveno je proučavanjem pastrve (Walker i sur., 1997; Diebel i sur., 2000) i golubova (Fleissner i sur., 2001; Winklhofer i sur., 2001).

Kod pastrva, analize olfaktorne lamele korištenjem konfokalne mikroskopije otkrile su stanice koje sadrže single-domain kristale magnetita (Diebel i sur., 2000). Regija nosa pastrve koja sadrži ove stanice inervirana je rosnim živcem, koji je jedan ogranak petog kranijalnog živca (trigeminalni živac). Elektrofiziološka snimanja rosnog živca otkrila su jedinice koje odgovaraju na magnetski podražaj koji se sastoji od naglih promjena u intenzitetu polja. Ova otkrića dovela su do hipoteze da stanice nosa pastrve koje sadrže magnetit funkcioniraju kao magnetoreceptori i prenose informaciju prema mozgu putem trigeminalnog živca. Zbog toga što promjene smjera polja nisu izazvale reakciju jedinica u rosnom živcu (Walker i sur., 1997), predloženo je da pretpostavljeni receptori bazirani na magnetitu detektiraju intenzitet polja, parametar potencijalno koristan u osjetu magnetorecepcije. Međutim, još nije poznato da li pastrva ima osjet magnetorecepcije te se još uvijek mora pronaći jasna poveznica između živčanog sustava i pretpostavljenog receptora.

Kod ptica, kristali trovalentnog željeza za koje se smatra da su magnetit nastali su u području gornjeg kljuna (Fleissner i sur., 2003; Winklhofer i sur., 2001; Beason i sur., 1986; Hanzlik i sur., 2000). Ultrastrukturne analize ove anatomske regije u golubova otkrile su klastere ovih kristala unutar živanih završetaka (Slika 13.) te poredane uzduž stanične membrane (Fleissner i sur., 2003). Za razliku od magnetita s jednom domenom nastalog u riba (Diebel i sur., 2000), magnetitni kristali u kljunu golubova su superparamagnetični (Winklhofer i sur., 2001; Hanzlik i sur., 2000).



Slika 13. Smještaj magnetita u kljunu goluba

(http://people.eku.edu/ritchisong/554images/Migration_Navigation/Pigeon_beak_magnetite.jpg)

Zanimljiva sli nost kod riba i ptica je ta da što se ini da je u oba slu aja anatomska lokacija koja sadrži magnetit inervirana oftalmi kim ogrankom trigeminalnog živca (Fleissner i sur., 2003; Walker i sur., 1997; Dubbeldam i sur., 1998). Još dva nalaza potvr uju hipotezu da ogranci trigeminalnog živca inerviraju magnetoreceptore kod ptica. Prvo, rezanje oftalmi kog ogranka trajno prekida uvjetovani odgovor golubova koji su trenirani da razlikuju prisutnost ili odsutnost male magnetske anomalije (Mora i sur., 2004). Drugo, elektrofiziološka snimanja kod ptica ukazuju na to da specifi ni neuroni u trigeminalnom gangliju, u koji projektira oftalmi ki živac, odgovaraju na vrlo male promjene u intenzitetu vertikalnog polja kao što je 0.5% ja ine Zemljinog polja (Semm i sur., 1990). Predloženo je da ove stanice imaju funkciju u osjetu magnetorecepcije (Beason i sur., 1994).

Iako su izravni dokazi da magnetit ima funkciju u magnetorecepciji limitirani, dodatni sporadični dokazi dobiveni su eksperimentima s pulsnom magnetizacijom. Jako magnetsko polje kratkog trajanja može se koristiti kako bi se mijenjao smjer magnetizacije estica magnetita (Kalmijn i sur., 1978). Nedavne analize također indiciraju na to da takav magnetski puls također može narušiti superparamagnetne kristale pod nekoliko uvjeta (Winklhofer i sur., 2001). Pulsna magnetizacija, dakle, mijenja magnetoreceptore bazirane na magnetitu te tako mijenja i ponašanje životinja koje koriste ovu vrstu receptora kako bi dobile i odredile informacije o smjeru i položaju prema Zemljinom polju.

