

生物地磁响应研究进展*

贺静澜¹⁾ 万贵钧¹⁾ 张明¹⁾ 潘卫东²⁾ 陈法军^{1)**}

¹⁾ 南京农业大学植物保护学院昆虫系昆虫信息生态研究组, 南京 210095;

²⁾ 中国科学院电工研究所生物电磁学北京市重点实验室, 北京 100190)

摘要 地球上的生物每时每刻都受到地球磁场的影响。本文从介绍磁场及地球磁场入手, 详细阐述了生物对地球磁场的磁响应现象。从候鸟到厌氧细菌, 大量生物已被证实可对磁场产生生理和行为响应, 即表现为磁场影响生物的生理发育, 且提供地磁信息作为“罗盘”与“地图”, 指导动物远距离迁徙或短距离扩散等。关于生物磁响应的机制, 目前有两种假说得到广泛认可, 即磁颗粒介导的磁受体假说和依赖光并基于自由基对的磁响应假说, 而近期由中国科学家提出的磁蛋白生物指南针模型更是引起了广泛关注, 但至今尚缺乏生物活体验证。目前, 全球变化背景下的地磁场变化面临加剧风险, 而国际上(尤其是国内)对生物磁响应现象的研究才刚刚起步, 相关研究亟待深入开展, 以便为应对地磁场变化提供基于生物磁响应的科学依据。

关键词 地磁场, 生物磁响应, 磁响应机制, 环境影响

学科分类号 Q64, Q68

DOI: 10.16476/j.pibb.2017.0439

1 磁场与地磁场

磁场是一种由运动的电荷或电场发生变化而产生的特殊物质, 能以机械力的方式作用于一定范围内的磁体或运动电荷; 简言之, 磁场是由移动的电荷(电子)产生的。在微观层面, 电子(核)自旋可生成磁场; 在宏观层面, 线圈内流动的电流可产生一定强度的磁场, 用磁感应强度 B 表示^[1]。磁感应强度又称磁通密度, 是一种描述磁场强弱和方向的物理矢量, 国际通用单位是特斯拉(T), 常用单位之间的换算为: $1\text{T}=10^3\text{mT}=10^6\mu\text{T}=10^9\text{nT}$ 。

地球本身就是一个大磁体, 其产生的磁场即为地球磁场, 简称地磁场。地磁场的磁感应强度约在 $30\mu\text{T}$ 至 $60\mu\text{T}$ 之间, 地磁两极处最大, 磁赤道处最小, 平均强度 $50\mu\text{T}$ 左右。地磁场作为一个地心轴向偶极磁场, 其范围覆盖整个地球及近地空间, 目前的地磁南极靠近地理北极, 地磁北极靠近地理南极。地磁场也是矢量场, 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。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° 逐渐变至磁赤道 0° , 在北半球又从磁赤道 0° 逐渐增至磁北极 90° ^[2]。

地磁场不仅能够阻挡来自宇宙空间的高能粒子辐射, 还能够对地球生物生活的大气圈、水圈提供一个温和环境, 同时地磁场要素(地磁偏角、倾角和强度)还能在许多生物在泳动、迁徙、觅食等过程提供定位导航信息。值得一提的是, 近1000年来地球磁场强度显著衰弱, 而这势必对长期暴露其中的地球生物造成一定的影响。已有充足的证据表明, 当磁场强度降低至 $5\mu\text{T}$ 以下, 即进入亚磁场(hypomagnetic field, HMF)范围^[3]时, 长期处于该环境下的动物中枢神经系统将出现功能障碍, 体现在

* 国家自然科学基金(31470454)和国家自然科学基金青年科学基金项目(31701787)资助。

** 通讯联系人。

Tel: 013675173286, E-mail: fajunchen@njau.edu.cn

收稿日期: 2017-11-27, 接受日期: 2018-05-16

鸟类的发声行为和昼夜节律受到干扰^[4], 鸡和果蝇出现记忆受损现象^[5-6], 小鼠的活动减少、痛觉敏感度改变^[7-8]等。此外, 亚磁场也会显著影响动物的发育过程, 如褐飞虱的胚胎、幼虫发育延迟^[9], 蝾螈和爪蟾的畸形胚胎增多^[10-11], 以及小鼠的胚胎发育早期受到抑制^[12]等。短期暴露于这种极弱磁场环境下也会对人体造成负面影响, 如毛细血管循环增加, 心率降低, 瞳孔扩大, 工作效率降低且更易发生错误^[13-15]等。由此可见磁场这一难以屏蔽的环境因子影响着生物的方方面面, 地磁场变化对地球生物的磁生物学效应、尤其是不利效应亦有待我们去逐步阐明。

2 生物磁响应现象

生物磁响应 (magnetic response) 指生物感知磁场强度及方向的信息, 并直接或间接地通过行为、生理、代谢等做出从宏观表型到微观分子水平响应的现象。相较于生理响应, 目前动物对于地磁场行为响应的研究进行得更为深入。迁徙动物, 特别是为人们所熟知的候鸟, 可在地磁信息的指导下进行长距离的移动, 从而准确地往返于繁殖地与越冬地之间^[16]。这无疑是生物对地磁场演化过程适应性响应的重要证据, 具有重要的进化生物学意义。在动物迁徙过程中, 地磁场自赤道向两极渐变的磁场强度和磁倾角为其提供了两种潜在的地理信息: 一种是用于确定南北磁极和提供方向性信息的“磁罗盘” (magnetic compass), 该信息多用于动物的磁定向 (magnetic orientation) 行为; 另一种是用于提供位置性信息以修正运动路线的“磁地图” (magnetic map), 该信息多用于动物的磁导航 (magnetic navigation) 行为^[17]。除迁徙过程中的磁响应行为外, 许多动物还有一种主动将身体朝向与地磁轴对齐的趋势, 即磁排列 (magnetic alignment) 行为。

2.1 磁定向 (magnetic orientation)

所谓定向, 即生物基于内部或外部信息, 通过调整身体方向, 进行自主运动的行为^[18]。动物通过磁罗盘感知 (magnetic compass sense) 进行磁定向行为。磁罗盘感知是一种应用行径路线与地磁北极连线间的方位角, 使动物在移动过程中保持稳定方向的感知过程。本质上, 磁罗盘感知不为动物提供任何有关“定位”的信息, 即动物不可通过这种感知过程判断当前所在地与目的地间的相对位置关系, 而只为动物明确目的地的方向, 且这种方向不可被矫正^[19]。总而言之, 磁定向行为依赖磁罗盘感知,

强调方向而非位置。

候鸟是最具代表性的可进行磁定向的动物, 它们在长途迁徙过程中使用磁罗盘作为定向信息。迁徙鸟类的磁定向行为最早发现于欧洲知更鸟, 如在欧洲知更鸟迁徙季节, 于实验室内创造与当地磁场等方向不同的人工磁场环境, 发现知更鸟的飞行方向会发生相应改变, 均偏向于完全替代地磁场的人工磁场的磁北极^[20]。这一结果有力地证明了欧洲知更鸟在迁徙过程中受地磁信息的引导而确定前进方向。之后的研究中, 人们又在其他鸟类, 如雀形目鸟类、信鸽和滨鸟中发现了类似的磁定向行为^[21]。

除了鸟类, 磁定向在其他动物, 包括脊椎动物、甲壳纲动物、昆虫和软体动物中广泛地存在。如研究发现, 在地磁水平分量旋转 90° 的人工磁场中, 红鲑鱼 (*Oncorhynchus nerka*) 幼鱼夜间迁徙方向也随之偏转约 90°^[22]。在完全黑暗环境中, 红海龟 (*Caretta caretta* L.) 幼崽在地磁场下的平均移动方向为 42°, 但在一个强度与地磁场相同而水平方向偏转的人工磁场内, 红海龟幼崽的平均移动方向为 196°, 且两个磁场内红海龟的移动分布差异显著^[23]。对雄性绿红东美螈 (*Notophthalmus viridescens*) 的研究表明, 其可运用一种轴向罗盘机制进行磁定向, 与在候鸟中发现的磁定向原理类似^[24]。无脊椎动物中也有类似的磁定向研究报道, 如在磁极对调时, 线虫的垂直运动方向发生改变^[25]; 帝王蝶和其他迁徙性蝴蝶在迁徙过程中表现出一定的磁定向特征^[26]; 夜蛾科 *Noctua pronuba* 飞行方向随磁场方向和强度的改变而改变^[27]。近期, 有实验证明磁场强度和方向的变化可影响粘虫的定向行为^[28]。

事实上, 除磁场外, 还有许多来自外界环境的方向信息可供动物利用, 如太阳、重力、偏振光、风、景观特色等, 种种线索构成了一个复合罗盘系统, 且有研究证明磁场只是其中一员, 并非在该等级体系中起主导作用。如在野生环境中测试蚂蚁 *Atta colombica* 时, 天体罗盘 (celestial compass) 的比重大于磁罗盘^[29-30]。当重力向量与地磁场向量发生冲突时, 蜜蜂更倾向于利用重力来确定它们的行为^[31]。磁罗盘与其他罗盘的关系在一种赤道砂蚤 (*Talorchestia martensii*) 身上得到了诠释。研究表明, 只有当太阳和景观信息无法被轻易地用来测定方位角时, 这种跳蚤才会利用磁罗盘感知^[32-33]。无独有偶, 主要利用太阳罗盘进行定向的帝王蝶在阴天求助于磁罗盘^[34], 因为后者不需要时间补偿, 因此可以用来矫正太阳罗盘^[35]。说明生物在应用复合罗盘

感知的过程中可对各种罗盘的信息线索进行权衡, 而磁罗盘凭借自身特点可作为其他罗盘的校准和补充.

2.2 磁导航 (magnetic navigation)

导航是“一种制定路线前往遥远目的地的理论与实践”^[18]. 许多动物可主动记录与方向及位置有关的运动信息, 此类信息是其在长距离迁徙中所感知到的, 据此动物可绘制出一张“导航地图”. 这种导航地图分为两类, 即镶嵌地图和梯度地图, 后者依赖于一个或多个在不同地理位置上存在梯度渐变的物理量, 而地磁场恰好符合此标准. 动物的磁导航行为主要依赖于磁地图感知 (magnetic map sense), 相较于磁罗盘感知, 地图感知不仅能让动物保持迁徙方向, 而且给了它们进行“更正”的能力, 即根据当前位置与目的地的相对关系进行定位, 从而使真正意义上的导航成为了可能^[36]. 总而言之, 磁导航行为更强调位置信息, 在定向的基础上进行定位, 从而使动物能够不断修正自己的运动方向.

