

# 动物地磁导航机制研究进展

张兵芳<sup>①②③</sup> 田兰香<sup>①②\*</sup>

① 中国科学院地质与地球物理研究所地球与行星物理重点实验室 北京 100029; ② 中-法生物矿化与纳米结构联合实验室 北京 100029; ③ 中国科学院大学 北京 100049

**摘要:** 地磁场是地球重要的物理场, 它不仅能保护地球生物免受太阳风及其他宇宙射线的伤害, 阻挡地球生命赖以生存的大气圈和水圈被剥蚀, 为地球生物提供一个温和的生存进化环境, 而且其强度、偏角和倾角能为动物迁徙提供定位导航参考。目前, 行为学研究已经发现许多鸟类、爬行类、两栖类、哺乳类等动物都能够利用地磁场导航。动物感知地磁场的磁感受器 (magnetoreceptor)、磁信息的感知机制和信号传递通路一直是动物地磁导航研究的焦点和难点, 但目前对它们的了解并不十分清楚。基于国内外学者最近的研究成果, 本文首先介绍三种主要的磁感知机制及其相应的证据: 电磁感应、基于光受体的磁感知及基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知。其次, 总结鸟类基于光受体和磁铁矿纳米颗粒的磁感知神经通路和相应的磁信息响应脑区: (1) 眼睛视网膜上光依赖的磁感受器——隐花色素通过视觉通路与大脑联系获取准确方向信息; (2) 上喙或内耳中的磁铁矿纳米颗粒磁感受器, 通过三叉神经或内耳听壶传入神经将感知的磁场强度信息传至脑干前庭区域, 获得“导航图”信息。最后, 简要总结近年来哺乳动物地磁导航的研究进展, 并指出动物地磁导航研究当前亟待解决的几个重要科学问题。

**关键词:** 地磁场; 动物地磁导航; 感磁机制; 神经通路

中图分类号: Q952, Q64 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2015) 05-801-19

## Progresses in the Mechanisms of Animal Geomagnetic Navigation

ZHANG Bing-Fang<sup>①②③</sup> TIAN Lan-Xiang<sup>①②\*</sup>

① *Key Laboratory of Earth and Planetary Physics, Institute of Geology and Geophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029;* ② *France-China Bio-Mineralization and Nano-Structure Laboratory, Beijing 100029;* ③ *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

**Abstract:** Geomagnetic field (GMF) is an important geophysical field of the planet Earth. It is the field that shields organisms from the solar wind and other cosmic rays, and plays an important role in protecting the atmosphere and hydrosphere escape from earth which are crucial to life survival to provide a mild survival habitability of our planet planet. Besides, it is widely recognized that the intensity, declination and inclination of the GMF can provide navigational reference information for animals during their migration. It has been found that diverse animals, including birds, reptiles, amphibians, mammals and other animals, can use the

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 41374074, 41330104), 中国科学院科技创新交叉与合作团队项目;

\* 通讯作者, E-mail: tianlx@mail.iggcas.ac.cn;

**第一作者介绍** 张兵芳, 女, 研究生; 研究方向: 动物地磁导航; E-mail: zhangbingfang@mail.iggcas.ac.cn.

收稿日期: 2015-04-21, 修回日期: 2015-06-15 DOI: 10.13859/j.cjz.201505018

GFM for orientation and navigation. However, the magnetoreceptor which allows an organism to detect the magnetic field, the mechanisms of magnetoreception and the related neural pathway of magnetoreception is still largely unknown. In this review, we describe three major well-known magnetoreception mechanisms and their corresponding evidence: (1) Electromagnetic-induction-based magnetoreception; (2) Photoreceptor-based magnetoreception; and (3) Magnetite-based magnetoreception. The magnetoreception neural pathways and brain regions involved in magnetic information processing of mechanism (2) and (3) in birds will be discussed: the photoreceptor-cryptochrome in retina which obtains the direction of geomagnetic field can transmit the magnetic information to brain through visual pathway to acquire direction information; and the magnetite receptors, based on nanoparticles of magnetite either in the skin of upper beak or/and inner ear lagena of avian which transmitted the magnetic strength information to brainstem neurons through trigeminal nerve/lagena afferent terminations as a part of the 'navigational map' to obtain positional information. We also summarized the recent progresses on mammals geomagnetic navigation and raised some key scientific issues in the further researches on animal geomagnetic navigation.

**Key words:** Geomagnetic field; Animal geomagnetic navigation; Magnetoreception mechanism; Neural pathway

地磁场是一个起源于地球外核流体运动的、全球性地心轴向偶极磁场，覆盖整体地球及其近地空间，不仅能够阻挡来自宇宙空间的高能粒子辐射，还对地球生物赖以生存的大气圈、水圈有重要的束缚作用，能够为地球生物提供一个温和的生存和进化环境（潘永信等 2011, Wei et al. 2014），而且地磁场要素（地磁偏角、倾角和强度）还能为许多动物在迁徙、觅食过程提供定位导航信息。目前已发现许多动物如软体动物、节肢动物及脊椎动物都能感知地磁场并利用它进行导航（Wiltschko et al. 2012）。

动物地磁导航及其机制研究是动物学和生物地磁学的重要内容。基本科学问题包括，哪些地磁场要素可被动物用于导航？动物如何感知地磁场，如感磁动物的磁感受器是什么？磁场信息怎样通过神经环路传至感磁脑区转化为定向指令？等等。本文将主要针对上述科学问题，评述过去几十年中动物地磁导航研究领域的重要进展和已取得的新认识。

## 1 动物地磁导航利用的地磁场要素

地磁场形成于地球外核内富含铁的流体运动，是地球轴向的偶极子场，目前的地磁南极靠近地理南极，地磁北极靠近地理北极。地磁场是矢量场，磁力线环绕地球时产生的磁倾角、磁偏角及不同磁纬度对应的磁场强度构成了可描述地球任意一点的地磁场三要素。具体来说，现今地磁场的磁力线从南半球方向向上离开地球表面，经磁赤道处平行于地表，至北半球方向向下进入地磁北极。磁力线与地理北极在水平面内的夹角为磁偏角（ $D$ ），与水平面的夹角为磁倾角（ $I$ ），磁倾角在南半球由磁南极  $-90^\circ$  逐渐变至磁赤道  $0^\circ$ ，在北半球又从磁赤道  $0^\circ$  逐渐增至磁北极  $90^\circ$ ；磁场强度在地磁两极处最大（约  $60 \mu\text{T}$ ），磁赤道处最小（约  $30 \mu\text{T}$ ）（图1）。因而，地磁场可以稳定、准确地反应地表位点，为感磁动物提供导航信息（Skiles 1985, Mouritsen 2013, 朱岗崑 2005）。

同人类一样，许多动物在定位和迁徙时需要借助方向信息（罗盘定向）和位置信息（地图定位）。因此，动物地磁导航也需要“磁罗盘”和“磁地图”（Kramer 1953, Wiltschko et al. 1995）。其中，磁力线的方向或磁倾角可为动物指示方向，是动物的定向“磁罗盘”；梯

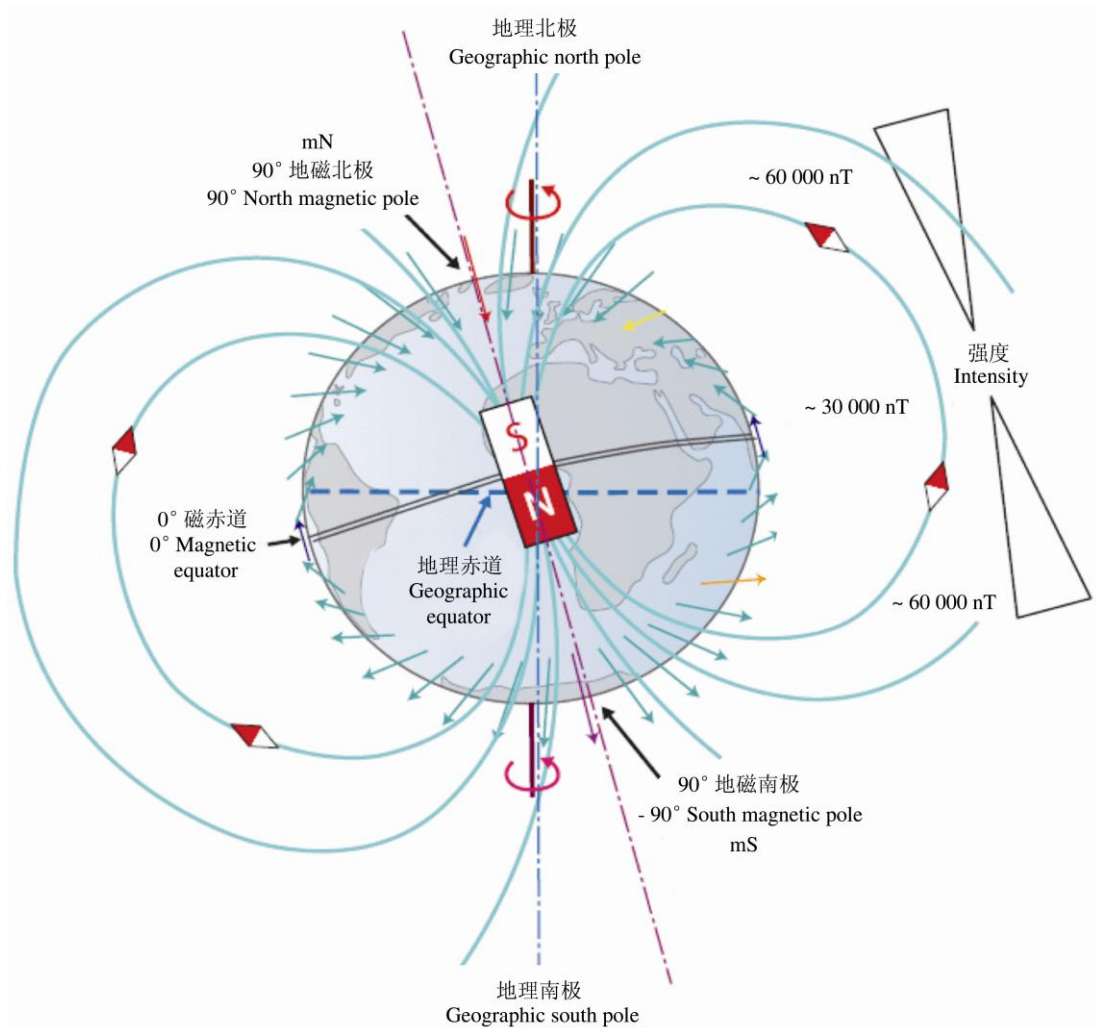


图 1 地磁场信息图 (修改自 Mouritsen 2013)