U nekoliko istraživanja, primjena snažnih magnetskih pulseva na ptice i kornjake ili je potpuno promijenilo smjer u kojem se te životinje prirodno kreću u ili ga je samo malo narušilo u usporedbi s kontrolnom grupom (Wiltschko i Wiltschko, 1995; Wiltschko i sur., 1994; Beason i sur., 1995; Beason i sur., 1997; Irwin i sur., 2005). Ovi rezultati su općenito interpretirani kao dokaz za magnetoreceptore bazirane na magnetitu iako niti druga objašnjenja ne mogu biti isključena (Wiltschko i Wiltschko, 1995), posebno, uzevši u obzir da pulsirajuća magnetska polja proizvode velika prolazna električna polja (Purcell, 1985).

Jaki magnetski pulsevi, hipotetski, mogu promijeniti receptore bazirane na magnetitu koji su dio osjeta kompasa, mape ili oboje. Međutim, nalazi kod ptica indiciraju da bi ovaj efekt prije imao utjecaja na osjet mape nego kompasa. Pulsirajuća polja utjecala su na odrasle ptice za koje se vjerovalo da se oslanjaju na informacije magnetske mape za navigaciju ali nisu imala nikakvog utjecaja na mlade ptice koje su završile svoju prvu migraciju leteći u dosljedan kompasni smjer (Munro i sur., 1997). U isto vrijeme, pulsna magnetizacija je znatno utjecala na magnetsku orijentaciju krtica (mole rats), koje imaju magnetski kompas ali se vjeruje da nemaju osjet mapiranja (Marhold i sur., 1997). Ovi rezultati naglasili su mogućnost da receptori bazirani na magnetitu mogu imati različite funkcionalne uloge kod različitih životinja.

5. KOMPASI, MAPE I MEHANIZMI

Sva tri opisana mehanizma ine se sposobnima u pružanju informacija o smjeru koje bi se mogle koristiti kao osjet magnetskog kompasa. Me utim, informacije dobivene iz polja nisu uvijek iste. Indukcijski model te neki single-domain magnetitni modeli sposobni su detektirati polarnost polja (odnosno, mogu razlikovati magnetski sjever od juga) (Kalmijn, 1988; Kirschvink i sur., 1981), no niti jedan model baziran na kemijskoj magnetorecepciji ili superparamagnetizmu ne može to isto (Ritz i sur., 2000; Davila i sur., 2003).

Zanimljivo je da kod životinja postoje dva funkcionalno razli ita tipa magnetskih kompasa. Polarni kompasi, koji su prisutni kod jastoga (Lohmann i sur., 1995), lososa (Quinn i sur., 1981) i krtica (Marhold i sur., 1997), odre uju sjever koriste i polarnost komponente horizontalnog polja. Nasuprot tome, aksijalni kompasoptica (Wiltschko i Wiltschko, 1995; Wiltschko, R. & Wiltschko, 1972) i morskih kornja a (Light i sur., 1993) o ito ne detektiraju polarnost polja (sjever- jug) nego umjesto toga definiraju smjer kretanja prema jednom polukao smjer uz Zemljinu površinu u kojem je kut formiran izme u vektora magnetskog polja i gravitacijskog vektora najmanji. Neki daždevnjaci imaju oba tipa kompasa te ih koriste za razli ite radnje (Phillips, 1986).

Iz razloga što neki predloženi magnetoreceptorski mehanizmi mogu detektirati polarnost, dok drugi ne mogu, bilo bi mogu e zaklju iti da polarni i aksijalni kompasi imaju razli ite mehanizme, me utim to ne mora bit slu aj. Primjerice, single-domain magnetitni kristali mogu potencijalno nositi receptore koju su ili sposobni ili nesposobni za detekciju polarnosti polja (Kirschvink i sur., 1981; Yorke, 1985). Dodatno, više neuronsko procesuiranje esto rezultira u ponašanju koje ni približno ne pokazuje naznake osobina receptora.