动物的磁导航行为首次发现于统计数据, 地磁场的偶然扰动使家鸽迷失了方向^[37]. 此后, 利用家鸽进行实验证明, 在磁场强度异常的环境中家鸽有很大概率迷失方向^[38]. 据此推测, 磁场强度是导航地图的重要组分, 可为家鸽磁导航提供路线信息. 以南半球为例, 磁场强度自北向南逐渐增强; 因此, 一旦感受到某地的磁场强度大于栖息地, 鸟类就会“意识”到自身正处于较栖息地偏南的地方, 接下来必须向北方迁移才能回到栖息地, 反之亦然^[39].

一种生活在加勒比海和美国东南沿海的迁徙性龙虾为磁导航行为提供了最为确凿的证据 (图 1). 科学家将这些于佛罗里达州捕获的龙虾分为两组, 分别置于实验室内 2 个不同磁场环境内. 结果表明, 置于模拟捕获地北部 400 km 处磁场环境的龙虾朝西南方向移动, 而模拟捕获地西南方向磁场环境内的龙虾向北方移动, 证明了龙虾可根据磁场参数确定自己的地理位置, 借此制定路线返回栖息地^[40].

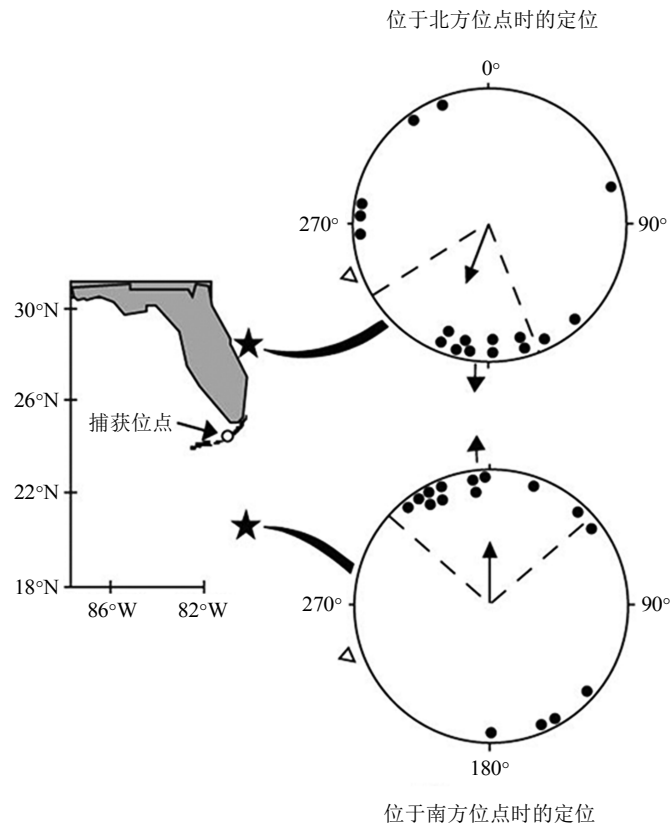


Fig. 1 Piny lobsters recognize their geographical position according to magnetic field parameters^[40]
图 1 根据磁场参数, 龙虾可以辨认出自身所在的地理位置^[40]
 实验设置 2 个磁场, 分别模拟距离龙虾捕获地南 / 北 400 km 处的磁场环境 (图中两处星号位置). 当被置于这 2 个模拟磁场中时, 龙虾能够做出正确的方向选择以回到栖息地. 说明根据磁场参数, 小龙虾可以在佛罗里达州识别出它们的地理位置.

除了利用地磁信息判别位置, 磁场信息也可作为迁徙过程中的信号标记. 某些特殊区域的磁场强度和磁倾角提示动物在经过此处时对行径路线做出相应的调整和改变. 如一种生活在欧洲中部的斑姬鹀, 在其飞往非洲途中, 先是向西南飞行, 到达伊比利亚半岛后改为朝向东南方向飞行, 直到绕过阿尔卑斯山, 穿过地中海和撒哈拉沙漠, 最终抵达目的地^[41]. 以德国当地的斑姬鹀为研究对象, 将之置于人工磁场环境中进行实验, 发现只有当人工磁场的强度和方向与北非地磁场一致时, 斑姬鹀的飞行方向才会从西南改变为东南. 此外, 花园莺(*Sylvia borin*)自北向南穿越赤道的迁徙途中, 赤道处的磁场信息同样起到了信标作用, 使其飞行朝向由朝向赤道转变为朝向地磁极, 最终花园莺得以继续向南半球迁徙到达目的地^[42].

2.3 磁排列 (magnetic alignment)

排列(alignment)是指动物在休息或运动过程中, 将身体朝向调整到某个最佳位置, 以达到更节能、更舒适或其他潜在的目的. 排列现象在自然界中并不少见, 如鳟鱼在溪流中头部朝向逆流方向的流体排列、反刍动物迎风或背风站立的风排列、动物使身体垂直或水平位于太阳光下的热排列等; 相应地, 磁排列是指有机体根据地磁场的场线调整身体主轴的自发定向行为^[43]. 磁排列最早发现于一些厌氧细菌和藻类中, 因其体内含有单晶纳米级铁磁颗粒排成链状形成的磁小体(magnetosome)结构, 会被动地沿磁感线方向移动至有利于生长的位置^[44].

昆虫提供了大部分的磁排列例证. 早在 1958 年便有研究表明, 白蚁有一种沿磁罗盘主轴(即 N-S 方向和 E-W 方向)排列自己身体轴线的倾向, 这种排列方式也被称为四向模式(quadrimodal)^[45]. 在随后的室内研究中白蚁不仅重现了这种排列倾向, 且当磁场受到强磁铁扰乱时, 白蚁的排列方向也随之发生改变, 证实白蚁的排列行为确与磁场有关^[46]. 随后, 这种沿磁场主轴进行的四向模式磁对齐现象又在双翅目昆虫的若干种中得以发现, 如丽蝇(*Calliphora erythrocephala*)、家蝇(*Musca domestica*)、果蝇(*Drosophila melanogaster*)和蜜蜂(*Apis mellifera*)^[47-50]. 最近一项针对美洲大蠊的研究显示其静止位置的分布符合四向模式, 即对齐于磁场的主轴^[51]. 一系列的研究结果暗示以四向模式为代表的磁排列行为在昆虫中较为普遍.

除昆虫外, 脊椎动物中也有磁排列现象报道. Begall 等^[52]用谷歌地球航拍图片, 对世界范围内

308 家牧场的牛进行了身体朝向检查. 总平均向量计算结果显示, 牛的体轴大致与地磁场的南北轴对齐, 即进行 N-S 定向. 相比站立和进食的牛, 这种现象在躺下和休息的牛中更为明显^[53]. 此外, 牧场中靠近高压电线的牛身体方向是随机的, 显然由输电线生成的极低频磁场扰乱了牛的磁校准行为^[54]. 类似的 N-S 对齐行为也在狗和马鹿中得到了印证^[55].

磁排列是一种位置特性, 相较于磁定向和磁导航行为中明确的空间目标指向, 磁排列仅反应生物的方向偏好, 多表现为静止状态下的分布及体轴朝向, 因此位移不会改变磁排列的方向^[43]. 目前对于磁排列的研究远少于磁定向和磁导航, 这不得不归因于磁对齐是一种“微妙”的现象, 不仅容易被其他可用于定向的因素(太阳、风等)抑制和掩盖, 而且其生物学功能和适应性意义始终成谜, 目前科学家仅对白蚁筑巢行为中的磁排列现象进行了假设和解释, 即在聚群的白蚁中, 四向模式的地道建筑可能是一种在缺乏其他线索、大而空旷地下空间内, 为了组织分散劳动力的有效机制^[55], 而利用地磁线索建筑的特定蚁穴朝向便于散热, 从而维持温度相对稳定的生存环境^[56].

2.4 磁场的生物学效应

目前, 有关生物磁生理响应的研究主要集中于中等强度磁场, 即磁感应强度介于 1mT~1T 间的磁场产生的生物学效应. 有大量证据表明, 中等强度的静态磁场能够影响许多功能与膜通道特性密切相关的生物系统^[57]. 然而早期研究多集中于现象描述, 且重复性差. 例如, 有实验表明 400 mT 的磁场可引发小鼠的白细胞减少症^[58], 但也有研究发现, 该磁场下小鼠白细胞数量和生长率没有变化^[59]. 随后学者将研究重点转移到细胞层面, 结果表明, 静态的中等强度磁场和 50 Hz 的调制磁场可刺激细胞内的多种反应、干扰哺乳动物细胞的体外增殖能力^[60]、提高与诱变剂接触的细胞的突变率^[61]、增加了接受杀细胞疗程后肿瘤细胞的存活率^[62]、使易感癌症的小鼠肿瘤发病率增加^[63]、通过改变肿瘤相关基因的表达, 影响肿瘤的发育^[64]. 此外, 中等强度磁场对亚细胞器也可产生影响, 具体而言, 中等强度磁场可诱导: 脂质过氧化和活性氧的生成^[65]、DNA 损伤^[66]以及细胞内 Ca^{2+} 信号传导^[67].

过去十几年的研究数据表明, 静态磁场在生物系统中的作用与膜分子结构性质有关, 而 Ca^{2+} 信号通路是磁场的主要靶标^[68]. 具体而言, 中等强度

的静态磁场可通过集体抗磁特性改变膜上磷脂分子的转动, 其作用足以改变嵌入式离子通道的功能, 进而对所有涉及跨膜运输的生命活动产生生物效应^[57]. 此外在不同的实验模型中, 中等强度的静态磁场可改变 Ca^{2+} 的跨膜流量^[69-72]. 众所周知, Ca^{2+} 控制着已分化细胞的所有生理功能, 代表着最重要的细胞内信号, 胞质 Ca^{2+} 最终决定细胞增殖速度, 这解释了中等强度磁场为何有利于肿瘤的生长^[73]. 但这一机制并不能解释所有情况, 如在强度较低的磁场中观察到的生物学效应会发生变化, 且当静态磁场与交变磁场同时存在时, 磁场与生物的互作才最为明显.

至于磁场强度小于 1mT 的弱磁场, 人们更多关注生物对其在行为方面的响应, 而其中生物对地球磁场的行为响应更是研究的热点, 详见 2.1 至 2.3 节. 而针对强磁场(1~5T)以及超强磁场(> 5T)生物学效应的研究, 则多基于这类磁场可能对人体造成的潜在危险, 如核磁共振成像等^[74]. 强 / 超强静态磁场的生物学效应包括: 改变非洲爪蟾卵的卵裂面(16.7T)^[75]以及改变蛙卵中有丝分裂器的定位^[76]等. 然而强 / 超强磁场并不一定总对生物体造成负面影响: 将黑腹果蝇的卵、幼虫及成虫暴露于 3.7T 的磁场中 7d, 其突变率与正常处理并无显著差异^[77]; 暴露于 4.75T 的磁场中 48 h 没有影响正常淋巴细胞的生理行为^[78]; 8T 与 14T 的静态磁场也没有诱导鳕鱼体内黑色素细胞的聚集^[79]. 因此目前这类磁场的生物学效应还有待进一步研究.