Fig. 1 The geomagnetic field (from Mouritsen 2013)

地磁南北极及磁赤道与地理南北极和赤道并不吻合，黑色箭头分别指向地磁北极、地磁南极和磁赤道，紫色箭头代表地球内部磁力线的方向，旋转箭头分别代表地理轴的南北极，蓝色箭头指向地理赤道，绿色箭头代表带有强度和密度信息的磁力线，黄色与橘色箭头代表磁倾角大小相同但方向相反的两磁力线，mN 为磁北极，mS 为磁南极。

The magnetic southern and northern poles and the magnetic equator do not coincide with the geographical poles and the geographic equator. The black arrow indicate the magnetic north pole, magnetic south pole and magnetic equator, respectively, the purple arrow indicates the direction of magnetic field line inner the earth, the rotation arrow indicate the geographic north pole and south pole, the blue arrow indicates the magnetic equator, the green arrow indicate the magnetic field line which contain information of strength and density, the yellow and orange arrow indicate two magnetic field line which have the same size but in opposite direction. mN means magnetic north, mS means magnetic south.

度变化的磁场强度可以反映精细的地表位置，扮演“磁地图”的角色。从目前研究来看，磁罗盘广泛存在于鱼类、两栖类、鸟类、哺乳类等动物中 (Lohmann 2010, Wiltschko et al.

2012)。根据动物“磁罗盘”感知的磁场要素，其被进一步分为“极性磁罗盘”和“倾角磁罗盘”：哺乳动物如生活在地下的鼯鼠 (*Cryptomys* spp.) (Marhold et al. 1997b)、迁徙性中华山

蝠 (*Nyctalus plancyi*) (Wang et al. 2007) 的“磁罗盘”如同人类使用的罗盘,可以识别磁场的南北极,为“极性磁罗盘”;两栖类 (Fischer et al. 2001)、鸟类 (Wiltschko et al. 1972)、昆虫类 (Vácha et al. 2008) 仅能感知磁倾角的方向 (向赤道侧或向两极侧),不能区分南北磁极,为“倾角磁罗盘”。

相对于“磁罗盘”在感磁物种中的广泛存在,“磁地图”的存在仅在部分物种中得到证实。如龙虾 (*Panulirus argus*) 和海龟 (*Chelonia mydas*) 可以依靠“磁地图”进行导航:黑暗条件下,将在栖息地抓获的龙虾分别送达位于栖息地不同方位的陌生环境并隔绝所有的视觉线索,发现不同实验点的龙虾均朝向栖息地方向移动,而运输过程中携带强磁铁则会严重干扰其朝栖息地移动的方位 (Boles et al. 2003);在海龟迁徙季节,海岸线以北的海龟向南迁徙,海岸线以南的则向北迁徙,分别从海岸线南北两侧相距600多公里的两点捕获幼龄海龟,在两点中间设置赫姆霍兹线圈测试点模拟海龟捕获位点的磁场,结果发现,在测试位点南捕获的海龟一致性朝北定向,而在测试位点北捕获的海龟则朝南定向 (Lohmann et al. 2004)。以上研究表明,龙虾和海龟可以依靠“磁地图”信息进行定位。

## 2 三种基于不同磁感受器的感磁机制

理论上,地磁场若能对生物单分子产生定向影响,至少需要 $10^{-8}$  eV的能量,而这种低强度的能量信号在生物学上是无法检测的 (Leask 1977)。因此,动物磁感受器需要满足以下条件:

(1) 磁感知的性质可以长期、持续维持;(2) 数量充足,能产生可被神经系统识别的信号强度;(3) 分布区域与中枢神经系统密切相联 (Mouritsen et al. 2005b, 刘小峰等 2009)。由于磁力线可以穿透生物组织,因此初级磁感受器不必像听觉、视觉、味觉等感觉系统的初级感受器一样必须分布在体表,通过与外界环境的直接接触才能完成初级感知,磁感受器可能

分布在动物的任何部位;而且,人类作为研究者也不能直接感知地磁场,这都为磁感受器的定位带来了困难。尽管如此,基于动物不同的生存环境和可能的磁感受器,目前仍有三种被接受的磁感知机制:(1) 电磁感应;(2) 基于光受体的磁感知;(3) 基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知。其中,后两种磁感知机制得到了越来越多的实验支持,国内有学者曾从不同角度对其进行了描述 (田兰香等 2005, 王毅男等 2006, 刘小峰等 2009)。

### 2.1 电磁感应

根据法拉第电磁感应定律,当闭合回路中的导体位于变化的磁场或在静止的磁场中做切割磁力线运动时,导体中就会产生感应电流 (严非男等 1997)。同理,如果动物体内存在尺寸合适、充满液体的闭合环形导电组织,当动物在磁场中运动时,组织内就会产生可被电敏感细胞接受的电信号,电信号经过神经中枢整合后可能转化为动物定向的行动指令。但由于地磁场强度比较弱,动物在磁场中运动时仅能产生极弱的电信号,这要求电磁感应的动物必须具备高灵敏度的电感知系统。Kalmijn (1978) 认为鳐鱼 (*Raja clavata*) 和鲨鱼 (*Scyliorhinus*) 头部的孔状壶腹器可作为电敏感的感磁器官,因为这些组织的内腔充满了可导电的黏液胶质,且与大脑面神经紧密相连。当鱼在海水中运动时,其对位侧壶腹器能够在磁场的作用下产生电位差,相应的电信号可经面神经传至大脑中心,使鱼类根据电信号的变化判别周围的地理方位,进行实时定向 (图2) (Johnsen et al. 2008)。但这种磁感知机制仅限于海洋动物,因为它要求动物生存的环境介质为导电介质,体内存在与神经系统密切相连的可导电组织,而陆生动物周围的空气介质导电能力极弱,且目前尚没有在陆生动物中发现高度灵敏的电感知器官。

鳐鱼和鲨鱼等软骨鱼利用电磁感应进行地磁导航目前颇有争议,主要原因是:尽管这些海生鱼类具有高度灵敏的电感知系统,但它们

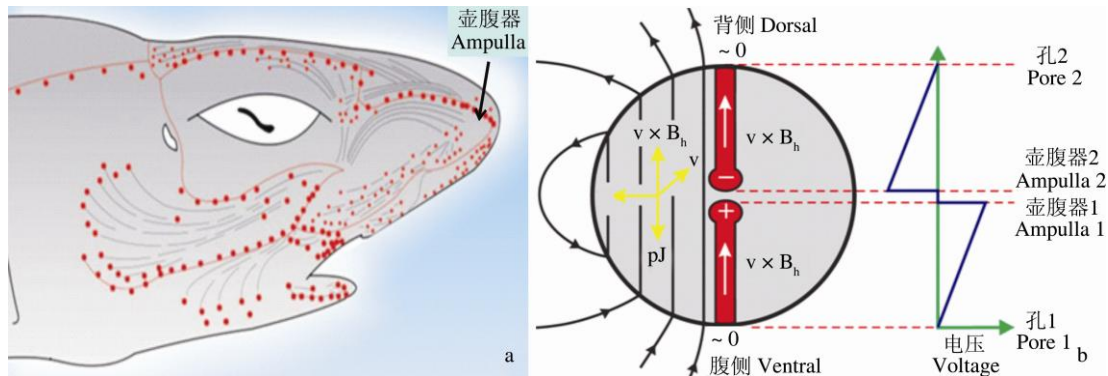


图2 鲨鱼电磁感应机制 (修改自 Johnsen et al. 2008)

Fig. 2 The electromagnetic-induction-based magnetoreception mechanism in sharks

(from Johnsen et al. 2008)

a. 鲨鱼头部侧面观，红点表示鲨鱼头部电感受体-Lorenzini 壶腹器，它是鲨鱼头部前端斑点般的体孔，集中在鲨鱼嘴巴四周，能灵敏地感知电压的微小变化；b. 鲨鱼运动时，两对位的 Lorenzini 壶腹器切割地磁场磁力线产生感应电流，在两侧形成电位差从而感知定向。图中粗黑线表明诱导产生的围绕鲨鱼的电场。

a. Sideview of a shark's head, showing the ampullae of Lorenzini electroreceptors (red dots) and jelly filled conductive canals (gray lines); b. Schematic showing two ampullae with their canals. As the shark swims east and into the page with a velocity  $v$ , its movement across the horizontal component of Earth's field,  $B_h$  causes a vertical electromotive force of magnitude  $vB_h$ . The thick black lines illustrate the electric field surrounding and permeating the shark.