Sva tri mehanizma ine se sposobnima u detektiranju bar nekog od elemenata Zemljinog polja koji se može iskoristiti za odre ivanje geografske lokacije. Kako bi detektirala inklinaciju linija polja, životinja bi trebala integrirati informacije dobivene putem magnetoreceptorskog sustava s informacijama dobivenim iz sustava koji osje a gravitaciju. Suprotno tome, o ekivano je da razli iti mehanizmi imaju razli ite stupnjeve osjetljivosti, odnosno podražljivosti na jakost polja. Receptori bazirani na single-domain ili superparamagnetnom magnetitumogli bi detektirati vrlo male promjene u intenzitetu polja (Yorke, 1985), dok kemijski i indukcijski mehanizmi to vjerojatno ne bi mogli (Ritz i sur., 2000; Rosenblum i sur., 1985). Kod kemijskog modela, limitacija se odnosi na mali u inak ja ine polja na predložene reakcije (Ritz i sur., 2000; Schulteni sur, 1986). Kod indukcijskog modela, teško e proizlaze iz toga što bi životinja morala precizno odrediti i

svoju brzinu i magnitudu pozadinskog (pasivnog) elektri nog polja u svom okruženju. Uzevši u obzir da bi životinja koja koristi magnetsku mapu trebala detektirati relativno male promjene u polju

(Moore, 1980; Gould, 1982; Gould, 1998), osjet magnetske mape o ito nije povezan niti s kemijskim niti indukcijskim mehanizmom.

6. ZAKLJUČAK

Tri fizički prihvatljiva mehanizma predložena su kao objašnjenje za magnetorecepciju kod životinja. Nedavna dostignuća i dosljedna su hipotezi da magnetski kompas baziran na magnetorecepciji postoji kod ptica a receptori bazirani na magnetitu koji vjerojatno funkcioniraju kao osjet magnetske mapesu zabilježeni kod ptica i riba. Unato mnogim uspješnim istraživanjima u ovom polju, primarni magnetoreceptori nisu sa sigurnošću u identifikirani niti kod jedne životinje te tako na ini rada transdukcije magnetskog osjeta ostaju nepoznati.

Iako su istraživanja magnetorecepcije započela kao bihevioralne studije, takve studije ne mogu same po sebi jasno objasniti transdukcijske procese koji se događaju na staničnoj razini. Daljnji napori da se inkorporira širok raspon modernih neuroznanstvenih tehnika u istraživanja magnetorecepcije prijeko su potrebna te se ve na veliko izvode.

Paralelno s time potrebno je identificirati novi modelni sustav u kojemu se može istraživati magnetorecepcija. Migratorni kralježnjaci, kao što su ptice i morske kornjake pokazale su se povoljnima za bihevioralne eksperimente ali nisu idealne za rad u području neurobiologije, mikroskopije i genetike. Otkrivena da magnetska osjetila postoje kod *Danio rerio* (Shcherbakovi sur., 2005), *Drosophila melanogaster* (Phillips i sur., 1993) te *Tritonia diomedea*, mekušca s vrlo jednostavnim živanim sustavom (Wang i sur., 2003) već su se pokazala kao odlične smjernice ka budućem razumijevanju magnetorecepcije.