3 生物磁响应机制假说

行为学的研究成果已证明, 许多动物可利用地磁场线索指导自身进行迁徙或其他非运动型定向活动, 但生物磁响应的机理目前还不得而知. 事实上, 生物地磁感知的关键环节在于“磁受体”(magnetoreceptor)的确定, 而这也正是生物磁响应研究领域内最大的难点. 在寻找生物体内潜在磁受体的过程中, 学者们提出了种种合理的假说, 而其中有两种得到了广泛认可: 磁颗粒介导的磁受体假说与依赖光的自由基对假说. 前者以物理媒介——磁性颗粒为受体; 后者以化学过程——自由基对反应为核心, 二者均获得了大量的实验支持, 但究竟孰是孰非还没有定论. 目前学界倾向于认同生物磁响应过程是这两种机制共同作用的结果. 具体而言, 生物通过磁性颗粒感受磁场强度的信息, 从而运用磁地图感知进行定位与导航, 并通过自由基对

反应了解磁场方向与倾角的线索, 从而运用磁罗盘感知确定迁徙的方向^[20].

除以上两种理论外, 也有学者认为, 在随时间变化的极弱磁场中, 生物可通过离子回旋共振机制响应磁场^[80], 而一些深海鱼类可应用电磁诱导机制——即存在于皮肤表面的微导电线在游动过程中切割地磁场形成微电压, 来感受地磁场的信息^[81]. 除此之外, 科学家也致力于寻找全新的、自身具有磁性的磁受体蛋白.

3.1 磁颗粒介导的磁受体假说

3.1.1 生物体内的磁颗粒

提及磁场定向, 人们首先想到的便是利用磁铁或其他磁性物质制成的指南针. 铁是一种活性元素, 在生物体内可以 Fe_3O_4 和 Fe_2O_3 的形式存在, 即俗称的磁铁矿和磁赤铁矿, 其中前者被认为最有可能作为功能性磁受体^[82]. 生物体内磁铁矿可构成两种微粒, 即超顺磁性磁颗粒(superparamagnetic particles, SPM)和单畴磁性颗粒(single-domain magnetic particles, SD)^[83]. 前者微粒较小, 由于无法克服背景热能而只能通过外界磁场获得磁矩, 方向与外界磁场相同; 后者由于晶体足够大而有永久磁矩, 因此表现出类似于磁罗盘指针的特性^[84].

生物体内磁铁矿对于地磁场的响应首先被发现于一些细菌和浮游植物中. 在这些微生物体内, 单晶纳米级铁磁颗粒通常排成链状, 构成名为“磁小体(magnetosome)”的结构^[44]. 该结构可使微生物沿地磁场磁感线方向排列, 或沿磁感线方向移动至有利于生长的方向. 趋磁细菌是第一个被证明含有生物铁磁颗粒的生物, 由于其多为厌氧性细菌, 磁小体结构的存在可保证其始终处于氧气浓度更低的环境中^[85]. 这种被动磁响应行为暗示了真核生物体内的磁铁矿或有作为磁受体的潜质, 也为在高等动物中寻找磁颗粒与地磁响应的关系提供了依据.

3.1.2 寻找动物体内的潜在磁颗粒受体

此后, 针对磁颗粒介导的磁受体, 科学家们对大量动物的不同身体部位进行了研究. 目前得到公认的、最有可能存在该类磁受体的 4 种主要形态结构有: 昆虫的腹部、鸟的上喙和内耳, 以及鱼的鼻组织.

已有相当的证据证明 SPM 和 SD 粒子存在于一些昆虫的腹部, 其中蜜蜂 *api mellifera* 是研究的焦点, 其前腹背侧区域被认为是磁颗粒介导的磁受体可能存在的解剖位点之一. 对该位置进行磁测量可直接观察到横向排列的 SPM 粒子^[86-87], 而行为学

证据表明, 前腹背侧区域附有磁线的蜜蜂对磁场的判别能力下降^[88]; 此外, 也有学者观察到蜜蜂的前腹背侧区域生长着一组含有 SPM 的特殊毛发组织^[89]. 遗憾的是, 由于缺乏后续研究, 因此无法判断该区域的 SPM 磁铁矿粒子与含有 SPM 毛发组织间的联系, 也不能证明二者是否与蜜蜂的磁响应行为有关.

除前腹背侧区域外, 蜜蜂腹部脂肪层中的营养细胞也被推测可能存在磁颗粒介导的磁受体. 昆虫脂肪层营养细胞存在于腹部表皮下, 并参与各种代谢活动, 包括能量储存、卵黄蛋白的产生、重金属解毒和过量饮食铁的储存^[90-91]. 用普鲁士蓝对蜜蜂的腹部进行染色可发现, 着色颗粒呈条带状分布于所有腹节的表皮之下, 这些颗粒直径从 100~900 nm 不等, 主要由铁、氧、磷和钙组成^[92-93]. 有研究指出, 位于蜜蜂腹侧的营养细胞通过轴突与腹神经索连接, 并受到神经系统的调控, 暗示营养细胞中含有 SPM 磁铁矿的颗粒可能借此发挥磁受体的潜能^[94]. 但这一解释随后便受到了质疑, 有学者认为,

营养细胞中这些被普鲁士蓝染色的颗粒内的铁微粒大小约为 7.5 nm, 与铁蛋白或血铁黄素蛋白一致, 即这些颗粒极有可能发挥贮藏铁的功能, 而非磁感受蛋白^[95].

大量的研究表明, 鸟类的头部、鼻子和上喙区域存在一个磁感受器系统, 目前研究最为深入的莫过于家鸽, 其三叉神经的眼部分支或参与磁响应过程^[96-98](图 2). 具体而言, 家鸽上喙内部存在 6 个可被普鲁士蓝染色的点状区域, 在较高放大倍数下可发现, 被染色的是平均直径约为 5 μm 的三叉神经眼部分支神经末梢, 其内部均包含聚集成束的 SPM 磁颗粒, 和排成列状的磁赤铁矿($\gamma\text{-Fe}_2\text{O}_3$)“铁板”, 这 6 个离散的感觉神经元簇组成了家鸽的磁感受系统. 基于此, 一个以 SPM 为基础的家鸽“磁接收器”模型得以提出, 它假设, 列状的磁赤铁矿将磁场传递给 SPM 粒子束, 后者拖拽纤丝, 使神经细胞膜发生形变, 从而使膜上的机械感觉离子通道打开, 家鸽因此可以感受到磁场的变化.

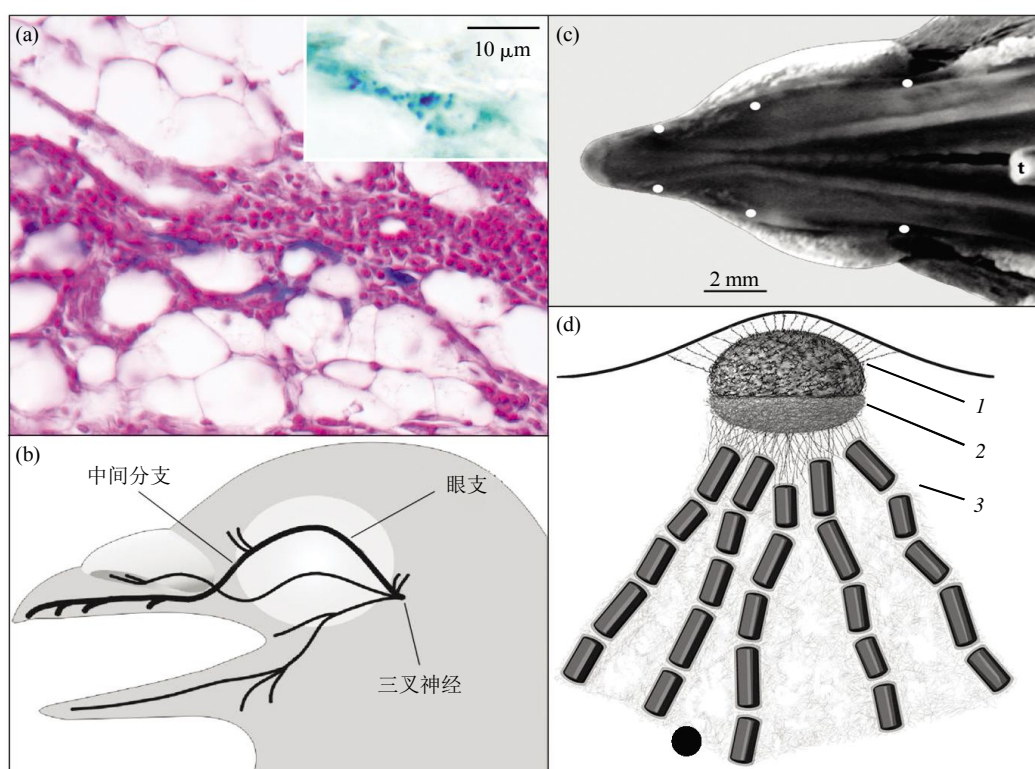


Fig. 2 Magnetic particle-mediated magnetoreception in the upper beak of pigeons^[97]

图 2 家鸽上喙磁颗粒介导的磁受体假说^[97]

(a) 家鸽上喙皮肤组织中被普鲁士蓝染色的神经末梢, 被染成深蓝色的点中含有高浓度的铁. (b) 家鸽头骨示意图, 三叉神经眼部分支通过中间分支使家鸽上喙尖端体觉受到神经支配. (c) 家鸽上喙内部的光学显微观察, 图中的 6 个白点是磁接收器神经末梢所在点, t 代表舌头. (d) 以 SPM 粒子介导的磁受体的次细胞结构, 1: SPM 粒子束黏附的膜和覆盖于 SPM 粒子束的神经线, 2: 围绕 SPM 粒子束的“纤维篮”结构, 3: 赤铁矿锚定组成的“铁板”结构.