并不能感知运动时产生的直流电 (Johnsen et al. 2008)；而且，洋流相对地磁场运动时也会产生电场，该电场会对鱼类获取电信号产生干扰。另外，鳐鱼和鲨鱼类这些大型的海生动物并不是理想的研究物种。目前此磁感知的研究获得的实验证据不如鸟类等其他物种充分，因此，该机制还需进一步的实验验证。

## 2.2 基于光受体的磁感知机制

### 2.2.1 基于光受体的磁感知模型

光依赖的磁感知机制经历了几个发展阶段，Leask (1977) 首先提出光依赖的射频共振磁感知机制：鸟类视网膜上的光敏色素——视紫红质作为磁响应分子感知周围磁场，这些生物分子在静息状态下处于基态和共振延展单重激发态两种状态，吸收光子后，生成没有磁矩的单重激发态。单重激发态在周围磁力线的作用下发生偶极自旋生成具有磁矩的三重激发态，三重激发态之间发生高频共振生成可被神经系统识别的信号，最终转化为动物的定向指令。随后有学者提出，视紫红质存在抗磁各向异性，这种磁感知机制

仅发生在磁场强度高于地磁场强度 1 000 倍以上的条件下 (Hong 1977)。而后，Schulten 等 (1978) 根据实验研究发现，弱磁场可以影响极性溶液和光合细菌中的自由基对反应，提出了“自由基对反应”的磁感知模型。Ritz 等 (2000) 结合前人的研究，对“自由基对反应”的磁感知模型进行了发展、修正：视网膜上有序排列的光依赖的磁感知分子吸收具有一定能量的光子后转化为激活态电子供体，该电子供体向受体转移一个电子，形成自旋相关的单重激发态自由基对，此自由基对在电子偶联作用下发生单 - 三重激发态之间的相互转化。最后，单、三重激发态分别转化为相应激发态的产物，以消除反应中产生的自由基对。在此磁感知模型中，单 - 三重激发态间的相互转化是核心，因为磁场可以通过影响电子偶联之间的能量而影响两者转化的动力学，使得不同磁场条件下生成的单 - 三重激发态具有不同的平衡比 (图 3)。由于动物视网膜上的隐花色素具有受光激发产生自由基对的重要性质，被推测可能是“自

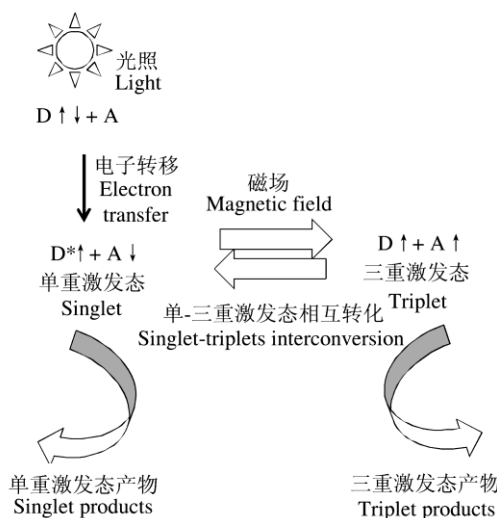


图3 光依赖的磁感受机制 (修改自Ritz et al. 2000)

Fig. 3 Light-dependent chemical magnetoreception

(from Ritz et al. 2000)

A. 电子受体; D. 光电子供体。A. Acceptor; D. Donor.

由基对反应”中的磁感受器 (Ritz et al. 2000)。目前, 此磁感知模型及隐花色素作为光依赖的磁感受器在动物地磁导航的研究中已获得了普遍认可。研究发现, 果蝇体内存在隐花色素磁感知系统, 用食物奖赏使果蝇对方向的选择与外加磁场建立直接联系。实验观察到, 在自然光或短光波长条件下, 果蝇对磁场方向的选择表现原始的或接受磁训练的两种偏好性, 而滤掉果蝇选择环境中的隐花色素光谱或果蝇体内的隐花色素缺陷、不足, 均导致果蝇丧失以上两种磁场选择偏好性 (Gegeer et al. 2008), 而将人的隐花色素基因 *Cry2* 导入隐花色素缺失的果蝇中, 果蝇表现光依赖的磁场选择性 (Foley et al. 2011), 以上研究均表明, 隐花色素可能是动物的感光磁感受分子。在人工模拟的磁感知体系中也发现, 单重激发态分子向三重激发态分子的转化依赖外界磁场的存在。但磁场影响下的单、三重激发态自由基对如何转化为可被磁感知系统接受的生物信号呢? Stoneham 等 (2012) 在 Ritz 修正的“自由基对反应”基础上, 又提出了一种新的“自由基对反应”模型: 动物视网膜上存在的基态磁感知

分子——隐花色素吸收光子后被激活, 生成磁各向异性的单重激发态自由基对, 单重激发态自由基对在磁力线的作用下自旋偶联转化为三重激发态自由基对, 单、三重激发态的比例依赖于磁感知分子与磁力线的相对方向。反应过程中的单重激发态可以直接衰减至基态, 而三重激发态则首先衰减为长寿命的三重基态, 然后再进一步衰减为单重基态。其中, 长寿命的三重基态引起视网膜视紫红质由顺式构象转化为反式构象, 进一步激活神经系统。三重激发态衰减为长寿命的三重基态, 再由长寿命的三重基态作为物理信号引起视紫红质构象的变化, 区别于 Ritz 修正的“自由基对反应”的磁感知依赖于化学反应 (Stoneham et al. 2012)。

继Schulten提出动物的“自由基对反应”磁感知模型后, Wiltschko等 (1981) 首次发现, 在完全黑暗的条件下, 幼龄信鸽 (*Columba livia*) 如同被置于磁异常环境中, 不能正常完成磁定向任务, 证实鸟类的磁感知具有光依赖性。接着, 又有研究发现蝶螈 (*Notophthalmus viridescens*, Phillips et al. 1992) 和灰胸绣眼鸟 (*Zosterops lateralis*, Wiltschko et al. 1993) 在短波长光照下可以感知地磁场, 而在红光等长波长光下则失去磁定向能力, 提示光依赖的磁感知具有光波长依赖性。改变磁倾角影响欧洲罗宾鸟 (*Erithacus rubecula*) 的磁定向方向, 而磁极倒转则对其磁定向没有影响, 表明此鸟类的感光“磁罗盘”是“倾角磁罗盘” (Wiltschko et al. 1972)。那么, 鸟类的感光“磁罗盘”如何感知磁倾角呢? Ritz等 (2000) 认为, 只有能量超过一定阈值的光子才能激活视网膜上光依赖的磁感知分子, 激活的磁感知分子在视网膜上呈轴向排列, 使动物“看见”磁力线, 即在某一磁场中, 假定动物眼睛的中心轴与磁力线平行, 视网膜中心的磁感知分子被光激活后产生与磁力线平行的“亮轴”磁视线; 视网膜上、下边缘的磁感知分子因与磁力线垂直而不能被激活, 形成磁视线暗区; 介于眼睛中心轴和上、下边缘的磁感受分子, 与磁力线呈多种

夹角，形成磁视线灰色光轴区。三种区域综合使动物能“看见”磁场，但这种“磁视野”表现轴向性，仅能使动物辨别磁倾角，因而此磁感知机制参与形成“倾角磁罗盘”（图4，Ritz et al. 2000，Mouritsen 2013）。

在自由基电子对磁感知机制中，动物的磁感知具有光波长依赖性并受磁场作用下不同激发态自由对相互转化动力学的影响。已知高频交流电场可以干涉不同激发态间的相互转化而破坏它们的平衡比，用于证明动物的磁感知是否与光依赖的磁感受器相关。研究发现，当欧洲罗宾鸟处于高频交流电场与周围磁场存在夹角的环境中，其磁定向能力被严重干扰，而在两场平行的环境中，则能正常定向，说明不同激发态间的相对平衡是鸟类磁感知的前提（Ritz et al. 2004）。以上研究为“自由基对反应”的磁感知机制提供了有力的实验支持。

**2.2.2 光依赖的磁感知分子** 近年来，隐花色素作为光依赖的磁感受器得到了越来越多的研究数据支持。因为在动物视觉通路中，参与视觉信息处理的隐花色素具有受光激发产生激发态自由基对的重要化学性质，而视蛋白虽然能通过吸收光能改变自身构型，但不能产生激发态自由基电子对，因而不可能是光依赖的磁感知分子（Ritz et al. 2000）。隐花色素是在哺乳类、鸟类视网膜上发现的一种蓝光受体，光激活后可生成自由基对（Liedvogel et al. 2010）。Nieβne 等（2011）已在欧洲罗宾鸟和家鸡（*Gallus gallus*）紫光视锥细胞的外节鉴定了隐花色素蛋白 Cry1a 的存在。之后发现，Cry1a 仅能在紫外光、蓝光、蓝绿光这几个鸟类感光“磁罗盘”发挥作用的光谱中被激活；在绿光下，激活的 Cry1a 数量大大减少；在红光及完全黑暗的条件下，则几乎不被激活，这一研究

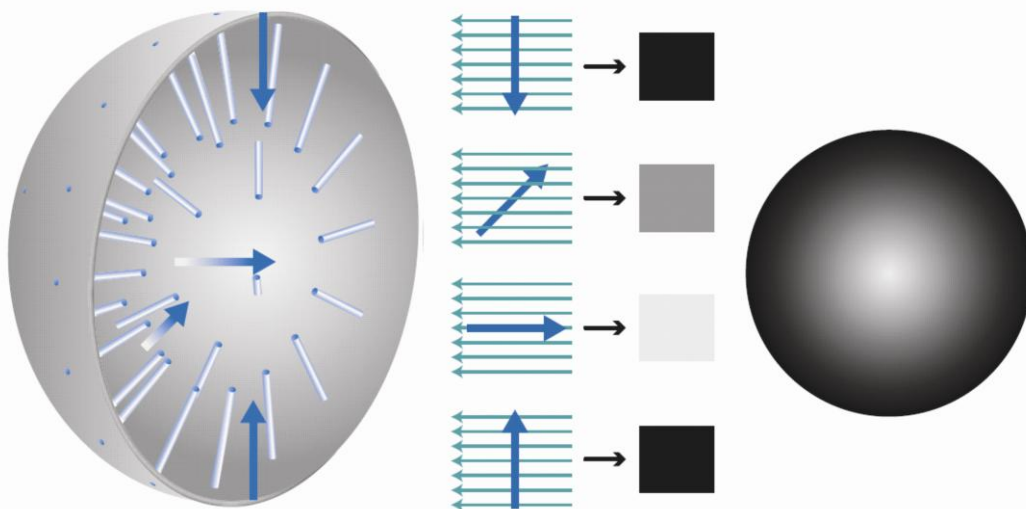


图4 解释感光磁感受分子隐花色素如何识别磁场方向（引自 Mouritsen 2013）

Fig. 4 Illustration how cryptochrome could putatively detect the direction of magnetic field

(from Mouritsen 2013)

左图是眼睛的半球，白-蓝箭头指视网膜上假定的隐花色素磁受体的分布，即所有的分子都指向眼球中心，蓝色箭头指的是激活的隐花色素排列的方向，绿色箭头方向是磁力线的方向。

Left three-dimensional illustration of the half-sphere of an eyeball. White-blue pins simulate a putative magnetoreceptor-cryptochrome orientation, where all molecules point towards the center of the eyeball. Blue arrows indicate example orientations of active cryptochrome molecules. Green arrows indicate the direction of the magnetic field lines.