7. LITERATURA

- Adair, R. K. Static and low-frequency magnetic field effects: health risks and therapies. *Rep. Prog. Phys.* **63**, 415–454 (2000)
- Ahmad, Galland, Ritz, Wiltschko and Wiltschko. Magnetic intensity affects cryptochrome-dependent responses in *Arabidopsis thaliana*. *Planta* **225**, 615–624 (2007)
- Bacri, J. C. *et al.* Flattening of ferro-vesicle undulations under a magnetic field. *Europhys. Lett.* **33**, 235–240 (1996)
- Baker R. R. Human Navigation and Magnetoreception (Manchester University Press, UK, 1989)
- Bazylnski, D. A. & Frankel, R. B. Magnetosome formation in prokaryotes. *Nature Rev. Microbiol.* **2**, 217–230 (2004)
- Beason, R. C. & Brennan, W. J. Natural and induced magnetization in the bobolink, *Dolichonyx oryzivorus* (Aves: Icteridae). *J. Exp. Biol.* **125**, 49–56 (1986)
- Beason, R. C. & Semm, P. in *Biological Effects of Electric and Magnetic Fields* Vol. **1** (ed. Carpenter, D. O.) 241–260 (Academic, New York, USA, 1994)
- Beason, R. C. *et al.* Behavioural evidence for the use of magnetic material in magnetoreception by a migratory bird. *J. Exp. Biol.* **198**, 141–146 (1995)
- Beason, R. C. *et al.* Pigeon homing: effects of magnetic pulses on initial orientation. *Auk* **114**, 405–415 (1997)
- Cain, S. D. *et al.* Magnetic orientation and navigation in marine turtles, lobsters, and molluscs: concepts and conundrums. *Integr. Comp. Biol.* **45**, 539–546 (2005)
- Canfield, J. M., Belford, R. L. & Debrunner P. G. Calculations of Earth-strength steady and oscillating magnetic field effects in coenzyme B12 radical pair systems. *Mol. Phys.* **89**, 889–930 (1996)
- Cashmore, A. R. *et al.* Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals. *Science* **284**, 760–765 (1999).
- Cintolesi, F. *et al.* Anisotropic recombination of an immobilized photoinduced radical pair in a 50- μ T magnetic field: a model avian photomagnetoreceptor. *Chem. Phys.* **294**, 385–399 (2003)
- Davila, A. F. *et al.* A new model for a magnetoreceptor in homing pigeons based on interacting clusters of superparamagnetic magnetite. *Phys. Chem. Earth* **28**, 647–652 (2003)

- Demaine, C. & Semm, P. The avian pineal gland as an independent magnetic sensor. *Neurosci. Lett.* **62**, 119–122 (1985)
- Deutschlander, M. E. *et al.* Extraocular magnetic compass in newts. *Nature* **400**, 324–325 (1999)
- Diebel, C. E. *et al.* Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature* **406**, 299–302 (2000)
- Dubbeldam, J. L. in *The Central Nervous System of Vertebrates* Vol. **3** (eds Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H. J. & Nicholson, C.) 1525–1636 (Springer, Berlin, Germany, 1998)
- Edmonds, D. *Electricity and Magnetism in Biological Systems* (Oxford Univ. Press, Oxford, 2001)
- Eveson, R. W. *et al.* The effects of weak magnetic fields on radical recombination reactions in micelles. *Int. J. Rad. Biol.* **76**, 1509–1522 (2000).
- Fleissner, G. E. *et al.* Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *J. Comp. Neurol.* **458**, 350–360 (2003)
- Giovani, B. *et al.* Light-induced electron transfer in a cryptochrome blue-light photoreceptor. *Nature Struct. Biol.* **10**, 489–490 (2003)
- Gould, J. L. & Able, K. P. Human homing – an elusive phenomenon. *Science* **212**, 1061–1063 (1981).
- Gould, J. L. Sensory bases of navigation. *Curr. Biol.* **8**, R731–R738 (1998)
- Gould, J. L. The map sense of pigeons. *Nature* **296**, 205–211 (1982)
- Grissom, C. B. Magnetic field effects in biology: a survey of possible mechanisms with emphasis on radical pair recombination. *Chem. Rev.* **95**, 3–24 (1995)
- Henbest, K. B. *et al.* Radio frequency magnetic field effects on a radical recombination reaction: a diagnostic test for the radical pair mechanism. *J. Am. Chem. Soc.* **126**, 8102–8103 (2004)
- Irwin, W. P. & Lohmann, K. J. Disruption of magnetic orientation in hatchling loggerhead sea turtles by pulsed magnetic fields. *J. Comp. Physiol.* **A191**, 475–480 (2005)
- Kalmijn, A. J. in *Animal Migration, Navigation, and Homing* (eds Schmidt-Koenig, K. & Keeton, W. T.) 347–353 (Springer, Berlin, Germany, 1978)
- Kalmijn, A. J. in *Handbook of Sensory Physiology* Vol III/3 (ed. Fessard, A.) 147–200 (Springer, Berlin, Germany, 1974)
- Kalmijn, A. J. in *International Conference on Comparative Physiology, 'Comparative Physiology of Sensory Systems', Crans-sur-Sierre, Switzerland, 14–18 Jun 1982* (eds Bolis, L., Keynes, R. D. & Maddrel, S. H. P.) 525–560 (1984)