鸟类的这一磁响应理论在近 10 余年间不断被完善, 已基本得到认可, 然而最近的一项结合光学、普鲁士蓝染色和透射电子显微镜的综合分析研究表明, 家鸽上喙被普鲁士蓝染色的结构不是磁感受神经元, 而是富含铁的巨噬细胞^[99-100]。在寻找磁颗粒介导的磁受体过程中, 鸟类的上喙是被研究得最为彻底的组织, 饶是如此也未能在其中发现与磁颗粒相关的磁接收器, 而最新的神经生物学的证据依旧支持三叉神经参与生物磁响应过程^[101]。综合来看, 这暗示了另一种可能性: 该位点也许存在另一种基于光的磁受体, 这极有可能是下文将要提到的自由基对磁受体。

无论磁受体以何种形式存在, 其感应到的磁刺激必然会被传入大脑进行最终处理, 因此利用免疫组化标记技术可精确定位脑内相关神经元的表达。利用该技术对家鸽的脑神经进行研究发现, 暴露在不同磁场环境下的家鸽大脑神经元会被相应地激活, 这个可被激活的区域通过传入神经与内耳相连^[102-103]。而一项极具挑战性的实验证明, 内耳听壶被切除的家鸽, 其感应磁场变化的前庭活动被极大地削弱了^[102], 这一发现引发了学者对鸟类内耳中潜在磁受体的探索。利用透射电子显微镜结合元素分析, 科学家在鸽子的耳蜗和前庭毛发细胞的表皮细胞中发现了一种此前未被描述过的富含铁的细胞器, 它的尺寸从 300~600 nm 不等, 由铁蛋白类颗粒组成。引人注目的是, 几乎所有的毛细胞内只含这一种富含铁元素的细胞器, 且这类细胞器似乎仅存在于鸟类。考虑到特定的亚细胞位置、元素构成、以及进化保守性, 科学家认为该结构是鸟类感觉器官的组分之一^[104]。虽然后续研究表明这类细胞器中所含的铁蛋白颗粒仅能表现出弱磁性^[105], 但它的发现仍引起了人们对于鸟类磁感知机制的兴趣。

除以上 3 种动物的身体部位外, 磁铁矿颗粒也在包括金枪鱼、鲑鱼和鳕鱼在内的多种鱼类的嗅觉组织中得以发现。这些磁性物质以 SD 磁铁矿的形式存在, 大小在 40~100 nm 之间, 呈链状排列^[106-108]。随后在鳕鱼中这些磁颗粒组织和亚细胞层的位置得到了确认, 即位于嗅觉薄片的固有膜层, 且与神经系统有所联系^[109-110]。

3.1.3 小结

尽管已有相当的证据表明, 在上述 3 种动物群体(昆虫、鸟类、鱼类)的特定身体部位确有磁铁矿颗粒存在, 但以其介导的磁感受系统是否成立仍没

有确凿的实验证据。早在 20 多年前蜜蜂前腹背侧的磁颗粒就已经得到了发现, 但至今未有进一步的行为学和机制探究; 而最近对家鸽上喙磁性物质的研究结果几乎颠覆了一直以来的“磁接收器”模型, 这似乎暗示了鸟类的磁感受系统可能不存在于此, 或者其结构与当前假设的模型不同, 因而一直没能被发现; 在针对鱼类的研究中, 始终无法分离含有磁颗粒的细胞阻滞了研究的进程, 而上一篇^[110]从动物的嗅觉组织中发现磁铁矿颗粒的报道还要追溯到 15 年前。此外, 尽管有行为学证据表明海龟、蝾螈和龙虾等具有一定的磁定向和磁导航能力, 但在爬行动物、两栖动物或甲壳类动物中至今仍无任何有关磁颗粒介导的磁受体研究报道。相较于行为学研究, 一直积极地为生物磁响应提供表型证据, 在确定磁颗粒介导的磁响应系统的解剖位置、结构和功能方面的进展则十分缓慢。目前以及未来的主要目标仍然是充分描述磁受体的精细结构, 以及磁粒子与细胞的相互作用。

3.2 依赖光的自由基对磁受体机制

3.2.1 自由基对理论

如果 1 个分子含有奇数个电子, 则该分子必含有 1 个未成对的电子, 这种拥有不成对电子的原子或基团称为自由基, 而该未成对电子的自旋状态有 2 种, 即上旋($\uparrow$)或下旋($\downarrow$)。自由基对是指一种将 2 个自由基串联起来的短暂反应, 作为该反应的中间体常见于光激发电子转移的反应中, 而组成自由基对的 2 个未配对电子的自旋方向彼此相反(即 $\uparrow\downarrow$, 称为单线态 singlet)或平行($\uparrow\uparrow$ 或 $\downarrow\downarrow$, 称为三线态 triplet)。因电子自旋与磁矩有关, 所以自由基对的两种化学状态可在内部(外部)磁场影响下转变, Ritz 等^[111]基于此原理提出了依赖光的自由基对磁感受假说(图 3)。理论计算结果^[112]与实验模拟^[113]均显示, 地磁场可调节由自由基对反应产生的单线态与三线态产物比率, 这种调节并非直接影响单线态 - 三线态产物差异, 而是通过一种“延迟”效应来改变自由基对中间体的寿命, 从而使依赖于外部磁场的生化反应过程发生改变, 这为地磁场作为许多动物的磁罗盘定向提供了生物化学基础。

实际上, 并非所有形成自由基对的反应都具有“生物指南针”功能, 为了感知相对微弱的地磁场, 这类化学磁受体必须满足以下要求^[114]: a. 由于自由基对反应的第一步受光激发, 所以作为磁受体的分子同时也应是光受体且对光敏感, 其吸收光谱应与可引起磁定向行为的磁场强度范围相匹配。

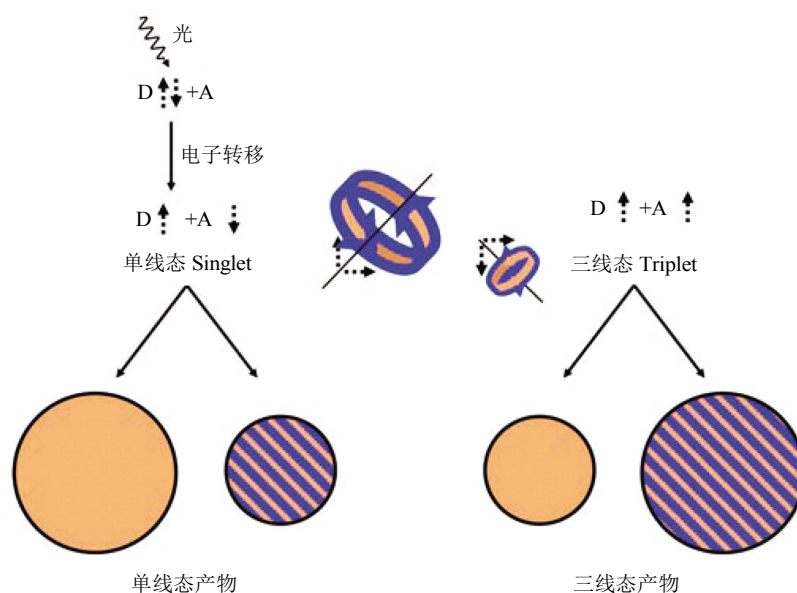


Fig. 3 Reaction scheme for a radical pair reaction^[111]

图3 自由基对反应机制^[111]

自由基对假说认为, 光敏分子受光激发诱导电子转移, 形成中间态供体(D)-受体(A)电子对, 虚线箭头表示电子自旋方向. 电子自旋方向可发生变化, 如从反向平行变为平行, 从而使自由基对由单线态变为三线态; 不同状态下的自由基对反应速率与反应产物不同, 因此终产物中, 单线态产物与三线态产物的比例差异由单线态、三线态自由基对的比例差异及反应速率决定; 电子自旋方向受局域磁场影响, 而该局域磁场由外部(地磁场)场和原子核磁矩产生的内部磁场组成, 因此地磁场的改变直接作用于中间态自由基对, 并改变终产物中单线态与三线态产物的比例.

b. 受光激活的自由基对的半衰期必须能持续一定时间(超过 $1\ \mu\text{s}$), 以使地磁场完成对自由基对的单线态和三线态之间的相互转换调节, 同时, 其寿命亦不可过长以免受到其他噪声干扰. c. 自由基对反应中的单线态与三线态的反应产物不同. 如一种反应产物为某种神经递质, 而另一种不是, 或一种反应产物可干扰视觉感受器的敏感性, 而另一种无此影响. 只有如此生物方可感受到外界磁场对自由基对状态互变产生的影响. d. 自由基对形成的分子整体或部分需以某种方式固定于细胞, 否则它的自由移动将导致超精细耦合作用对于磁场的各向异性被破坏, 分子将无法感知磁场信息. e. 最初的电子转移不能随机改变两个电子间初始的平行或反向平行的自旋关系, 即自旋角动量守恒. 虽然该定律并不适用于所有的电子转移过程, 但当转移过程由光激活时, 这一守恒定律通常成立.

3.2.2 隐花色素——最有可能的生物磁受体

早在 1995 年, 一项针对候鸟的研究就已证实其在迁徙过程中的磁定向行为依赖于环境光的波长, 具体而言, 在绿光波长(波峰 $565\ \text{nm}$)和蓝光波长(波峰 $443\ \text{nm}$)下, 欧洲知更鸟和澳洲银绣眼鸟表

现出良好的定向行为, 而当处于红光波长(波峰 $630\ \text{nm}$)下时, 它们不再表现出定向性^[115]. 而在这之前便有学者通过测量发现, 只有在光照和完整的视网膜都存在的情况下, 才能观察到家鸽基于磁场变化的神经电生理反应^[116]. 随后 Ritz 等^[117]通过量子力学计算证明, 存在于生物系统中的自由基对反应可响应弱磁场(强度与地球磁场持平)的变化, 且眼球模型评估结果证实, 鸟类进行磁罗盘定向需要高能光(即短波光)的存在, 结合鸟类磁定向行为对特定色光的依赖以及其与视网膜和视觉系统的关联, 最终 Ritz 提出, 磁受体的最佳候选者为一种存在于哺乳动物视网膜中的蓝光受体蛋白——隐花色素.