结果支持隐花色素为光依赖的磁感受器。作者根据研究结果推测, Cry1a 的光激活可能是一个循环过程: 黑暗条件下, 隐花色素的辅酶黄素腺嘌呤二核苷酸(flavin adenine dinucleotide, FAD)处于氧化态 FADox, 对应的氧化型 Cry1a 处于无活性状态, 经紫外光及蓝光等短波长的光还原后转化为半醌态, 半醌态的 FAD 与色氨酸(Trp)形成 FADH<sup>•</sup>/Trp<sup>•</sup>自由基对, 该自由基对在无光条件下可被再次氧化为 FADox, 在光照条件下, 则吸收紫外光、蓝光、绿光, 还原为 FADH, 此时 Cry1a 发生构象改变而被激活, 激活的 Cry1a 在不依赖光的条件下被再次氧化生成自由基对 FADH<sup>•</sup>/O<sub>2</sub><sup>•-</sup>, 完成循环(图 5, Nießner et al. 2013)。行为学研究发现, 经黑暗处理的欧洲罗宾鸟, 暴露在蓝光及蓝绿光下

能正常进行磁定向, 而在绿光下, 则不能正确定向; 经自然光处理的鸟类在蓝光及蓝绿光下也能正常进行磁定向, 但转至绿光下, 正确的磁场定向行为仅能短暂维持(Wiltschko et al. 2014)。对鸟类进行相似的光照处理后, 立即进行 Cry1a 免疫组化, 发现紫外光、蓝光及蓝绿光下的鸟类, 隐花色素被大量激活; 绿光下, 几乎不含有激活态的 Cry1a; 将鸟类经黑暗处理后, 再次暴露在蓝光及蓝绿光下, 隐花色素仍被大量激活, 而在绿光下, 则不含有激活态的隐花色素, 这一结果与 Wiltschko 等(2014)得到的行为学结果一致(Nießner et al. 2014), 以上研究为 Cry1a 的光循环及其参与磁感知提供了有力的实验支持。

行为学研究表明, 光受体磁感知分子主要位于动物的视网膜上(Phillips et al. 1992, Hein et al. 2011), 但也不仅局限于视网膜。Semn 等(1980)基于以下原因首先提出松果体可能也是动物的感磁器官, (1) 松果体参与生物节律调控, 是迁徙鸟类必须的器官, 磁场方向的变化不仅导致鸟类定向行为发生改变, 还抑制松果体的正常生物节律; (2) 松果体所在的交感神经系统对磁刺激极度敏感; (3) 松果体是光敏感器官, 可能在动物体内形成罗盘-太阳-时钟的复合体系, 更好维持鸟类的定向行为。进一步研究发现, 外加磁场能在短时间内抑制豚鼠(*Cavia porcellus*)松果体细胞的电生理活性, 而将磁场的方向反转, 则能快速激活松果体细胞(Semn et al. 1980)。随后, 又发现豚鼠和信鸽的松果体细胞响应地磁场方向和强度的变化, 而且黑暗条件下地磁极反转降低松果体褪黑素和 5-羟色胺 N-乙酰转移酶的含量, 葡萄糖代谢自显影技术也从形态学方面证实松果体及其上行缰核参与磁场响应(Semn 1983)。之后, 有关松果体与磁场的研究主要围绕磁场如何影响松果体的生理生化功能开展。后来, Phillips 等(2001)发现蝾螈等两栖动物在磁场中的定向行为与松果体接受的光波长相关, 而与眼睛无关, 训练蝾螈感知栖息岸在水池的磁

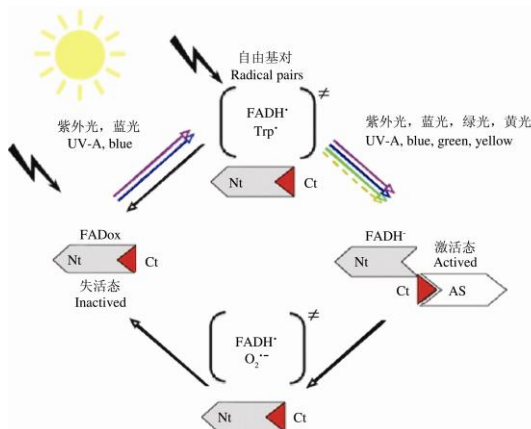


图5 隐花色素黄素腺嘌呤二核苷酸的循环

(修改自Nießner et al. 2013)

Fig. 5 Flavin cycle of cryptochrome

(from Nießner et al. 2013)

Nt. 隐花色素蛋白的N端; Ct. 隐花色素蛋白的C端; 红色三角形指隐花色素抗体结合的抗原决定簇, 抗体只能与还原态的FADH<sup>•</sup>相结合。自由基对以插入的形式显示; 彩色箭头指向相应波长的光驱动反应, 黑色箭头指光独立的反应。

Nt. N-terminus of cryptochrome; Ct. C-terminus of cryptochrome; antiserum-binding epitope of cryptochrome is in red, indicating that the antiserum probably binds the fully reduced FADH<sup>•</sup>. Radical pairs are shown in parentheses; coloured arrows indicate light-driven reactions, black arrows indicate light-independent reactions.



北方向并在其松果体上安装不同的滤光片, 眼睛接受自然光, 结果发现, 当松果体接受自然光或蓝光等短波长时, 蝶螈沿磁场轴向定向; 当接受黄光等长波长时, 其定向方向将偏离磁场轴向近 90°。这种定向行为与感磁鸟类在不同光波长下的定向行为相似, 说明蝶螈的感光“磁罗盘”应位于松果体。以上研究表明, 松果体可能也是动物光依赖磁感知系统的组成部分。进一步研究发现, 许多动物如家鸡 (Yamamoto et al. 2001)、大鼠 (*Rattus norvegicus*, Simonneaux et al. 2004) 的松果体中也含有隐花色素, 这进一步提示动物松果体光依赖的感磁知可能也与隐花色素相关。

### 2.3 基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制

Blakemore (1975) 发现了一类可以沿磁力线游泳的细菌, 并将其命名为趋磁细菌。这些细菌内含有呈链状排列的磁铁矿纳米颗粒 (微小体), 能指导细菌沿磁力线方向运动。基于细菌这种低等生物可以依靠体内磁铁矿纳米颗粒进行磁定向的现象, Yorke (1979) 推测高等动物体内可能也存在类似的磁感受器。后来相继在信鸽的上喙及内耳结构 (Hanzlik et al. 2000, Tian et al. 2007, Lauwers et al. 2013)、虹鳟鱼 (*Oncorhynchus mykiss*) 的鼻腔嗅板组织 (Walker et al. 1997, Eder et al. 2012) 及蚂蚁 (*Solenopsis* sp., *Pachycondyla marginata*, *Neocapritermes opacus*) 和蜜蜂 (*Solenopsis interrupta*) 的触角及腹部 (Esquivel et al. 1999, Abraçado et al. 2012, Esquivel et al. 2004, Wajnberg et al. 2004) 甚至人类头部都发现了磁铁矿纳米颗粒 (Kirschvink et al. 1992)。由于磁铁矿是自然界沉积剩磁和天然剩磁的主要载磁矿物, 可以很好地响应外界磁场的变化, 因而动物体内的磁铁矿纳米颗粒被认为是理想的磁感受器 (徐世浙 1982)。从磁学理论看, 动物体内磁性纳米颗粒的成分、大小和数量都是影响动物感知磁场的关键因素。目前, 动物体内发现的磁铁矿纳米颗粒粒度以单畴颗粒和超顺磁颗粒为主, 如 Hanzlik 等 (2000)、Winklhofer

等 (2001) 先后证实信鸽上喙组织中存在的磁性矿物为超顺磁颗粒。信鸽内耳筛骨的毛细胞中存在铁蛋白样的磁性纳米颗粒 (Lauwers et al. 2013), 鲑科鱼类鼻腔筛骨薄片的基板细胞中存在单畴磁铁矿颗粒 (Walker et al. 1997), 迁徙性蝙蝠头部存在软磁性纳米颗粒 (Tian et al. 2010), 蚂蚁和蜜蜂的触角、腹部也存在超顺磁纳米颗粒 (Esquivel et al. 1999, Wajnberg et al. 2004, Abraçado et al. 2012)。通常来讲, 单畴磁铁矿颗粒往往具有比较大的矫顽力, 有一个相对稳定的磁矩, 当外场强度逐渐增大时, 其磁矩方向会逐渐与外场方向一致, 当外场强度大于其矫顽力时, 其磁矩方向与外场方向完全一致; 超顺磁磁铁矿颗粒较单畴颗粒粒径更小 (同一物理化学条件以及观测条件下比较), 矫顽力为零, 磁矩易受热能干扰, 当外场为零时, 呈无序排列, 在有外场的情况下, 其总磁矩方向瞬间与外场方向一致 (Dunlop et al. 2001)。因此, 从理论上讲, 这两种粒度的磁铁矿纳米颗粒不仅可以感知外界磁场的方向变化, 也可感知强度的变化, 都可作为动物的磁感受器。

尽管已在许多物种体内发现了磁铁矿纳米颗粒, 但这些颗粒是否具有磁感受器的功能还需要证实。因为铁元素稳态在生物体正常机能的维持中扮演着重要角色, 磁铁矿纳米颗粒也可能是生物体消除多余铁离子维持机体铁元素稳态的一种途径。此外, 铁氧化物更是周围环境和生物组织污染物中最常见的矿物, 实验过程很难避免外来污染。因此, 仅靠磁铁矿的存在并不能作为它参与磁感知的重要实验证据。据磁感受器需要满足的前提条件知, 只有当数量足够的磁铁矿纳米颗粒以连续排列的方式出现在与神经系统紧密相联的位置才可初步判定其为磁感受器。据此, 在三叉神经控制的鸟类上喙 (Hanzlik et al. 2000, Tian et al. 2007)、鱼类筛骨薄片 (Walker et al. 1997, Eder et al. 2012) 及与前庭系统相连的内耳 (Lauwers et al. 2013) 等区域发现的磁性纳米颗粒都有可能是