Kalmijn, A. J. in *Sensory Biology of Aquatic Animals* (eds Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N. & Tavolga, W. N.) 151–186 (Springer, Berlin, Germany, 1988)

Kalmijn, A. J. The electric sense of sharks and rays. *J. Exp. Biol.***55**, 371–383 (1971)

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

Kirschvink, J. L. Birds, bees and magnetism: a new look at the old problem of magnetoreception. *Trends Neurosci.* **5**, 160–167 (1982)

Kirschvink, J. L. *et al.* *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms* (Plenum, New York, USA, 1985)

Kirschvink, J. L. Magnetite biomineralization and geomagnetic sensitivity in animals: an update and recommendations for future study. *Bioelectromagnetics***10**, 239–259 (1989)

Kirschvink, J. L., Walker, M. M. & Diebel, C. E. Magnetite-based magnetoreception *Curr. Opin. Neurobiol.***11**, 462–467 (2001)

Klimley, A. P. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Mar. Biol.***117**, 1–22 (1993)

Leask, M. J. M. A physicochemical mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons. *Nature***267**, 144–145 (1977)

Lednev, V. V. Possible mechanism for the influence of weak magnetic fields on biological systems. *Bioelectromagnetics***12**, 71–75 (1991)

Liboff, A. R. Electric-field ion cyclotron resonance. *Bioelectromagnetics***18**, 85–87 (1997)

Light, P. *et al.* Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *J. Exp. Biol.***182**, 1–10 (1993)

Lohman Kenneth J., Q&A: Animal behaviour: Magnetic-field perception, *Nature* 464, 1140–1142(22 April 2010)

Lohmann, K. J. & Johnsen, S. The neurobiology of magnetoreception in vertebrate animals. *Trends Neurosci.***23**, 153–159 (2000).

Lohmann, K. J. *et al.* Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems. *J. Exp. Biol.***198**, 2041–2048 (1995)

Marhold, S. *et al.* A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften***84**, 421–423 (1997)

McElhinney T. N. W., Senanayake W. E., J. Geophys. Res. 85, 3523 (1980). B. A. Buffett. Earth's Core and the Geodynamo. *Science*, vol. 288 (5473), 2000, pp. 2007 - 2012. DOI: 10.1126/science.288.5473.2007.)

Meyer, C. G., Holland, K. N. & Papastamatiou Y. P. Sharks can detect changes in the geomagnetic field. *J. R. Soc. Interface***2**, 129–130 (2005)

Möller, A. *et al.* Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass. *Naturwissenschaften***91**, 585–588 (2004)

Montgomery, J. C. Dogfish horizontal canal system: responses of primary afferent, vestibular and cerebellar neurons to rotational stimulation. *Neuroscience***5**, 1761–1769 (1980)

Moore, B. R. Is the homing pigeon's map geomagnetic? *Nature***285**, 69–70 (1980)

Mora, C. V. *et al.* Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature***432**, 508–511 (2004)

Mouritsen, H. *et al.* Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA***101**, 14294–14299 (2004)