隐花色素(cryptochrome, CRY)属于光裂解酶家族, 是黄素蛋白的一类, 可吸收蓝光($400\sim 500\ \text{nm}$)和紫外光($320\sim 400\ \text{nm}$). 隐花色素基因 *CRY* 序列具有高度保守性, 其晶体结构与 DNA 光裂解酶相似, 但不同的是隐花色素缺乏修复受紫外线损伤 DNA 的功能^[118]. CRY 存在于许多生物体内, 如植物、藻类、细菌、昆虫、鱼类、两栖动物、鸟类和哺乳动物等, 其可调节植物的生长发育, 并在动物

的昼夜节律等行为中起重要作用。目前, 隐花色素可分为 3 类, 即植物隐花色素、动物隐花色素和 CRY-DASH^[119]。植物隐花色素均为光受体, 其对植物生长发育的调控主要体现在光形态建成方面, 如向下胚轴伸长的抑制、叶片中花青素的积累、子叶的脱落等^[120]。动物隐花色素又可分为 2 种, 即光敏的 I 型隐花色素(果蝇类隐花色素)和非光敏的 II 型隐花色素(脊椎动物类隐花色素)^[121]。分类依据是二者的功能: I 型为蓝光受体, 在生物钟系统中起着感光作用; II 型为昼夜节律调节过程中的反馈回路抑制子。CRY-DASH 是一类独特的隐花色素, 最先发现于蓝藻细菌(*Synechocystis sp.*)中^[122]。系统发育分析表明, CRY-DASH 在进化上是一个独立的分支, 更类似于动物的隐花色素, 并有可能是后者的祖先^[123]。CRY-DASH 的独特之处在于可修复单链 DNA(ssDNA), 因此它最终被归入了 ssDNA 光裂解酶类^[124]。

多数隐花色素(CRY-DASH 除外)含有 2 个结构域, 分别是位于氨基端的与光裂解酶同源的 PHR 区域(photolyase-related region)和位于羧基端的区域^[125]。PHR 结构域内包含 2 个发色团, 即黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD)和 5, 10-亚甲基四氢叶酸(5, 10-CH=THF)^[123]。不同物种的 PHR 三维结构域极为相似, 均通过折叠形成 1 个 α/β 结构域和 1 个螺旋结构域, 后者通过 1 个可变动的域间环与前者连接。螺旋结构域包含 1 个腔体结构, 称为 FAD 口袋, 在这个“口袋”的底部 FAD 通过 U 形构象以非共价键的形式与隐花色素结合^[126]。吸收蓝光后, FAD 还原为黄素半醌自由基(FAD $\cdot$ 或其质子化中性体 FADH $\cdot$), 脱下的电子在 3 个高度保守的色氨酸残基(称为三联体)间进行传递, 最终氧化末端的色氨酸残基使其变为 TrpH $\cdot$ +, 而后亦可通过反质子化过程形成 Trp $\cdot$, 最终形成 FAD-Trp 自由基对^[127]。

3.2.3 支持隐花色素-自由基对理论的实验证据

隐花色素作为生物磁受体的假设提出后, 离体条件下该色素蛋白受光激发的自由基对反应得到了大量研究。实验证明, 一种候鸟——花园莺的隐花色素被光激发后可形成以 ms 为周期的自由基对^[128], 类似的半衰期大于 1 ms 的自由基对也可在拟南芥隐花色素的光反应中产生^[129], 二者的寿命均可满足自由基对理论的要求。而以大肠杆菌光裂解酶 EcPL 作为模式系统的测试, 则证明了 FAD-Trp 自由基对的光化反应可受外界磁场的影响^[130]。具体

而言, 外部磁场可改变其自由基对的量子产率和动力学特征, 且在适当的条件下, 弱磁场强度(如强度为 50 μ T 的地球磁场)即可使其产生显著反应。由于光解酶与隐花色素在结构上高度相似, 因此这一结论间接证明了隐花色素的磁特性。随后一项针对拟南芥隐花色素 AtCRY 的研究则直接证明了在生理温度下, 隐花色素的自由基对可响应地球磁场^[131]。考虑到大肠杆菌 EcPL 与拟南芥 AtCRY 同属光裂解酶, 可推测磁敏性可能是该蛋白质家族的普遍特征, 这种对弱磁场敏感的特性可以外推至鸟类的隐花色素。以上结论均表明, 隐花色素中进行的自由基对反应满足“生物指南针”的基本要求。

此外大量的行为学实验表明, 生物探测磁场的能力与隐花色素密切相关。

只含有一种 I 型隐花色素的果蝇是理想的模式生物。种种实验表明, 蓝光受体——隐花色素的存在是果蝇进行依赖光的磁敏反应的必要条件。Gegear 等^[132]指出, 在全光谱光照下, 经过训练的野生型果蝇可对磁场做出显著反应, 而当隐花色素可接受的光谱被屏蔽时, 果蝇对磁场失去了响应, 此外隐花色素缺陷的果蝇在全光谱光照下仍对磁场无响应, 该实验为基于隐花色素的磁敏系统提供了首个遗传学证据; 随后在有关昼夜节律的研究中, 有学者发现, 蓝光光谱下, 磁场可增强隐花色素对果蝇生物钟节律的“减缓”现象, 且 300 μ T 的磁场效果最明显, 而隐花色素突变体中则观察不到这种现象^[133]; 此外也有研究表明, 果蝇以爬行为代表的负趋地性可受磁场干扰, 该干扰效应由隐花色素介导, 且删除隐花色素的 c 端会破坏其对磁场的响应, 证明隐花色素在该通路中扮演着重要的信号角色^[134]。

植物中的拟南芥是另一种可用于研究隐花色素与磁响应关联的模式生物, 一项针对其下胚轴生长和花青素积累的实验直观地证明了植物隐花色素对磁场变化的响应。实验选用正常拟南芥和一种 CRY1、CRY2 基因均缺失的双突变体作为研究对象, 证明磁场可增强蓝光对拟南芥下胚轴生长的抑制作用, 这种“增强”效应需要隐花色素参与。花青素积累实验的结果与之类似, 均表明磁场强度的改变可影响蓝光对拟南芥的生理效应^[135]。

以鸟类作为研究对象或许更具说服力。Ritz 等^[136]发现, 当在地磁场外附加一个垂直的宽频磁场(0.085 μ T; 0.1~10 MHz)或一个单频磁场(0.47 μ T; 7 MHz)时, 欧洲知更鸟失去了方向感。进一步通

过 7 MHz 单频磁场的研究发现, 当该磁场与地磁场平行时知更鸟表现出明显的方向性偏好, 与未受干扰时的行为一致, 而当此单频磁场与地磁场间存在一个 24° 或 48° 夹角时知更鸟再次失去方向性偏好。事实上, 在细胞内环境的阻尼效应影响下, 铁磁性物质难以追踪弱射频磁场, 即使在黏度极低的生理条件下, 一个频率为 7 MHz 的射频磁场必须达到 285 μT 的磁场强度才能对铁磁物质的取向产生影响, 而这一强度显然远远高于实验所用的 0.47 μT ^[137-138]。可见, 该实验中观察到的知更鸟对磁场变化的行为学响应并非基于铁磁性物质。与之相对的, 由于电子与外磁场互作产生的塞曼效应可发生于 0.1~10MHz 频率范围, 故频率在 0.1~10MHz 的振荡磁场可能会对自由基对产生振荡效应, 从而引起知更鸟方向感丧失^[139]。该实验间接证明了自由基对反应与磁响应行为间的关系。

3.2.4 小结

目前隐花色素参与生物磁敏反应的证据已经相当丰富且具有说服力, 但它作为磁受体的确凿证据却依旧缺乏。

以果蝇为模型的行为学实验中, 研究对象均为敲除或先天缺失隐花色素基因的试虫, 这些实验表明隐花色素的存在对果蝇的磁性反应是至关重要的。但目前的结果并不能排除隐花色素在另外的磁敏感体的上游或下游发挥非磁性作用的可能, 也不能解释磁场强度如何影响果蝇基于隐花色素的磁场方向探测。而植物中依赖蓝光的磁场效应结果直观, 但可惜的是该实验并无可重复性^[140]。在鸟类中, 对隐花色素蛋白质结构认识的缺乏限制了研究

的深度。目前, 整个隐花色素/光裂解酶家族中, 蛋白质晶体结构得到完整解析的仅有大肠杆菌光解酶^[141]、拟南芥 CRY3^[142]以及果蝇 *DmCRY*^[143], 其余部分结构域得以解析的隐花色素也囿于小鼠^[144], 而鸟类及高级哺乳动物的隐花色素仍待进一步研究, 目前已知的鸟类隐花色素有 4 种基因亚型, 具体哪一种可感应磁场还不得而知。

此外, 隐花色素与下游蛋白质的互作以及其在生物体内传递磁信息的精细过程仍不明朗。一项针对果蝇隐花色素突变体的研究甚至动摇了受光激发的自由基对理论。该实验显示, 果蝇隐花色素蛋白中的色氨酸突变为苯丙氨酸不影响其进行磁性传导^[145], 而传统理论中完整的色氨酸三联体对于隐花色素感应磁场是必要的, 因此可能需要新的光化学机制假说来解释自由基对磁响应理论。

3.3 其余潜在磁受体蛋白探索

除以上两种理论外, 生物磁感知研究中, 还有很多研究者在寻找可能的磁受体蛋白。但是通常来说, 蛋白质本身不具备磁性, 因此很多已得到生物学实验证实的“磁感知受体”, 只能被证明参与磁感知过程, 但是无法在物理学理论层次得到其直接参与磁相互作用的证据。

近期, 中国的谢灿团队^[146]发现了一种合适的磁受体蛋白(magnetoreceptor protein, MagR), 他们通过计算机模拟结合文献分析, 以果蝇为研究对象进行了全基因组筛选, 最终目标锁定为果蝇铁硫簇装配蛋白 IscA1: *Drosophila* CG8198。随后通过电镜扫描结合同源建模, 一种全新的磁受体复合物——Cry/MagR 生物指南针模型得以建立(图 4)。

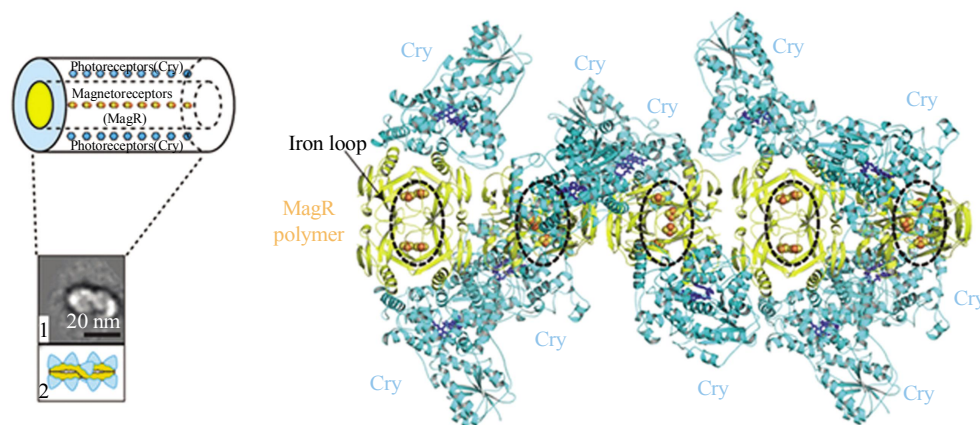


Fig. 4 Structural model of CRYs/MagR protein complex^[146]

图 4 CRYs/MagR 蛋白复合体结构模型^[146]

该模型以 MagR 为中心形成棒状聚合物, 每 4 个 MagR 结合 4 个铁硫簇排列成“铁环”, CRY 环绕在外作为接受光刺激的“天线”, 最终形成稳定的螺旋-螺旋结构。左下黑白图示该蛋白复合体亚显微结构。