磁感受器。但 Treiber 等 (2012) 对信鸽上喙曾被认为是磁感受器的含铁结构进行分析, 发现先前在鸽子上喙发现的含磁铁矿纳米颗粒的细胞并不仅局限于上喙, 在鸽子的下喙、颈、身体背腹侧组织均有发现, 组织相容性抗原 II 免疫组化技术结合含铁细胞超精细结构分析认为, 这类细胞实质为巨噬细胞, 内含的铁是代谢过程铁元素的沉淀产物, 而不是鸟类的磁感受器。同时, Eder 等 (2012) 在旋转的磁场中从虹鳟鱼嗅上皮组织分离得到了可随外加磁场旋转的磁响应细胞, 分析认为该细胞内含有靠近细胞膜的磁性纳米颗粒, 这一离体实验巧妙地验证了鳟鱼鼻腔筛骨中的磁铁矿纳米颗粒具有感磁功能。然而, 有学者对此研究提出了质疑, Edelman 等 (2015) 采用 Eder 等 (2012) 分离磁响应细胞的方法, 从家鸽的内耳、基底乳突和虹鳟鱼鼻腔筛骨中也分离出了细胞, 但得到的磁响应细胞比例远远低于 Eder 等 (2012) 从鳟鱼鼻腔筛骨中分离出来的磁性细胞, 单细胞相关的光学和电子显微镜偶联技术及电子能量损失谱和能量过滤透射电子显微多种技术结合发现, 磁矿物颗粒不是分布在细胞内部而是吸附在细胞表面, 并认为这种磁性颗粒可能来源于环境污染。相同的研究为何会出现相异的研究结果? 原因可能是, Eder 团队实验操作中的组织确实受到了环境污染, 或者两研究团队分离的组织其实并不是相同的区域, 或动物体内存在的磁性纳米颗粒磁感受器可以产生足够的力矩打开机械力通道响应磁场的变化, 但却不足以使细胞旋转, 使得研究人员无法运用常规的分选技术进行检测。

虽然上述的研究不能在细胞水平证实磁铁矿纳米颗粒磁感受器的存在, 但传统的磁脉冲实验为动物基于磁铁矿纳米颗粒感知磁场提供了不可否认的实验证据。短而强的磁脉冲能改变单畴磁铁矿的磁化方向或破坏超顺磁磁铁矿簇而改变它们携带的磁场信息, 但对可见光激发产生的自由基电子对没有影响。因此, 可用强磁脉冲证实动物体内是否存在基于磁铁矿纳

米颗粒的磁感受器。澳大利亚的灰胸绣眼鸟属于迁徙性鸟类, 其头部朝向偏爱方向与迁徙季节相关: 春季偏爱朝向南方, 秋季偏爱朝向北方。在春、秋迁徙季节, 分别对其上喙施加东西轴向的强磁脉冲, 结果它们的头部均转向施加脉冲的方向, 而与迁徙季节无关 (Wiltschko et al. 2009)。局部麻醉其三叉神经眼分支或上喙, 则抑制它们对脉冲场的反应 (Beason et al. 1987, Wiltschko et al. 2009)。此实验证明这类鸟三叉神经控制的上喙中存在磁铁矿纳米颗粒。用类似的脉冲场处理安塞利隐鼠 (*Cryptomys anelli*), 它们会把正常的筑巢位置从南转至东, 而对它们进行变频电场实验, 筑巢方位则不受影响, 说明此类的磁感知依赖于体内磁性纳米颗粒磁感受器, 与感光分子无关 (Marhold et al. 1997a)。之后发现, 迁徙性山蝠体内也存在基于磁铁矿纳米颗粒的极性磁罗盘 (Wang et al. 2007, Holland et al. 2008)。

若动物体内确实存在基于磁铁矿纳米颗粒的磁感受器, 那么, 磁铁矿纳米颗粒如何将磁场信息转化为可被神经系统识别的化学信号呢? Kirschvink 等 (2001) 提出了较有说服力的磁信号转化模型: 在含有磁铁矿纳米颗粒的细胞中, 磁铁矿纳米颗粒通过骨架蛋白或其他生物大分子直接或间接地与细胞膜上的离子通道相连。当细胞周围的磁场强度或方向发生变化时, 其体内磁铁矿纳米颗粒响应磁场的变化产生新的磁矩, 磁矩转化为机械力作用在与其相连的生物大分子上而打开或关闭细胞膜上的某些离子通道, 导致膜两侧的电位差发生变化而产生新的生物电信号, 这些生物电信号转化为可被高级中枢神经解码的化学信号, 指导动物精确定向、定位 (图6)。后来, Winklhofer 等 (2010) 从物理及磁学角度论证了此磁感知机制不仅能感知磁场的极性变化, 还能感知强度的变化。

行为学研究已证实, 鸟类同时存在基于光受体和磁铁矿纳米颗粒的两种磁感知机制, 光受体磁感受器获取磁场的方向信息 (近赤道侧

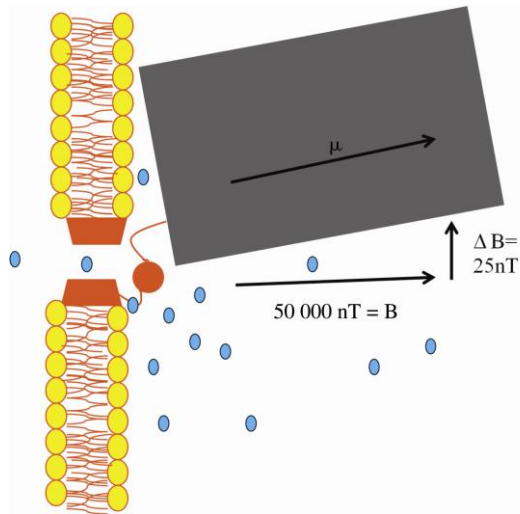


图 6 基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制

(引自 Kirschvink et al. 2001)

Fig. 6 Magnetite-based magnetoreception

(from Kirschvink et al. 2001)

该图表示磁铁矿链是如何作用控制跨膜离子通道的开放。其中灰色矩形表示通过细胞骨架纤维与跨膜离子通道联系的磁铁矿链。磁铁矿链产生的磁矩能够暂时打开离子通道，从而导致细胞膜的去极化。

Model of how a magnetosome chain could act to open a trans-membrane ion channel. The grey rectangle represents a magnetosome that is anchored via a cytoskeletal filament to a mechanically activated trans-membrane ion channel. Torque from the magnetosome, if properly applied, could cause the transient opening of the channel and lead to membrane depolarization.

或远赤道侧)，是鸟类定向“磁罗盘”；鼻腔上喙的超顺磁磁铁矿纳米颗粒能够感知磁场强度的变化，为鸟类提供位置信息，是鸟类“导航图”的组成成分 (Wiltschko et al. 2007)。这两种磁感受器在鸟类执行感磁任务时可能相互补充、协调以确保鸟类能够依靠地磁场准确导航 (Lü et al. 2013)。

### 3 动物感磁的神经通路

地磁信息如何由磁感受器经磁感知神经通路传导到大脑进行磁信息提取，是揭开动物地磁导航之谜的核心，电生理、神经解剖及免疫

组化技术是定位磁响应脑区的主要研究手段。但由于磁力线的组织穿透性及人类和神经科学研究中的模式生物的磁感知行为不明显，磁响应脑区的定位及神经环路的构建并没有引起学者们的广泛关注，磁感知神经的研究仅在少数几个物种中取得一些进展。下面根据已有的文献报道对动物基于不同磁感受器的磁感知神经通路进行归纳和梳理。

#### 3.1 基于光受体的磁感知神经通路

光受体磁感受器获取的磁场信息必须经过磁感知神经通路的传递、整合才能转化磁响应脑区最终的行动指令。目前，该方面的研究主要集中在鸟类。行为学研究已表明，鸟类地磁定向必须有视觉通路的参与。Semm 等 (1984) 最先采用电生理技术追踪、记录信鸽视觉通路中参与磁响应的神经区域，发现与视网膜神经节细胞相连的基底视束根核 (nucleus of the basal optic root, nBOR) 可以缓慢响应磁场方向的变化，上行的脑干前庭神经核及中脑视顶盖中的部分细胞在变化的磁场中也持续兴奋或抑制；而移除眼球或在完全黑暗的条件下，相应的脑干前庭神经和视顶盖神经元将丧失对变化磁场的响应；且基底视束根核和视顶盖神经元对磁场强度和方向的响应还受光波长的影响 (Semm et al. 1986)。此研究表明，鸟类视网膜上的光受体磁感受器可将携带的磁信息经基底视束根核穿过丘脑上行传至中脑视顶盖。研究还发现，夜间迁徙性雀形目鸟类在迁徙时，被广泛激活的脑区簇 N (cluster of night) 通过远丘脑视觉通路接受视网膜的信息输入也参与动物磁感知信息的处理 (Heyers et al. 2007)。该脑区位于大脑后侧由顶端兴奋皮层、兴奋皮层间隙、部分旧大脑皮层、兴奋皮层背核、兴奋皮层外壳五部分组成 (Mouritsen et al. 2005a)，将其双侧损伤后，鸟类仍可运用月亮、星星等线索进行定向，但失去了磁罗盘定向能力 (Zapka et al. 2009)。神经纤维追踪技术显示，生理信息由视网膜传至大脑簇 N 须经过丘脑背侧的外侧膝状体 (Mouritsen et al. 2005a)。

