

doi: 10.3969/j.issn.0490-6756.2018.02.018

磁铁矿磁感受器神经信号转换过程

钱霞

(聊城大学物理科学与信息工程学院山东省光通信科学与技术重点实验室, 聊城 252059)

摘要: 生物中磁感受器机制是理解生物磁导航的生物物理机制,磁信息转换成神经信息的过程是这一机制的核心,但是仍然处于假设阶段. 本文中首先综述了电磁感应机制、基于磁蛋白的磁感知机制和磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制中神经信号转变过程,最后提出了从理论上认识磁铁矿磁感受器神经信号转换过程的可能途径.

关键词: 生物磁导航; 磁感受器; 神经信号转换

中图分类号: Q64 **文献标识码:** A **文章编号:** 0490-6756(2018)02-0323-06

Neural signals transformation of magnetite-based magnetoreceptor

QIAN Xia

(School of Physics Science and Information Engineering, Liaocheng University,

Key Laboratory of Optical Communication Science and Technology of Shandong Province, Liaocheng 252059, China)

Abstract: Magnetoreceptor existing in the living beings is the mechanism supporting the biological magnetic navigation, and the process of magnetic information transforming to neural signals is the key process of magnetoreceptor mechanism, however it is still hypothesis. In this paper, the process of magnetic information transforming to nerve signals of the mechanism of electromagnetic induction, magnetic protein biocompass and magnetite-based magnetoreceptor are characterized, and then a possible way to cognize the process of magnetic information transforming to nerve signals from the point of view of theory is presented.

Keywords: Biological magnetic navigation; Magnetoreceptor; Nerve signal transformation

1 引言

地球上地磁场无处不在,地磁参数(倾角、偏角、磁场强度)沿地球表面变化(图1). 行为实验表明很多生物能够感觉到地磁场,并且利用它作为长距离或短距离迁徙中确定方向的线索. 最简单的是方向或罗盘信息(感觉地磁场倾角和偏角或极性),这能够使动物保持一个一致的前进方向,比如向北、向南;“磁地图”信息则是通过分辨磁场强度的细小变化、了解磁地形来确定位置;或者从地磁场中获得至少两个独特的信息来确定方位和

位置^[1-4].

研究者认为生物体内存在磁感受器,生物通过磁感受器感知地磁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,实时指导生物磁导航. 关于磁感受机制主要有三个:电磁感应、基于光受体的磁感知和基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知. 对于任何机制,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,而磁信息转换成神经信息的过程则是关键中关键点.

电磁感应机制指出,根据法拉第电磁感应定

收稿日期: 2016-10-14

基金项目: 山东省自然科学基金(ZR2015AL019); 国家自然科学基金(11375081)

作者简介: 钱霞(1974-), 女, 汉族, 聊城大学副教授, 博士, 主要从事生物磁学方面研究. E-mail: qianxia@lcu.edu.cn

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. 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以转化为动物定向的行动指令. 这个机制被用在鳐鱼和鲨鱼等海洋动物中^[6].

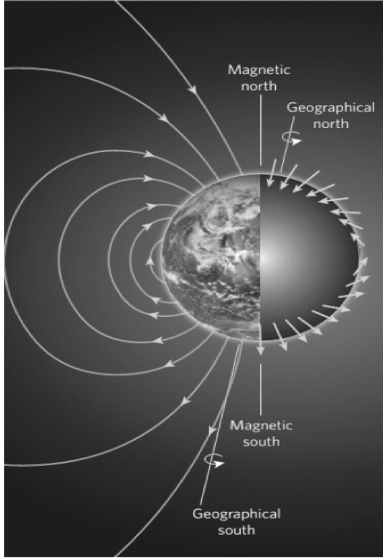


图 1 地磁场^[5]

Fig. 1 Earth's magnetic field^[5]