该模型以 MagR 为中心形成棒状聚合物, CRY 环绕在外作为接受光刺激的“天线”, 最终形成稳定的螺旋-螺旋结构, 且 CRY 与 MagR 的数量比为 1:2; 随后, 该团队利用免疫荧光技术, 在鸽视网膜细胞中发现 MagR 蛋白与 CRY 存在共定位表达。电镜成像、纯化实验、结晶实验和 MagR/CRY 复合物磁性检测结果均证实该复合物不仅可感应外界磁场, 且自身具有磁性, 符合生物指南针的理论要求。该理论模型一经提出, 立刻引起了国内外相关领域学者的广泛关注。MagR 蛋白作为目前已知唯一一种可长时间感受磁性、同时本身亦具磁性的蛋白质, 其发现为生物磁感受机制研究带来了新的曙光。

然而, 这一由磁受体与光受体互作构成的生物指南针模型虽然极具突破性, 但现阶段仍存在不少疑点: a. 该模型是否依赖两种受体蛋白质互作来进行光磁耦合? MagR 与 CRY 在鸽视网膜中的共定位表达不足以证明二者在生物体内确实存在互作, 且该实验中与 MagR 结合的隐花色素为家鸽 *clCRY4*, 而在之前的 40 余年间, 大量针对鸟类的行为学实验表明, 与磁响应密切相关的隐花色素蛋白为 CRY1^[147-149]。此外, 与谢灿团队的体外研究结果类似, 侧重于体内生物学实验的张生家课题组^[150]也支持 MagR(IscA1)具有磁感受功能, 但后者的研究表明 MagR 可不依赖隐花色素单独调控神经活动。b. MagR/CRY 复合物的磁特性值得商榷。有学者指出 MagR 蛋白中所含铁原子数量过少不足以对地球磁场进行耦合^[151]。此外, 铁是一种地壳中高度丰富的元素, 实验过程中极有可能受到环境和实验室的污染^[152], 而谢灿团队四个验证内禀磁矩的实验均在离体条件下进行, 不能排除 MagR/CRY 复合物被外源铁物质污染的可能性。再者, MagR/CRY 复合物的结构是通过同源建模得到的, 缺乏后续活体验证, 光磁耦合的信号传导通路也不得而知。

尽管种种问题的存在使得以 MagR/CRY 复合物为核心的生物指南针模型真实性存疑, 但不可否认的是, 有关 MagR(IscA1)磁受体新功能的报道为完全揭示动物磁响应分子机制翻开了崭新的篇章, 而以 MagR 为基础衍生出的非损伤性的神经调控方法——磁遗传学(magnetogenetics)更是具有广泛的应用前景^[151]。

4 展 望

生物地磁导航需要“磁罗盘”(方向信息)和“磁地图”(位置信息)。其中, 磁力线的方向或磁倾角指示方向, 是生物的定向“磁罗盘”; 梯度变化的磁场则显示不同的地表位置, 提供“磁地图”的作用。“磁罗盘”广泛存在于鱼类、两栖类、鸟类、哺乳类等动物中, 相对于“磁罗盘”的广泛存在, “磁地图”仅在部分物种如龙虾(*Panulirus argus*)中得到证实。越来越多确凿的实验证据表明许多生物具有高度保守的磁感受能力, 因此, 通过开展生物-磁场互作研究来揭示磁地图的作用与机制显得格外重要。

生物地磁导航机制研究是一门古老而又年轻的学科领域, 涉及到量子物理学、自旋化学、功能组学等多学科的交叉融合/协调发展, 结合顺磁共振检测技术、低温超导量子干涉技术和多物理场耦合模型等先进物理、化学技术及分析手段, 相信在不久的将来, 我们终将揭开生物磁响应的神秘面纱。

参 考 文 献

- [1] 朱晓璐, 王江云. 地磁场与生物的磁感应现象. 自然杂志, 2013, **35**(3): 200-206
Zhu X L, Wang J Y. Chinese Journal of Nature, 2013, **35** (3): 200-206
- [2] 潘永信, 朱日祥. 生物地球物理学的产生与研究进展. 科学通报, 2011, **56**(17): 1335-1344
Pan Y X, Zhu R X. Chinese Sci Bull (Chinese Ver), 2011, **56**(17): 1335-1344
- [3] 莫炜川, 刘纛, 赫荣乔. 亚磁场及其生物响应机制. 生物化学与生物物理进展, 2012, **39**(9): 7-14
Mo W C, Liu Y, He R Q. Progress in Biochemistry and Biophysics, 2012, **39**(9): 7-14
- [4] Bliss V L, Heppner F H. Circadian activity rhythm influenced by near zero magnetic field. Nature, 1976, **261**(5559): 411-412
- [5] 王学斌, 徐慕玲, 李兵, 等. 亚磁空间中孵化的一日龄小鸡味觉回避长时记忆受损. 科学通报, 2003, **48**(19): 2042-2045
Wang XB, Xu M L, Li B, et al. Chin Sci Bull, 2003, **48** (19): 2042-2045
- [6] Zhang B, Lu H, Wang X, et al. Exposure to hypomagnetic field space for multiple generations causes amnesia in *Drosophila melanogaster*. Neuroscience Letters, 2004, **371**(2-3): 190-195
- [7] Prato F S, Robertson J A, Desjardins D, et al. Daily repeated magnetic field shielding induces analgesia in CD-1 mice. Bioelectromagnetics, 2010, **26**(2): 109-117
- [8] Mo W C, Fu J P, Ding H M, et al. Hypomagnetic field alters

- circadian rhythm and increases algesia in adult male mice. *Prog Biochem Biophys*, 2015, **42**(7): 639–646
- [9] Wan G J, Jiang S L, Zhao Z C, *et al.* Bio-effects of near-zero magnetic fields on the growth, development and reproduction of small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* and brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Journal of Insect Physiology*, 2014, **68**(3): 7–15
- [10] Asashima M, Shimada K, Pfeiffer C J. Magnetic shielding induces early developmental abnormalities in the newt, *Cynops pyrrhogaster*. *Bioelectromagnetics*, 2010, **12**(4): 215–224
- [11] Mo W C, Liu Y, Cooper H M, *et al.* Altered development of *Xenopus* embryos in a hypogeomagnetic field. *Bioelectromagnetics*, 2012, **33**(3): 238–246
- [12] Fesenko E, Mezhevnikina L, Osipenko M, *et al.* Effect of the "zero" magnetic field on early embryogenesis in mice. *Electromagnetic Biology & Medicine*, 2010, **29**(1–2): 1–8
- [13] Binhi V, Sarimov R. Zero magnetic field effect observed in human cognitive processes. *Electromagnetic Biology & Medicine*, 2009, **28**(3): 310–315
- [14] Binhi V N, Sarimov R M. Effect of the hypomagnetic field on the size of the eye pupil. *Physics*, 2013, arXiv:1302.2741
- [15] Iui G, Vasin A L, Matveeva T A, *et al.* Evaluation of the hypomagnetic environment effects on capillary blood circulation, blood pressure and heart rate. *Human Physiology*, 2014, **48**(2): 24–30
- [16] Gould J L. Animal navigation: the evolution of magnetic orientation. *Current Biology*, 2008, **18**(11): 482–484
- [17] Lohmann K J, Lohmann C M, Putman N F. Magnetic maps in animals: nature's GPS. *Journal of Experimental Biology*, 2007, **210**(21): 3697–3705
- [18] Able K P. The concepts and terminology of bird navigation. *Journal of Avian Biology*, 2010, **32**(2): 174–183
- [19] Mouritsen H, Derbyshire R, Stalleicken J, *et al.* An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, **110**(18): 7348–7353
- [20] Wiltschko R, Wiltschko W. *Magnetic orientation in animals*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1995: 33–41
- [21] Walcott C, Green R P. Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnet field. *Science*, 1974, **184**(4133): 180–182
- [22] Quinn T P. Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *Journal of Comparative Physiology*, 1980, **137**(3): 243–248
- [23] Lohmann K J. Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Experimental Biology*, 1991, **155**(1): 37–49
- [24] Phillips J B. Two magnetoreception pathways in a migratory salamander. *Science*, 1986, **233**(4765): 765–767
- [25] Vidal Gadea A, Ward K, Beron C, *et al.* Magnetosensitive neurons mediate geomagnetic orientation in *Caenorhabditis elegans*. *Elife*, 2015, **4**: e07493
- [26] Srygley R B, Dudley R, Oliveira E G, *et al.* Experimental evidence for a magnetic sense in *neotropical* migrating butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Animal Behaviour*, 2006, **71**(1): 183–191
- [27] Baker R R, Mather J G. Magnetic compass sense in the large yellow underwing moth, *Noctua pronuba*, L. *Animal Behaviour*, 1982, **30**(2): 543–548
- [28] Xu J J, Pan W, Zhang Y C, *et al.* Behavioral evidence for a magnetic sense in the oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Biology Open*, 2017, **6**(3): 340–347
- [29] Banks A N, Srygley R B. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants, *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 2010, **109**(10): 835–846
- [30] Riveros A J, Srygley R B. Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour*, 2008, **75**(4): 1273–1281
- [31] Lambinet V, Hayden M E, Bieri M, *et al.* Does the earth's magnetic field serve as a reference for alignment of the honeybee waggle dance? *Plos One*, 2014, **9**(12): e115665
- [32] Ugolini A. Relationship between compass systems of orientation in equatorial sandhoppers. *Animal Behaviour*, 2001, **62**(2): 193–199
- [33] Ugolini A. The moon orientation of the equatorial sandhopper *Talorchestia martensii*, Weber. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 2016, **70**(10): 1–8
- [34] Merlin C, Gegear R J, Reppert S M. Antennal circadian clocks coordinate sun compass orientation in migratory monarch butterflies. *Science*, 2009, **325**(5948): 1700–1704
- [35] Guerra P A, Reppert S M. Sensory basis of lepidopteran migration: focus on the monarch butterfly. *Current Opinion in Neurobiology*, 2015, **34**: 20–28
- [36] Able K P. Common themes and variations in animal orientation systems. *American Zoologist*, 1991, **31**(1): 157–167
- [37] Keeton W T, Larkin T S, Windsor D M. Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation. *Journal of Comparative Physiology*, 1974, **95**(2): 95–103
- [38] Walcott C. Anomalies in the earth's magnetic field increase the scatter of pigeons' vanishing bearings//animal migration, navigation, and homing. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1978: 143–151
- [39] Wiltschko W, Wiltschko R. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural & Behavioral Physiology*, 2005, **191**(8): 675–693
- [40] Boles L C, Lohmann K J. True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature*, 2003, **421**(6918): 60–63
- [41] Beck W, Wiltschko W. Magnetic factors control the migratory direction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas)//Acta XIX Congr Int Ornithol Vol II. Ottawa: University of Ottawa Press, 1988: 1955–1962
- [42] Wiltschko W, Wiltschko R. Migratory orientation: magnetic compass orientation of garden warblers (*Sylvia borin*) after a simulated crossing of the magnetic equator. *Ethology*, 2010, **91**(1): 70–74