一般来讲,光依赖的磁感知神经通路可理解为:视网膜上的隐花色素分子在短光波长( $\leq 405\text{ nm}$ )下吸收光子,被激活生成单重激发态自由基对,单重激发态在磁力线的作用下与三重激发态相互转化并达到平衡状态。当磁场发生变化时,它通过影响单-三重激发态之间相互转化的动力学,引起两者相对比例的变化而激活视网膜视神经节细胞,该细胞将接受的信息经基底视束根核一部分穿过丘脑传至中脑视顶盖,另一部分经丘脑投射至丘脑背侧的外侧膝状体,由外侧膝状体上行投射至大脑簇 N (Mouritsen et al. 2005a);背侧丘脑同时也直接接受来自基底视束根核 (Wylie et al. 1997) 和视顶盖中视觉运动细胞的输入 (Korzeniewska et al. 1990),并将接受的信息输入直接投射到海马或经外侧膝状体终止于大脑簇 N (Mouritsen et al. 2005a),由此形成了基于光受体磁感受器的磁感知神经通路

### 3.2 基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知神经通路

对磁铁矿纳米颗粒磁感知神经通路的认识主要源于鸟类和鱼类的研究。但它们体内含有磁铁矿纳米颗粒的区域分别受不同的神经控制:鸟类上喙和鱼类鼻腔筛骨受三叉神经控制,鸟类内耳则将信息投射至前庭系统,因此动物基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知有不同的神经通路。

首先介绍由三叉神经参与的磁感知通路。鸟类三叉神经眼分支控制上喙中含磁铁矿纳米颗粒的区域,不同强度的磁信号刺激可使三叉神经眼分支表现不同强度的电生理信号 (Semm et al. 1990),麻醉或切断三叉神经,则使鸟类丧失对磁脉冲和磁异常的反应 (Mora et al. 2004, Freire et al. 2012)。虹鳟鱼三叉神经眼分支支配鼻腔筛骨区域,其部分细胞的放电速率随外界磁场强度的变化而变化 (Walker et al. 1997)。为了回答三叉神经眼分支将携带的磁信息上行传至哪些脑区的问题,Heyers 等 (2010) 以 ZENK 蛋白为活性神经元标记物来定位中枢环路中的磁响应脑区,发现强度变化

的磁场会激活欧洲罗宾鸟三叉神经脑干复合体中的主核团及三叉神经脊髓束这两个脑区,而撤去变化的磁场或切断三叉神经眼分支,这两区域的神经元活性则大大降低。以上研究表明,感磁动物鼻腔或上喙中的磁铁矿纳米颗粒可将携带的磁场强度信息经三叉神经眼分支投射至三叉神经眼分支末端的三叉神经脑干复合体的主核团及三叉神经脊髓束,做进一步的信息整合,形成基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知神经通路。

此外,信鸽内耳磁感知的神经通路也被发现。摧毁信鸽的内耳会使信鸽丧失磁定向能力而不能正常归巢 (Harada 2002)。但动物的内耳与前庭系统密切相关,不受控于三叉神经,它参与怎样的磁感知神经通路呢? Wu 等 (2011) 最近发现高强度的磁场刺激将极大地激活信鸽脑干前庭核、丘脑、海马和外侧兴奋皮层这四个具有空间定位和导航功能的脑区;而摧毁内耳后,上述四个脑区的神经元活性则明显降低,表明这些具有空间定位和导航功能的脑区也是动物磁感知神经通路的一部分,其中,脑干前庭核可能是动物磁感知信息的初级处理中心。进一步的电生理分析发现脑干前庭核细胞可以解码磁场的极性、方向、强度信息,尤其对地磁场范围内磁场强度的变化最为敏感,这与磁铁矿纳米颗粒携带的磁信息一致,不同于光受体磁感受器感知的磁倾角 (Wu et al. 2012)。因此,基于内耳的磁感知神经通路可归纳为:脑干前庭核作为磁感知信息初级处理中心首先接受来自内耳终端的磁信息输入,并对该信息的方向、强度进行初级的整合处理,然后投射至可以响应运动和磁刺激的背侧丘脑 (Vollrath et al. 1976),丘脑接受脑干前庭核的信息输入并依次将处理后的信息上行至海马和外侧兴奋皮层两区域 (Mouritsen et al. 2005a)。

丘脑和海马同时参与了基于光受体和磁铁矿纳米颗粒磁感知的两条神经通路,但由于两条神经通路是独立的神经系统,因此它们可能

在鸟类地磁导航中扮演不同的角色。最近研究发现，切断欧洲罗宾鸟的三叉神经眼分支并不影响其磁罗盘的定向能力，而摧毁光依赖的磁感知神经通路中的大脑簇 N (cluster of night)，磁罗盘将失去定位能力。说明欧洲罗宾鸟三叉神经参与的磁感知通路不参与磁罗盘定向，光依赖的视觉通路才是“磁罗盘”的重要组成部分 (Zapka et al. 2009)；电生理显示，三叉神经眼分支仅响应磁场强度的变化，而对磁方向的变化不敏感，即磁铁矿纳米颗粒磁感受器向三叉神经传递的是磁场强度信息 (Semm et al. 1990)。因此，鸟类基于光受体的磁感知神经通路发挥“磁罗盘”的作用，为鸟类提供方向信息；基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知神经通路则感知磁场强度，为鸟类提供“导航图”。两种磁感知机制如何协同作用使鸟类实现导航中的准确定位还有待于进一步深入研究。

#### 4 哺乳动物地磁导航研究进展

动物地磁导航研究以鸟类为主，哺乳类研究较少。目前仅有8种哺乳动物被证实具有磁感知能力，包括两类地下鼠类，即隐鼠属的安塞利隐鼠 (Burda et al. 1990, Marhold et al. 1997a) 与鼯形鼠属的 *Spalax ehrenbergi* (Kimchi et al. 2001)，三种小蝙蝠，即大棕蝠 (*Eptesicus fuscus*, Holland et al. 2006)、大鼠耳蝠 (*Myotis myotis*, Holland et al. 2010) 和中华山蝠 (Wang et al. 2007)，以及西伯利亚仓鼠 (*Phodopus sungorus*, Deuschlander et al. 2003)、C57BL/6 小鼠 (Muheim et al. 2006) 和山鼠 (*Clethrionomys glareolus*, Oliveriusová et al. 2014)。其中，针对地下鼠和蝙蝠的研究相对深入。

Burda等 (1990) 最初发现安塞利隐鼠对筑巢方位的选择与地磁极密切相关：正常地磁场下，隐鼠在东南方位筑巢；当地磁北极逆时针旋转90°位于地理西方位时，其筑巢方位发生相应变化，位于地理的东北方位；当地磁北极逆时针旋转180°位于地理南方位时，筑巢方位也

发生相应变化，但始终保持位于磁北极的东南方位，说明隐鼠体内存在“极性磁罗盘”。随后，Marhold等 (1997a) 对该鼠进行强磁脉冲实验，发现强磁脉冲可以干扰其对筑巢方位的选择，而变频电场对方位的选择没有影响，表明此种鼠可能存在磁铁矿纳米颗粒磁感受器。Němec等 (2001) 通过分子标记发现隐鼠的上丘脑区参与磁感知 (Němec et al. 2001)。而后，相继观察到西伯利亚仓鼠 (Deuschlander et al. 2003) 和C57BL/6小鼠 (Muheim et al. 2006) 也具有磁感知能力。随着脑区定位技术发展，Burger及其同事观察到变化或屏蔽的磁场环境将抑制神经导航环路中海马、背顶盖、后压扣带回皮层等区域的神经元活性，并筛选出了多个磁响应脑区，为后面哺乳动物磁感知脑区定位及神经环路图的构建奠定了良好的工作基础 (Burger et al. 2010)。

相比于感磁的地下鼠，唯一会飞的哺乳动物——蝙蝠既具有类似鸟类的飞行能力又有迁徙回巢的习性，是研究哺乳动物地磁导航的理想生物，有关蝙蝠地磁导航的研究近年来也取得了重要进展。Holland等 (2006) 首次证实了大棕蝠能够利用地磁场进行回巢定向：将大棕蝠从其栖息地运至栖息地以北20 km的地方，分3组进行放飞归巢实验，第一组不作任何处理，第二组暴露在地磁极N顺时针旋转90°的磁场中，另一组在地磁极N逆时针旋转90°的磁场中。通过无线电追踪技术发现正常组蝙蝠能正确朝栖息地方向飞翔，而顺时针组则朝向放飞位点的正东方，逆时针组朝向放飞位点的正西方。用强磁脉冲对磁感知蝙蝠进行处理后，它们的磁定向能力受到了严重干扰，推测蝙蝠体内可能存在磁铁矿纳米颗粒，它们依靠磁铁矿纳米颗粒进行定位 (Holland et al. 2008)。几乎同时，Wang等 (2007) 开展了迁徙型中华山蝠“磁罗盘”性质的研究，发现蝙蝠总是选择性悬挂定位在磁北方向，但不能感知磁倾角的变化，证明蝙蝠体内的“磁罗盘”为“极性磁罗盘”。随后，本研究小组对中华山蝠体内可能的

磁感受器开展研究, 分离中华山蝠的脑组织进行磁性测量分析, 发现中华山蝠脑组织中存在软磁性磁铁矿纳米颗粒, 并推测它可能是中华山蝠磁罗盘的磁感受器 (Tian et al. 2010)。蝙蝠物种从早始新世诞生至今, 经历了多次地磁场强度降低和极性倒转等地磁场变化 (Teeling et al. 2005)。蝙蝠“磁罗盘”能否感知并利用弱磁场进行定向尚不清楚。最近发现, 蝙蝠在磁场强度低至1/5地磁场的弱磁环境中适应一段时间后, 仍可以准确识别磁北方向并利用其定向, 在类似强度的N极倒转磁场中, “磁罗盘”同样起作用。说明蝙蝠的“磁罗盘”具有高度的灵敏性, 这种灵敏性可以保证蝙蝠在经历磁场强度逐渐减弱和地磁极倒转的环境变化时, 仍能保持良好的定向能力。这一发现也表明蝙蝠的磁感知能力可能是与地磁场长期协同演化的结果 (Tian et al. 2015)。