Muheim, R., Backman, J. & Akesson, S. Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light. *J. Exp. Biol.***205**, 3845–3856 (2002)

Munro, U. *et al.* Evidence for a magnetite-based navigational 'map' in birds. *Naturwissenschaften***84**, 26–28 (1997)

Nemec, P. *et al.* Neuroanatomy of magnetoreception: the superior colliculus involved in magnetic orientation in a mammal. *Science***294**, 366–368 (2001)

Nemec, P., Burda, H. & Oelschlager, H. H. A. Towards the neural basis of magnetoreception: a neuroanatomical approach. *Naturwissenschaften***92**, 151–157 (2005)

Paulin, M. G. Electroreception and the compass sense of sharks. *J. Theor. Biol.***174**, 325–339 (1995)

Phillips, J. B. & Borland, S. C. Behavioural evidence for use of a light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate. *Nature***359**, 142–144 (1992)

Phillips, J. B. & Sayeed, O. Wavelength-dependent effects of light on magnetic compass orientation in *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol. A***172**, 303–308 (1993)

Phillips, J. B. Two magnetoreception pathways in a migratory salamander. *Science***233**, 765–767 (1986)

Presti, D. & Pettigrew, J. D. Ferromagnetic coupling to muscle receptors as a basis for geomagnetic field sensitivity in animals. *Nature***285**, 99–101 (1980)

Purcell, E. M. *Electricity and Magnetism: Berkeley Physics Course Vol. 2* (McGraw-Hill, New York, USA, 1985)

Quinn, T. P. *et al.* Magnetic field detection in sockeye salmon. *J. Exp. Zool.***217**, 137–142 (1981)

Ritz T., Wiltschko R., Hore P. J., Rodgers C. T., Stapput K., Thalau P., Timmel C. R. and Wiltschko W.. Magnetic Compass of Birds Is Based on a Molecule with Optimal Directional Sensitivity. *Biophys. J.* **96**, 3451-3457 (2009)

Ritz, T. et al. A model for vision-based magnetoreception in birds. *Biophys. J.* **78**, 707–718 (2000)

Ritz, T. *et al.* Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature* **429**, 177–180 (2004)

Ritz, T., Dommer, D. H. & Phillips, J. B. Shedding light on vertebrate magnetoreception. *Neuron* **34**, 503–506 (2002)

Rosenblum, B. *et al.* in *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms* (eds Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & MacFadden, B. J.) 365–384 (Plenum, New York, USA, 1985)

Schulten, K. & Windemuth, A. in *Biophysical Effects of Steady Magnetic Fields* (eds Maret, G., Boccara, N. & Kiepenheuer, J.) 99–106 (Springer, Berlin, USA, 1986)

Semm, P. & Beason, R. C. Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink. *Brain Res. Bull.* **25**, 735–740 (1990)

Semm, P. & Demaine, C. Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system. *J. Comp. Physiol. A* **159**, 619–625 (1986)

Semm, P. *et al.* in *Avian Navigation* (eds Papi, F. & Walraff, H. G.) 329–337 (Springer, New York, USA, 1982)

Semm, P. *et al.* Neural basis of the magnetic compass: interactions of visual, magnetic and vestibular inputs in the pigeon's brain. *J. Comp. Physiol. A* **155**, 283–288 (1984)

Shcherbakov, D. *et al.* Magnetosensation in zebrafish. *Curr. Biol.* **15**, R161–R162 (2005)

Shcherbakov, V. P. & Winklhofer, M. The osmotic magnetometer: a new model for magnetite-based magnetoreceptors in animals *Eur. Biophys. J.* **28**, 380–392 (1999)

Solov'yov, Mouritsen, Schulten. Acuity of a cryptochrome and vision based magnetoreception system in birds. *Biophysical Journal*, 99:40-49, 2010. (PMC: 2895366)

Stapput et al., Magnetoreception of Directional Information in Birds Requires Nondegraded Vision, *Current Biology* (2010), doi:10.1016/j.cub.2010.05.070