- [43] Begall S, Malkemper E P, Červený J, *et al.* Magnetic alignment in mammals and other animals. *Mammalian Biology*, 2013, **78** (1): 10–20
- [44] Bellini S. On a unique behavior of freshwater bacteria. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2009, **27**(1): 3–5
- [45] Roonwal, M. Recent work on termite research in India (1947–57). *Trans. Bose Res. Inst*, 1958, **22**: 77–100
- [46] Becker G. Reaktion von Insekten auf Magnetfelder, elektrische Felder und atmosphärische. *Journal of Applied Entomology*, 1964, **54**(1–4): 75–88
- [47] Becker G. Ruhezinstellung nach der Himmelsrichtung, eine Magnetfeldorientierung bei Termiten. *Naturwissenschaften*, 1963, **50**(12): 455
- [48] Becker H G, Speck C R N U. Untersuchungen über die Magnetfeld-Orientierung von Dipteren. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 1964, **49**(4): 301–340
- [49] Wehner R, Labhart T. Perception of the geomagnetic field in the fly *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, 1970, **26**(9): 967–968
- [50] Martin H, Lindauer M. The effect of the earth's magnetic field on gravity orientation in the honey bee (*Apis mellifica*). *Journal of Comparative Physiology A*, 1977, **122**(2): 147–187
- [51] Vácha M, Kváčalová M, Půžová T. American cockroaches prefer four cardinal geomagnetic positions at rest. *Behaviour*, 2010, **147**(4): 425–440
- [52] Begall S, Červený J, Neef J, *et al.* Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, **105**(36): 13451–13455
- [53] Begall S, Burda H, Červený J, *et al.* Further support for the alignment of cattle along magnetic field lines: reply to Hert *et al.* *Journal of Comparative Physiology A*, 2011, **197**(12): 1127–1133
- [54] Burda H, Begall S, Neef J. Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, **106**(14): 5708–5713
- [55] Cheung A, Zhang S, Stricker C, *et al.* Animal navigation: general properties of directed walks. *Biological Cybernetics*, 2008, **99**(3): 197–217
- [56] Jacklyn P M, Munro U. Evidence for the use of magnetic cues in mound construction by the termite *Amitermes meridionalis* (Isoptera : Termitinae). *Australian Journal of Zoology*, 2002, **50**(4): 357–368
- [57] Rosen A D. Mechanism of action of moderate-intensity static magnetic fields on biological systems. *Cell Biochemistry & Biophysics*, 2003, **39**(2): 163–173
- [58] Barnothy J M, Barnothy & M F, Boszormenyi-Nagy I. Influence of a magnetic field upon the leucocytes of the mouse. *Nature*, 1956, **177**(4508): 577–578
- [59] Eiselein J E, Boutell H M, Biggs M W. Biological effects of magnetic fields--negative results. *Aerosp Med*, 1961, **32**(5): 383–386
- [60] Ross S M. Combined DC and ELF magnetic fields can alter cell proliferation. *Bioelectromagnetics*, 1990, **11**(1): 27–36
- [61] Nordenson I, Mild K H, Andersson G, *et al.* Chromosomal aberrations in human amniotic cells after intermittent exposure to fifty hertz magnetic fields. *Bioelectromagnetics*, 1994, **15**(4): 293–301
- [62] Liburdy R P, Sloma T R, Sokolic R, *et al.* ELF magnetic fields, breast cancer, and melatonin: 60 Hz fields block melatonin's oncostatic action on ER+ breast cancer cell proliferation. *Journal of Pineal Research*, 1993, **14**(2): 89–97
- [63] Morandi M A, Pak C M, Caren R P, *et al.* Lack of an EMF-induced genotoxic effect in the Ames assay. *Life Sciences*, 1996, **59** (3): 263–271
- [64] Loberg L I, Engdahl W R, Gauger J R, *et al.* Expression of cancer-related genes in human cells exposed to 60 Hz magnetic fields. *Radiation Research*, 2000, **153**(2): 679–684
- [65] Ishisaka R, Kanno T, Inai Y, *et al.* Effects of a magnetic fields on the various functions of subcellular organelles and cells. *Pathophysiology the Official Journal of the International Society for Pathophysiology*, 2000, **7**(2): 149–152
- [66] Fiorani M, Cantoni O, Sestili P, *et al.* Electric and/or magnetic field effects on DNA structure and function in cultured human cells. *Mutation Research*, 1992, **282**(1): 25–29
- [67] Lyle D B, Fuchs T A, Casamento J P, *et al.* Intracellular calcium signaling by Jurkat T-lymphocytes exposed to a 60 Hz magnetic field. *Bioelectromagnetics*, 2015, **18**(6): 439–445
- [68] Gartzke J, Lange K. Cellular target of weak magnetic fields: ionic conduction along actin filaments of microvilli. *Am J Physiol Cell Physiol*, 2002, **283**(5): C1333–C1346
- [69] Rosen M S, Rosen A D. Magnetic field influence on *Paramecium motility*. *Life Sciences*, 1990, **46**(21): 1509–1515
- [70] Fanelli C, Coppola S, Barone R, *et al.* Magnetic fields increase cell survival by inhibiting apoptosis *via* modulation of Ca²⁺ influx. *Faseb Journal*, 1999, **13**(1): 95–102
- [71] Teodori L, Göhde W, Valente M G, *et al.* Static magnetic fields affect calcium fluxes and inhibit stress-induced apoptosis in human glioblastoma cells. *Cytometry*, 2002, **49**(4): 143–149
- [72] Chionna A, Dwikat M, Panzarini E, *et al.* Cell shape and plasma membrane alterations after static magnetic fields exposure. *European Journal of Histochemistry*, 2003, **47**(4): 299–308
- [73] Dini L, Abbio L. Bioeffects of moderate-intensity static magnetic fields on cell cultures. *Micron*, 2005, **36**(3): 195–217
- [74] Schenck J F. Safety of strong, static magnetic fields. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 2000, **12**(1): 2–19
- [75] Denegre J M, Jr V J, Lin K, *et al.* Cleavage planes in frog eggs are altered by strong magnetic fields. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, **95**(25): 14729–14732
- [76] Valles J M. Model of magnetic field-induced mitotic apparatus reorientation in frog eggs. *Biophysical Journal*, 2002, **82** (3): 1260–1265
- [77] Kale P G, Baum J W. Genetic effects of strong magnetic fields in *Drosophila melanogaster*: I. Homogeneous fields ranging from 13,000 to 37,000 Gauss. *Environmental & Molecular Mutagenesis*, 1979, **1**(4): 371–374
- [78] Aldinucci C, Garcia J B, Palmi M, *et al.* The effect of strong static

- magnetic field on lymphocytes. *Bioelectromagnetics*, 2003, **24**(2): 109–117
- [79] Testorf M F, Ake O P, Iwasaka M, *et al.* Melanophore aggregation in strong static magnetic fields. *Bioelectromagnetics*, 2002, **23**(6): 444–449
- [80] Liboff A R, Smith S D, Mcleod B R. Experimental evidence for ion cyclotron resonance mediation of membrane transport/Blank M, Findl E. Mechanistic Approaches to Interactions of Electric and Electromagnetic Fields with Living Systems. USA: Springer US, 1987: 109–132
- [81] Johnsen S, Lohmann K J. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*, 2005, **6** (9): 703–712
- [82] Winklhofer M, Kirschvink J L. A quantitative assessment of torque-transducer models for magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*, 2010, **7**(Suppl 2): S273–S289
- [83] Shaw J, Boyd A, House M, *et al.* Magnetic particle-mediated magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*, 2015, **12**(110): 0499
- [84] Kirschvink J L, Walker M M. Particle-size considerations for magnetite-based magnetoreceptors. *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms*. New York: Plenum Press, 1985: 243–25433
- [85] Johnsen S, Lohmann K J. Magnetoreception in animals. *Physics Today*, 2008, **61**(3): 29–35
- [86] Gould J L, Kirschvink J L, Deffeyes K S. Bees have magnetic remanence. *Science*, 1978, **201**(4360): 1026–1028
- [87] Gould J L, Kirschvink J L, Deffeyes K S, *et al.* Orientation of demagnetized bees. *Journal of Experimental Biology*, 1980, **86**: 1–8
- [88] Walker M M, Bitterman M E. Attached magnets impair magnetic field discrimination by honeybees. *Journal of Experimental Biology*, 1989, **141**: 447–451
- [89] Schiff H. Modulation of spike frequencies by varying the ambient magnetic field and magnetite candidates in bees (*Apis mellifera*). *Comp Biochem Physiol A Comp Physiol*, 1991, **100**(4): 975–985
- [90] M Locke A, Nichol H. Iron economy in insects: transport, metabolism, and storage. *Annual Review of Entomology*, 1992, **37**(1): 195–215
- [91] Chobotow J, Strachecka A. Morphology and function of insect fat bodies taking into account *Apis mellifera* L. honey bees. *Medycyna Weterynaryjna*, 2013, **69**(12): 712–715
- [92] Kuterbach D A, Walcott B, Reeder R J, *et al.* Iron-containing cells in the honey bee (*Apis mellifera*). *Science*, 1982, **218** (4573): 695–697
- [93] Hsu C Y, Ko F Y, Li C W, *et al.* Magnetoreception system in honeybees (*Apis mellifera*). *Plos One*, 2007, **2**(4): e395
- [94] Hsu C Y, Li C W. Magnetoreception in honeybees. *Science*, 1994, **265**(5168): 95–97
- [95] Nesson M H. Honeybees and magnetoreception. *Science*, 1995, **269**(5232): 1889–1890
- [96] Hanzlik M, Heunemann C, Holtkamprotzler E, *et al.* Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biometals*, 2000, **13**(4): 325–331
- [97] Fleissner G, Holtkamprotzler E, Hanzlik M, *et al.* Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *Journal of Comparative Neurology*, 2003, **458**(4): 350–360
- [98] Falkenberg G, Fleissner G, Schuchardt K, *et al.* Avian magnetoreception: elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *Plos One*, 2010, **5**(2): e9231
- [99] Treiber C D, Salzer M C, Riegler J, *et al.* Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature*, 2012, **484**(7394): 367–370
- [100] Treiber C D, Salzer M, Breuss M, *et al.* High resolution anatomical mapping confirms the absence of a magnetic sense system in the rostral upper beak of pigeons. *Communicative & Integrative Biology*, 2013, **6**(4): e24859
- [101] Lefeldt N, Heyers D, Schneider N L, *et al.* Magnetic field-driven induction of ZENK in the trigeminal system of pigeons (*Columba livia*). *Journal of the Royal Society Interface*, 2014, **11** (100): 20140777
- [102] Wu L Q, Dickman J D. Magnetoreception in an avian brain in part mediated by inner ear lagena. *Current Biology*, 2011, **21** (5): 418–423
- [103] Wu L Q, Dickman J D. Neural correlates of a magnetic sense. *Science*, 2012, **336**(6084): 1054–1057
- [104] Lauwers M, Pichler P, Edelman N B, *et al.* An iron-rich organelle in the cuticular plate of avian hair cells. *Current Biology*, 2013, **23**(10): 924–929
- [105] Michel F M, Barró n V, Torrent J, *et al.* Ordered ferrimagnetic form of ferrihydrite reveals links among structure, composition, and magnetism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, **107**(7): 2787–2792
- [106] Walker M M, Kirschvink J L, Chang S B, *et al.* A candidate magnetic sense organ in the yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Science*, 1984, **224**(4650): 751–753
- [107] Kirschvink J L, Walker M M, Chang S B, *et al.* Chains of single-domain magnetite particles in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Journal of Comparative Physiology A*, 1985, **157**(3): 375–381
- [108] Mann S, Sparks N H C, Walker M M, *et al.* Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: implications for magnetoreception. *Journal of Experimental Biology*, 1988, **140**: 35–49
- [109] Walker M M, Diebel C E, Haugh C V, *et al.* Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*, 1997, **390** (6658): 371–376
- [110] Diebel C E, Proksch R, Green C R, *et al.* Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature*, 2000, **406**(6793): 299–302
- [111] Ritz T, Yoshii T, Foerster C, *et al.* Cryptochrome-A photoreceptor with the properties of a magnetoreceptor?. *Communicative & Integrative Biology*, 2010, **3**(1): 24–27
- [112] Eichwald C, Walleczek J. Model for magnetic field effects on radical pair recombination in enzyme kinetics. *Biophysical Journal*, 1996, **71**(2): 623–631