对比鸟类和哺乳动物磁感知行为学研究发现, 鸟类在地磁导航中通过光受体磁感知机制识别磁倾角进行“磁罗盘”定向, 借助磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制感知磁场强度的变化获取位置信息进行“磁地图”定位, 两种机制协调作用, 精确地指导它们进行地磁导航; 而在视力几乎已经完全退化且活跃时间主要在夜晚的感磁地下鼠和迁徙性小蝙蝠等哺乳动物中, 几乎不可能存在基于光受体的磁感知机制, 磁脉冲实验表明, 它们应该是通过体内存在的磁铁矿纳米颗粒获取磁场信息, 进行“磁罗盘”定向和“磁地图”定位。由此可知, 磁铁矿纳米颗粒在不同物种地磁导航中扮演的角色不同, 主要原因可能是在基于光受体的磁感知机制中, 磁倾角的变化能引起鸟类光受体磁感受器不同激发态比例的显著变化, 使鸟类感知磁倾角的变化; 而地磁场强度的微小变化则不能引起不同激发态比例的明显变化, 鸟类依靠光受体磁感受器不能感知磁场强度的变化, 但其体内的磁铁矿纳米颗粒则能灵敏地感知地磁场强度的变化。两种磁感知机制相互补充, 使鸟类更好地利用地磁导航。而在地下鼠和蝙蝠这些

几乎不可能存在基于光受体磁感知机制的感磁动物中, 磁铁矿纳米颗粒可以感知磁场的方向和强度, 兼具“磁罗盘”和“磁地图”的双重角色。

## 5 结语

动物通过磁感受器感知地磁场信息并将信息经过相应神经通路的传递、整合, 投射至磁感知脑区转化为定向指令, 实时指导动物导航。在磁感知鸟类中, 基于光受体的磁感知神经通路处理磁场的方向信息, 保证动物在磁场中正确定向; 基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知神经通路对感知的磁场强度信息进行加工, 帮助动物定位。两种磁感知机制协同作用, 彼此矫正, 使鸟类在迁徙、觅食过程中利用地磁场精确导航; 哺乳动物基于磁铁矿纳米颗粒同时感知磁场方向和强度的变化。目前动物地磁导航的研究不仅依靠行为学、电生理学、神经解剖学, 细胞生物学及分子生物学在该领域的运用极大地促进了感磁脑区和磁感受器定位的研究, 加深了我们对动物磁感知机制的认识。在基于光受体的磁感知机制研究中, 转基因技术将可能的光受体磁感受器——隐花色素在模式生物果蝇中开展研究及光激活隐花色素的原位检测, 不仅为隐花色素作为光受体磁感受器获取了更多的实验支持, 也有利于人们从分子及生化层面更好地认识基于光受体的磁感知机制。在基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制中, 对鸽子喙含铁细胞的超精细结构分析及对鳟鱼鼻腔筛骨、家鸽上喙中分离的磁响应细胞的研究, 开启了基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制在细胞水平的研究。虽然传统的磁脉冲及岩石磁学技术已证实了基于磁铁矿纳米颗粒磁感知的存在, 但 Eder 与 Edelman 两团队对同一细胞分离技术获取的磁响应细胞得出了迥异的结果: Eder 等 (2012) 在旋转的外加磁场中分离出了磁响应细胞, 并分析证实该细胞内含有磁铁矿纳米颗粒, 推测此种磁铁矿纳米颗粒可能是鳟鱼磁感知的感受器, 而 Edelman 团队 (2015)

采用相同的细胞分离技术并结合多种细胞分析技术认为, 磁响应细胞携带的磁铁矿纳米颗粒并不是细胞自身矿化产物而是源于外界污染。未来采用电子显微镜技术偶联元素探测在亚细胞水平寻找、定位磁铁矿纳米颗粒并表征其精细的结构特征将为该争论画上句号。

尽管动物基于光受体和磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制已在行为学、分子生物学及神经学方面获得了越来越多的实验支持, 但进一步深入的研究还待继续。如, 目前认为的磁感受器的磁感知功能如何在生物体内进行原位证实; 磁感受器在体内的含量是否受环境磁场的影响; 两种磁感知机制如何在鸟类地磁导航过程中协同运作; 目前对动物磁感知脑区及磁感知神经环路的了解甚少, 相关研究仅限于动物哪些脑区可以响应磁场变化, 尚不能构建系统的磁信号传递神经环路。因此, 磁感受器和感磁脑区的定位、磁信号传导以及磁感知神经环路的构建仍将是未来动物地磁导航研究的重要问题。今后, 地球物理学、生物学和化学等多学科交叉融合必将极大地推进动物磁感知神经机制的研究进展, 有望从分子、细胞、组织和神经通路等多个层次上全面认识动物的磁感知机制。

## 参 考 文 献

- Abraçado L G, Esquivel D M S, Wajnberg E. 2012. ZFC/FC of oriented magnetic material in the *Solenopsis interrupta* head with antennae: Characterization by FMR and SQUID. *Journal of Biological Physics*, 38(4): 607–621.
- Beason R C, Semm P. 1987. Magnetic responses of the trigeminal nerve system of the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *Neuroscience Letters*, 80(2): 229–234.
- Blakemore R. 1975. Magnetotactic bacteria. *Science*, 190(4212): 377–379.
- Boles L C, Lohmann K J. 2003. True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature*, 421(6918): 60–63.
- Burda H, Marhold S, Westenberger T, et al. 1990. Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (*Bathyergidae*). *Experientia*, 46(5): 528–530.
- Burger T, Lucova M, Moritz R E, et al. 2010. Changing and shielded magnetic fields suppress c-Fos expression in the navigation circuit: input from the magnetosensory system contributes to the internal representation of space in a subterranean rodent. *Journal of the Royal Society Interface*, 7(50): 1275–1292.
- Deutschlander M E, Freake M J, Borland S C, et al. 2003. Learned magnetic compass orientation by the Siberian hamster, *Phodopus sungorus*. *Animal Behaviour*, 65(4): 779–786.
- Dunlop D J, Ozdemir O. 2001. *Rock Magnetism: Fundamentals and Frontiers*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Edelman N B, Fritz T, Nimpf S, et al. 2015. No evidence for intracellular magnetite in putative vertebrate magnetoreceptors identified by magnetic screening. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(1): 262–267.
- Eder S H K, Cadiou H, Muhamad A, et al. 2012. Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(30): 12022–12027.
- Esquivel D M S, Wajnberg E, Cernicchiaro G R, et al. 2004. Comparative magnetic measurements of migratory ant and its only termite prey. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*, 278(1/2): 117–121.
- Esquivel D M S, Acosta-Avalos D, El-Jaick L J, et al. 1999. Evidence for magnetic material in the fire ant *Solenopsis* sp. by electron paramagnetic resonance measurements. *Naturwissenschaften*, 86(1): 30–32.
- Fischer J H, Freake M J, Borland S C, et al. 2001. Evidence for the use of magnetic map information by an amphibian. *Animal Behaviour*, 62(1): 1–10.
- Foley L E, Gegear R J, Reppert S M. 2011. Human cryptochrome exhibits light-dependent magnetosensitivity. *Nature Communications*, 2(6): 356.
- Freire R, Dunston E, Fowler E M, et al. 2012. Conditioned response to a magnetic anomaly in the Pekin duck (*Anas platyrhynchos domestica*) involves the trigeminal nerve. *The Journal of Experimental Biology*, 215(14): 2399–2404.

- Geegar R J, Casselman A, Waddell S, et al. 2008. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila*. *Nature*, 454(7207): 1014–1018.
- Hanzlik M, Heunemann C, Holtkamp-Rüzler E, et al. 2000. Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biometals*, 13(4): 325–331.
- Harada Y. 2002. Experimental analysis of behavior of homing pigeons as a result of functional disorders of their lagena. *Acta Oto-laryngologica*, 122(2): 132–137.
- Hein C M, Engels S, Kishkinev D, et al. 2011. Robins have a magnetic compass in both eyes. *Nature*, 471(7340): E1.
- Heyers D, Manns M, Luksch H, et al. 2007. A visual pathway links brain structures active during magnetic compass orientation in migratory birds. *PLoS One*, 2(9): e937.
- Heyers D, Zapka M, Hoffmeister M, et al. 2010. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(20): 9394–9399.
- Holland R A, Borissov I, Siemers B M. 2010. A nocturnal mammal, the greater mouse-eared bat, calibrates a magnetic compass by the sun. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(15): 6941–6945.
- Holland R A, Kirschvink J L, Doak T G, et al. 2008. Bats use magnetite to detect the earth's magnetic field. *PLoS One*, 3(2): e1676.
- Holland R A, Thorup K, Vonhof M J, et al. 2006. Navigation: Bat orientation using Earth's magnetic field. *Nature*, 444(7120): 702–702.
- Hong F T. 1977. Photoelectric and magneto-orientation effects in pigmented biological membranes. *Journal of Colloid and Interface Science*, 58(3): 471–497.
- Johnsen S, Lohmann K J. 2008. Magnetoreception in animals feature article. *Physics Today*, 61(3): 29–35.
- Kalmijn A J. 1978. Electric and magnetic sensory world of sharks, skates, and rays//Hodgson E S, Mathewson R F. *Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays*. Washington, D.C.: US Government Printing Office, 507–528.
- Kimchi T, Terkel J. 2001. Magnetic compass orientation in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Experimental Biology*, 204(4): 751–758.
- Kirschvink J L, Kobayashi-Kirschvink A, Woodford B J. 1992. Magnetite biomineralization in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(16): 7683–7687.
- Kirschvink J L, Walker M M, Diebel C E. 2001. Magnetite-based magnetoreception. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(4): 462–467.
- Korzeniewska E, Güntürkün O. 1990. Sensory properties and afferents of the N. dorsolateralis posterior thalami of the pigeon. *Journal of Comparative Neurology*, 292(3): 457–479.
- Kramer G. 1953. Die sonnenorientierung der vögel. *Verh Dtsch Zool Ges Freiburg 1952*, 1: 72–84.
- Lauwers M, Pichler P, Edelman N B, et al. 2013. An iron-rich organelle in the cuticular plate of avian hair cells. *Current Biology*, 23(10): 924–929.
- Leask M J M. 1977. A physicochemical mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons. *Nature*, 267(5607): 144–145.
- Liedvogel M, Mouritsen H. 2010. Cryptochromes—a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? *Journal of the Royal Society Interface*, 7(Suppl 2): S147–S162.
- Lü Y, Song T. 2013. Avian magnetoreception model realized by coupling a magnetite-based mechanism with a radical-pair-based mechanism. *Chinese Physics B*, 22(4): 048701.
- Lohmann K J. 2010. Q&A: Animal behaviour: Magnetic-field perception. *Nature*, 464(7292): 1140–1142.
- Lohmann K J, Lohmann C M F, Ehrhart L M, et al. 2004. Animal behaviour: geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*, 428(6986): 909–910.
- Marhold S, Burda H, Kreilos I, et al. 1997a. Magnetic orientation in common mole-rats from Zambia//Orientation and Navigation—Birds, Humans and other Animals. Oxford, UK: Royal Institute of Navigation, 5.1–5.9.
- Marhold S, Wiltschko W, Burda H. 1997b. A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften*, 84(9): 421–423.