Taraban, M. B. *et al.* Magnetic field dependence of electron transfer and the role of electron spin in heme enzymes: horseradish peroxidase. *J. Am. Chem. Soc.* **119**, 5768–5769 (1997)

Thalau, P. *et al.* Magnetic compass orientation of migratory birds in the presence of a 1.315 MHz oscillating field. *Naturwissenschaften* **92**, 86–90 (2005)

- Timmel, C. R. & Henbest, K. B. A study of spin chemistry in weak magnetic fields. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A***362**, 2573–2589 (2004)
- Vacha, M. & Soukopova, H. Magnetic orientation in the mealworm beetle *Tenebrio* and the effect of light. *J. Exp. Biol.***207**, 1241–1248 (2004)
- Walker, M. M. *et al.* Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature***390**, 371–376 (1997)
- Walker, M. M., Diebel, C. E. & Kirschvink, J. L. in *Sensory Processing in Aquatic Environments* (eds Collin, S. P. & Marshall, N. J.) 53–74 (Springer, New York, USA, 2003)
- Wang, J. H., Cain, S. D. & Lohmann, K. J. Identification of magnetically responsive neurons in the marine mollusc *Tritonia diomedea*. *J. Exp. Biol.***206**, 381–388 (2003)
- Weaver, J. C., Vaughan, T. E. & Astumian, R. D. Biological sensing of small field differences by magnetically sensitive chemical reactions. *Nature***405**, 707–709 (2000)
- Wehner, R. & Labhart, T. Perception of the geomagnetic field in the fly, *Drosophila melanogaster*. *Experientia***26**, 967–968 (1970)
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. *Magnetic Orientation in Animals* (Springer, Berlin, Germany, 1995).
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. Light-dependent magnetoreception in birds: the behaviour of European robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *J. Exp. Biol.***204**, 3295–3302 (2001)
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften***89**, 445–452 (2002)
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. Migratory orientation of European robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. *J. Comp. Physiol. A***177**, 363–369 (1995)
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European robins, *Erithacus rubecula*. *J. Comp. Physiol. A***184**, 295–299 (1999)
- Wiltschko, W. *et al.* A magnetic pulse leads to a temporary deflection in orientation of migratory birds. *Experientia***50**, 697–700 (1994)
- Wiltschko, W. *et al.* Light-dependent magnetoreception in birds: analysis of the behaviour under red light after pre-exposure to red light. *J. Exp. Biol.***207**, 1193–1202 (2004)
- Wiltschko, W. *et al.* Magnetic orientation in birds: non-compass responses under monochromatic light of increased intensity. *Proc. R. Soc. Lond. B***270**, 2133–2140 (2003)
- Wiltschko, W. *et al.* Red light disrupts magnetic orientation in migratory birds. *Nature***364**, 525–527 (1993)

Winklhofer, M. E. *et al.* Clusters of superparamagnetic magnetite particles in the upper-beak tissue of homing pigeons: evidence of a magnetoreceptor. *Eur. J. Mineral.* **13**, 659–669 (2001)
Yorke, E. D. in *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms* (eds Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & MacFadden, B. J.) 233–242 (Plenum, New York, USA, 1985)

[http://1.bp.blogspot.com/-Yw_wZGGN56M/TjHFW-](http://1.bp.blogspot.com/-Yw_wZGGN56M/TjHFW-4ul_IAAAAAAAAATM/9Urh7AQR5SQ/s1600/quantum+bird+vision)

[4ul_IAAAAAAAAATM/9Urh7AQR5SQ/s1600/quantum+bird+vision](http://1.bp.blogspot.com/-Yw_wZGGN56M/TjHFW-4ul_IAAAAAAAAATM/9Urh7AQR5SQ/s1600/quantum+bird+vision)