- [113]Maeda K, Henbest K B, Cintolesi F, *et al.* Chemical compass model of avian magnetoreception. *Nature*, 2008, **453** (7193): 387–390
- [114]Rodgers C T, Henbest K B, Kukura P, *et al.* Low-field optically detected EPR spectroscopy of transient photoinduced radical pairs. *Journal of Physical Chemistry A*, 2005, **109**(23): 5035–5041
- [115]Wiltschko W, Wiltschko R. Migratory orientation of European Robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. *Journal of Comparative Physiology A*, 1995, **177**(3): 363–369
- [116]Semm P, Demaine C. Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system. *Journal of Comparative Physiology A*, 1986, **159**(5):619–625
- [117]Ritz T, Adem S, Schulten K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, 2000, **78**(2):707–718
- [118]Hsu D S, Zhao X D, Zhao S Y, *et al.* Putative human blue-light photoreceptors hCRY1 and hCRY2 are flavoproteins. *Biochemistry*, 1996, **35**(44): 13871–13877
- [119]Wang J, Du X L, Pan W S, *et al.* Photoactivation of the cryptochrome/photolyase superfamily. *Journal of Photochemistry & Photobiology C: Photochemistry Reviews*, 2015, **22**: 84–102
- [120]Liu H, Liu B, Zhao C, *et al.* The action mechanisms of plant cryptochromes. *Trends in Plant Science*, 2011, **16**(12): 684–691
- [121]Zhu H, Yuan Q, Briscoe A D, *et al.* The two CRYs of the butterfly. *Current Biology*, 2005, **15**(23): R953–R954
- [122]Brudler R, Hitomi K, Daiyasu H, *et al.* Identification of a new cryptochrome class: structure, function, and evolution. *Molecular Cell*, 2003, **11**(1): 59–67
- [123]Lin C, Ahmad M, Gordon D, *et al.* Expression of an *Arabidopsis* cryptochrome gene in transgenic tobacco results in hypersensitivity to blue, UV-A, and green light. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, **92**(18): 8423–8427
- [124]Selby C P, Sancar A. A cryptochrome photolyase class of enzymes with single-stranded DNA-specific photolyase activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, **103**(47): 17696–17700
- [125]Todo T. Functional diversity of the DNA photolyase/blue light receptor family. *Mutation Research*, 1999, **434**(2): 89–97
- [126]Brautigam C A, Smith B S, Ma Z, *et al.* Structure of the photolyase-like domain of cryptochrome 1 from *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, **101**(33): 12142–12147
- [127]Solov'yov I A, Chandler D E, Schulten K, *et al.* Magnetic field effects in *Arabidopsis thaliana* Cryptochrome-1. *Biophysical Journal*, 2007, **92**(8): 2711–2726
- [128]Liedvogel M, Maeda K, Henbest K, *et al.* Chemical magnetoreception: bird cryptochrome 1a is excited by blue light and forms long-lived radical-pairs. *Plos One*, 2007, **2**(10): e1106
- [129]Giovani B, Byrdin M, Ahmad M, *et al.* Light-induced electron transfer in a cryptochrome blue-lightphotoreceptor. *Nature Structural Biology*, 2003, **10**(6): 489–490
- [130]Henbest K B, Maeda K, Hore P J, *et al.* Magnetic-field effect on the photoactivation reaction of *Escherichia coli* DNA photolyase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, **105**(38): 14395–14399
- [131]Maeda K, Robinson A J, Henbest K B, *et al.* Magnetically sensitive light-induced reactions in cryptochrome are consistent with its proposed role as a magnetoreceptor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, **109**(13): 4774–4779
- [132]Gegeer R J, Casselman A, Waddell S, *et al.* Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila*. *Nature*, 2008, **454**(7207): 1014–1018
- [133]Yoshii T, Ahmad M, Helfrich-Förster C. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila*'s circadian clock. *Plos Biology*, 2009, **7**(4): 813–819
- [134]Fedele G, Green E W, Rosato E, *et al.* An electromagnetic field disrupts negative geotaxis in *Drosophila* via a CRY-dependent pathway. *Nature Communications*, 2014, **5**: 4391–4397
- [135]Ahmad M, Galland P, Ritz T, *et al.* Magnetic intensity affects cryptochrome-dependent responses in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2007, **225**: 615–624
- [136]Ritz T, Thalau P, Phillips J B, *et al.* Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature*, 2004, **429**(6988): 177–180
- [137]Kirschvink J L, Gould J L. Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *Biosystems*, 1981, **13** (3): 181–201
- [138]Shcherbakov V P, Winklhofer M. The osmotic magnetometer: a new model for magnetite-based magnetoreceptors in animals. *European Biophysics Journal*, 1999, **28**(5): 380–392
- [139]Cintolesi F, Ritz T, Kay C W M, *et al.* Anisotropic recombination of an immobilized photoinduced radical pair in a 50-μT magnetic field: a model avian photomagnetoreceptor. *Chemical Physics*, 2003, **294**(3): 385–399
- [140]Harris S R, Henbest K B, Maeda K. Effect of magnetic fields on cryptochrome-dependent responses in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of the Royal Society Interface*, 2009, **6**(41): 1193–1205
- [141]Park H W, Kim S T, Sancar A, *et al.* Crystal structure of DNA photolyase from *Escherichia coli*. *Science*, 1995, **268** (5219): 1866–1872
- [142]Huang Y, Baxter R, Smith B S, *et al.* Crystal structure of cryptochrome 3 from *Arabidopsis thaliana* and its implications for photolyase activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, **103** (47): 17701–17706
- [143]Zoltowski B D, Vaidya A T, Top D, *et al.* Structure of full-length *Drosophila* cryptochrome. *Nature*, 2011, **480**(7377): 396–399
- [144]Xing W, Busino L, Hinds T R, *et al.* SCFFbx13 ubiquitin ligase targets cryptochromes at their cofactor pocket. *Nature*, 2013, **496**(7443): 64–68
- [145]Gegeer R J, Foley L E, Casselman A, *et al.* Animal cryptochromes mediate magnetoreception by an unconventional photochemical mechanism. *Nature*, 2010, **463**(7282): 804–807
- [146]Qin S, Yin H, Yang C, *et al.* A magnetic protein biocompass. *Nature Materials*, 2016, **15** (2): 217–226
- [147]Mouritsen H, Janssen-Bienhold U, Liedvogel M, *et al.* Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the

- retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, **101**(39): 14294–14299
- [148]Johnsen S, Lohmann K J. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*, 2005, **6** (9): 703–712
- [149]Christine N, Susanne D, Katrin S, *et al.* Magnetoreception: activated cryptochrome 1a concurs with magnetic orientation in birds. *Journal of the Royal Society Interface*, 2013, **10** (88): 1215–12122
- [150]Long X, Jing Y, Di Z, *et al.* Magnetogenetics: remote non-invasive magnetic activation of neuronal activity with a magnetoreceptor. *Science Bulletin*, 2015, **60**(24): 2107–2119
- [151]Meister M. Physical limits to magnetogenetics. *Elife*, 2016, **5**: e17210
- [152]Atsuko K. Kobayashi, Joseph L. Kirschvink, Michael H. Nesson. Ferromagnetism and EMFs. *Nature*, 1995, **374**(6518): 123

Progress in The Study of Geomagnetic Responses of Organisms*

HE Jing-Lan¹⁾, WAN Gui-Jun¹⁾, ZHANG Ming¹⁾, PAN Wei-Dong²⁾, CHEN Fa-Jun^{1)**}

¹⁾ Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

²⁾ Beijing Key Laboratory of Bioelectromagnetics, Institute of Electrical Engineering, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China)

Abstract Organisms living on earth are markedly affected by the geomagnetic field (GMF). In this review article, it was firstly introduced of the magnetic fields (MF) and GMF, and then the magnetic response phenomenon of organisms to MF and/or GMF was furtherly reviewed in details. It has been verified that many species of organisms, ranging from migratory birds to anaerobic bacterium *etc.*, have some physiological and behavioral responses to the GMF, that is, resulting of changes in growth, development and reproduction or providing information to guide their migration or diffusion of some migratory animals by using the GMF playing a role as a 'map' or a 'compass'. To date, there are three generally recognized magnetic-response mechanisms (or hypotheses) of organisms, *i.e.*, the magnetic-response mechanism based on iron minerals and depended light and radical pairs' hypothesis. Moreover, the magnetic-response mechanism based upon the bio-compass of magnetic proteins (including CRY and MagR) reported by our Chinese scientists has aroused widespread concern, while it hasn't been verified through experiments *in vivo*. At present, the change in GMF intensity is becoming more and more serious under the background of global change, while it is just beginning to study the magnetic response of organisms worldwide (especially in China), the relevant research should be carried out in depth in order to providing scientific evidences based on bio-magnetic responses for the dealing with the changes in GMF.

Key words geomagnetic field, bio-magnetic response, magnetic-response mechanism, environmental influence

DOI: 10.16476/j.pibb.2017.0439

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (31470454) and The National Natural Science Foundation of China Youth Fund Studies (31701787).

**Corresponding author.

Tel: 86-13675173286, E-mail: fajunchen@njau.edu.cn

Received: November 27, 2017 Accepted: May 16, 2018