- Mora C V, Davison M, Wild J M, et al. 2004. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, 432(7016): 508–511.
- Mouritsen H. 2013. The magnetic senses // Galizia C G, Lledo P M. *Neurosciences-From Molecule to Behavior: a University Textbook*. Berlin, Germany: Springer, 427–443.
- Mouritsen H, Feenders G, Liedvogel M, et al. 2005a. Night-vision brain area in migratory songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23): 8339–8344.
- Mouritsen H, Ritz T. 2005b. Magnetoreception and its use in bird navigation. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(4): 406–414.
- Muheim R, Edgar N M, Sloan K A, et al. 2006. Magnetic compass orientation in C57BL/6J mice. *Learning & Behavior*, 34(4): 366–373.
- Němec P, Altmann J, Marhold S, et al. 2001. Neuroanatomy of magnetoreception: the superior colliculus involved in magnetic orientation in a mammal. *Science*, 294(5541): 366–368.
- Nießner C, Denzau S, Gross J C, et al. 2011. Avian ultraviolet/violet cones identified as probable magnetoreceptors. *PLoS One*, 6(5): e20091.
- Nießner C, Denzau S, Peichl L, et al. 2014. Magnetoreception in birds: I . Immunohistochemical studies concerning the cryptochrome cycle. *The Journal of Experimental Biology*, 217(23): 4221–4224.
- Nießner C, Denzau S, Stapput K, et al. 2013. Magnetoreception: activated cryptochrome 1a concurs with magnetic orientation in birds. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(88): 20130638.
- Oliveriusová L, Němec P, Pavelková Z, et al. 2014. Spontaneous expression of magnetic compass orientation in an epigeic rodent: the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Naturwissenschaften*, 101(7): 557–563.
- Phillips J B, Borland S C. 1992. Behavioural evidence for use of a light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate. *Nature*, 359(6391): 142–144.
- Phillips J B, Deutschlander M E, Freake M J, et al. 2001. The role of extraocular photoreceptors in newt magnetic compass orientation: parallels between light-dependent magnetoreception and polarized light detection in vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 204(14): 2543–2552.
- Ritz T, Adem S, Schulten K. 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, 78(2): 707–718.
- Ritz T, Thalau P, Phillips J B, et al. 2004. Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature*, 429(6988): 177–180.
- Schulten K, Swenberg C E, Weller A. 1978. A biomagnetic sensory mechanism based on magnetic field modulated coherent electron spin motion. *Zeitschrift für Physikalische Chemie*, 111(1): 1–5.
- Semm P. 1983. Neurobiological investigations on the magnetic sensitivity of the pineal gland in rodents and pigeons. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 76(4): 683–689.
- Semm P, Beason R C. 1990. Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink. *Brain Research Bulletin*, 25(5): 735–740.
- Semm P, Demaine C. 1986. Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system. *Journal of Comparative Physiology A*, 159(5): 619–625.
- Semm P, Nohr D, Demaine C, et al. 1984. Neural basis of the magnetic compass: interactions of visual, magnetic and vestibular inputs in the pigeon's brain. *Journal of Comparative Physiology A*, 155(3): 283–288.
- Semm P, Schneider T, Vollrath L. 1980. Effects of an earth-strength magnetic field on electrical activity of pineal cells. *Nature*, 288(5791): 607–608.
- Simonneaux V, Poirel V J, Garidou M L, et al. 2004. Daily rhythm and regulation of clock gene expression in the rat pineal gland. *Molecular Brain Research*, 120(2): 164–172.
- Skiles D D. 1985. The geomagnetic field its nature, history, and biological relevance // Kirschvink J L, Jones D S, MacFadden B J. *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms*. New York, US: Springer, 43–102.
- Stoneham A M, Gauger E M, Porfyrakis K, et al. 2012. A new type of radical-pair-based model for magnetoreception. *Biophysical Journal*, 102(5): 961–968.
- Teeling E C, Springer M S, Madsen O, et al. 2005. A molecular

- phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307(5709): 580–584.
- Tian L X, Lin W, Zhang S Y, et al. 2010. Bat head contains soft magnetic particles: evidence from magnetism. *Bioelectromagnetics*, 31(7): 499–503.
- Tian L X, Pan Y X, Metzner W, et al. 2015. Bats respond to very weak magnetic fields. *PLoS One*, 10(4): e0123205.
- Tian L X, Xiao B, Lin W, et al. 2007. Testing for the presence of magnetite in the upper-beak skin of homing pigeons. *BioMetals*, 20(2): 197–203.
- Treiber C D, Salzer M C, Riegler J, et al. 2012. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature*, 484(7394): 367–370.
- Vácha M, Drštková D, Půžová T. 2008. *Tenebrio* beetles use magnetic inclination compass. *Naturwissenschaften*, 95(8): 761–765.
- Vollrath F W, Delius J D. 1976. Vestibular projections to the thalamus of the pigeon. *Brain, Behavior and Evolution*, 13(1): 58–68.
- Wajnberg E, Cernicchiaro G, de Souza Esquivel D M. 2004. Antennae: the strongest magnetic part of the migratory ant. *BioMetals*, 17(4): 467–470.
- Walker M M, Diebel C E, Haugh C V, et al. 1997. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*, 390(6658): 371–376.
- Wang Y N, Pan Y X, Parsons S, et al. 2007. Bats respond to polarity of a magnetic field. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1627): 2901–2905.
- Wei Y, Pu Z Y, Zong Q G, et al. 2014. Oxygen escape from the Earth during geomagnetic reversals: Implications to mass extinction. *Earth and Planetary Science Letters*, 394: 94–98.
- Wiltschko R, Gehring D, Denzau S, et al. 2014. Magnetoreception in birds: II. Behavioural experiments concerning the cryptochrome cycle. *The Journal of Experimental Biology*, 217(23): 4225–4228.
- Wiltschko R, Wiltschko W. 1995. *Magnetic Orientation in Animals*. New York, US: Springer Press, 43–98.
- Wiltschko W, Wiltschko R. 2007. Magnetoreception in birds: two receptors for two different tasks. *Journal of Ornithology*, 148(1Suppl): 61–76.
- Wiltschko R, Wiltschko W. 2012. Magnetoreception // López-Larrea C. *Sensing in Nature*. US: Springer, 126–141.
- Wiltschko W, Munro U, Ford H, et al. 1993. Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds. *Nature*, 364(6437): 525–527.
- Wiltschko W, Munro U, Ford H, et al. 2009. Avian orientation: the pulse effect is mediated by the magnetite receptors in the upper beak. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 276(1665): 2227–2232.
- Wiltschko W, Wiltschko R. 1972. Magnetic compass of European robins. *Science*, 176(4030): 62–64.
- Wiltschko W, Wiltschko R. 1981. Disorientation of inexperienced young pigeons after transportation in total darkness. *Nature*, 291(5814): 433–434.
- Winklhofer M, Holtkamp-Rötzler E, Hanzlik M, et al. 2001. Clusters of superparamagnetic magnetite particles in the upper-beak skin of homing pigeons: evidence of a magnetoreceptor? *European Journal of Mineralogy*, 13(4): 659–669.
- Winklhofer M, Kirschvink J L. 2010. A quantitative assessment of torque-transducer models for magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*, 7(Suppl 2): S273–S289.
- Wu L Q, Dickman J D. 2011. Magnetoreception in an avian brain in part mediated by inner ear lagena. *Current Biology*, 21(5): 418–423.
- Wu L Q, Dickman J D. 2012. Neural correlates of a magnetic sense. *Science*, 336(6084): 1054–1057.
- Wylie D R W, Linkenhoker B, Lau K L. 1997. Projections of the nucleus of the basal optic root in pigeons (*Columba livia*) revealed with biotinylated dextran amine. *Journal of Comparative Neurology*, 384(4): 517–536.
- Yamamoto K, Okano T, Fukada Y. 2001. Chicken pineal *Cry* genes: light-dependent up-regulation of *cCry1* and *cCry2* transcripts. *Neuroscience Letters*, 313(1/2): 13–16.
- Yorke E D. 1979. A possible magnetic transducer in birds. *Journal of Theoretical Biology*, 77(1): 101–105.
- Zapka M, Heyers D, Hein C M, et al. 2009. Visual but not trigeminal mediation of magnetic compass information in a migratory bird. *Nature*, 461(7268): 1274–1277.
- 刘小峰, 史远. 2009. 鸟类磁感受的生物物理机制研究进展. *生物*

- 物理学报, 25(4): 247-254.
- 田兰香, 林巍, 王毅男, 等. 2005. 一个交叉研究领域——动物地磁导航的研究进展. 中国科学基金, 18(6): 340-342.
- 潘永信, 朱日祥. 2011. 生物地球物理学的产生与研究进展. 科学通报, 56(17): 1335-1344.
- 王毅男, 潘永信, 田兰香, 等. 2006. 生物磁学在鸟类定向研究中的进展. 动物学杂志, 40(5): 119-123.
- 徐世浙. 1982. 古地磁学概论. 北京: 地震出版社, 17-29.
- 严非男, 黄康权. 1997. 法拉第电磁感应定律的验证. 物理实验, 17(5): 197-198.
- 朱岗崑. 2005. 古地磁学——基础、原理、方法、成果与应用. 北京: 科学出版社, 101.