<http://3.bp.blogspot.com/IRS1ALgz44/TjHEHbxuaqI/AAAAAAAAATE/UICHglshI8o/s1600/FADphoto/cycle.jpg>

http://3.bp.blogspot.com/-Jz8zJrs7-mo/TjHDC_Xa88I/AAAAAAAAATA/5_Yycaj7I-o/s1600/cryptochrome.png

<http://blogs.discovermagazine.com/notrocketscience/files/2010/07/Robin.jpg>

<http://en.wikipedia.org/wiki/File:Geomagnetisme.svg>

<http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbase/magnetic/imgmag/mearthbar.gif>

http://people.eku.edu/ritchisong/554images/Migration_Navigation/Pigeon_beak_magnetite.jpg

http://www.hep.yorku.ca/menary/biophysics/shark_inductive_magnetoreception.jpg

http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/bird_plant_composite_small.jpg

http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/FADH_Trp_highlight_stamp.jpg

<http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/reaction.jpg>

http://www.ks.uiuc.edu/Research/cryptochrome/Images/Signalling_cascade.jpg

<http://www.nature.com/nature/journal/v464/n7292/images/4641140a-f1.0.jpg>

8. SAŽETAK

Zemljino magnetsko polje može se opisati kao magnetni dipol koji se može iskoristiti kao kompas upotrebljiv za navigaciju.

Magnetorecepcija je sposobnost mnogih životinjskih vrsta da detektiraju magnetsko polje kako bi odredili smjer, visinu te poziciju u prostoru te pomažu u tog osjeta imaju sposobnost navigacije u prostoru. Najviše je proučena kod ptica, a ova je detekcija Zemljinog magnetskog polja vrlo važna za navigaciju tokom migracija. Osim ptica, ovu sposobnost posjeduju mnoge druge vrste među kojima su bakterije, gljive, kukci (naročito pčele) te više životinje kao što su kornjače, rakovi, morski psi i raže. Iako su provedena brojna istraživanja, još uvijek nije do kraja razjašnjeno funkcioniranje magnetoreceptora. Nekoliko faktora čini lociranje magnetoreceptora iznimno teškim. Jedan od njih je činjenica da magnetsko polje slobodno prolazi kroz biološko tkivo.

Tokom zadnja tri desetljeća predložen je veliki broj različitih mehanizama koji bi mogli pružiti osnovu za detektiranje magnetskih polja. Među tim najnovijim istraživanjima fokusirala su se na tri mogućnosti: elektromagnetsku indukciju, kemijske reakcije ovisne o magnetskom polju te biogeni magnetit. Među ovim triju mehanizmima, možda najzanimljiviji je onaj koji se odnosi na kemijsku magnetorecepciju. Ako se magnetorecepcija pojavljuje u fotoreceptorima, tada postoji zanimljiva mogućnost da proces uključuje kriptokrome, grupu fotosenzitivnih proteina koji su uključeni u cirkadijalni sustav biljaka i životinja.

8. SUMMARY

Earth's magnetic field can be described as a magnetic dipole, which can be used as a useful compass for navigation.

Magnetoreception is the the ability of many species to detect the magnetic field in order to determine the direction, height and position in space and by using these senses, they are capable of navigating in space. It is most studied in birds, whose detection of Earth's magnetic field is very important for navigation during migrations. In addition to birds, this ability have many other species including bacteria, fungi, insects (especially bees) and the higher animals such as turtles, crabs, sharks and rays. Although numerous studies have been conducted, it is still not fully clarified how magnetoreceptors function. Several factors makes locating magnetoreceptors extremely difficult. One of them is the fact that the magnetic field passes freely through biological tissue.

During the last three decades there has been suggested a number of different mechanisms that could provide the basis for detecting magnetic fields. But the latest researches are focused on three possibilities: electromagnetic induction, chemical reactions depending on the magnetic field, and biogenic magnetite. Among these three mechanisms, perhaps most important is that referring to the chemical magnetoreception. If magnetoreception occurs in photoreceptors, then there is the interesting possibility that the process involves cryptochrome, photosensitive group of proteins that are involved in the circadian system of plants and animals.