基于光受体的磁感知机制的最新研究来自北大谢灿教授研究组. 谢灿课题组提出了一个基于蛋白质的生物指南针模型. 该模型认为,生物体内存在一个铁结合蛋白作为磁感应受体 MagR,该蛋白通过线性多聚化组装,形成了一个棒状的蛋白质复合物,就像一个小磁棒一样有南北极. 在 MagR 棒状多聚蛋白的外围,缠绕着感光蛋白 Cry,而感光蛋白 Cry 和磁感应受体 MagR 通过相互作用,从而实现“光磁耦合”. 由于 MagR 独特的磁学性质,可能将直接引发基于 MagR 蛋白质的一系列的由磁场来操控生物大分子乃至细胞行为、动物行为的各种应用. 遗憾的是文章中并没有对磁受体蛋白感应磁场的反应及其机制进行解析,如何利用 MagR 蛋白将磁场信号转化为生物信号还需要研究人员进一步探索^[7].

基于磁铁矿纳米颗粒的磁感知机制则认为:生物体中的单畴磁铁矿粒子可以看成是具有永磁性的磁铁,能够在外磁场作用下自由旋转,在受到外磁场作用的时候把力矩或者压力直接施加在次级感受器(比如伸展感受器、毛细胞或机械性感受器)

上,或者通过细胞支架细丝连接在离子通道上,通过旋转而打开离子通道导致膜去极化(图 3),导致

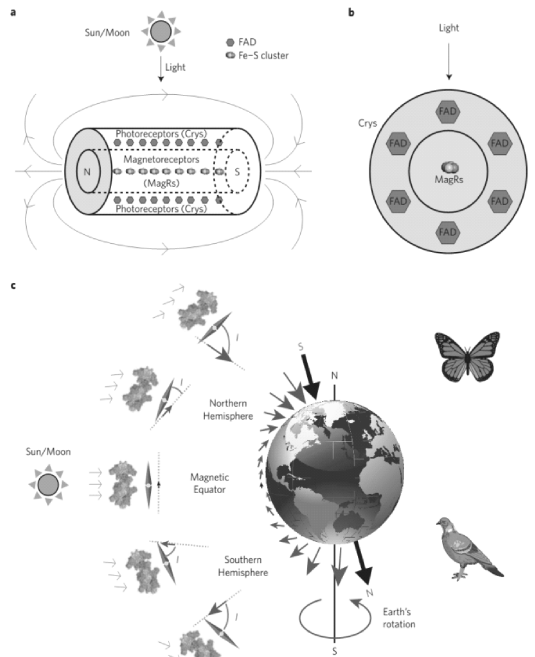


图 2 磁蛋白生物罗盘机制中动物磁感受和导航图^[7]

Fig. 2 The biocompass model of animal magnetoreception and navigation of the magnetic protein biocompass mechanism^[7]

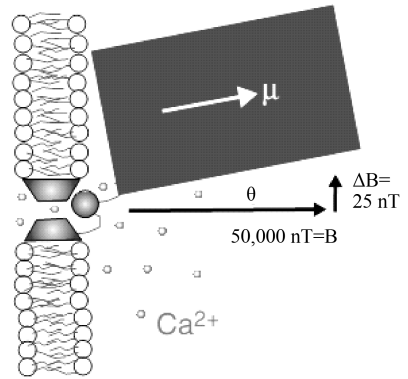


图 3 磁小体链打开跨膜离子通道的模型,灰色的矩形代表一个磁小体,通过细胞骨架微丝固定在机械操作的跨膜离子通道上,来自磁小体的转矩能够导致短暂的通道的打开而导致膜去极化^[8]

Fig. 3 Model of how a magnetosome chain could act to open a transmembrane 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^[8]

膜两侧的电位差发生变化而产生新的生物电信号，这些生物电信号可被高级中枢神经解码，指导动物精确定向、定位；超顺磁磁铁矿晶体则不具有永久磁矩，不会随着外磁场旋转，磁轴追随外磁场的方向，晶体本身保持静止状态，但在外磁场中，超顺磁颗粒会诱导出磁性足够使相邻的颗粒之间互相吸引或排斥，晶体间的相互作用会导致晶体所在机体变形，打开或关闭离子通道，从而会使神经系统探测到一个或一系列的超顺磁颗粒的扩张或收缩(图 4)。

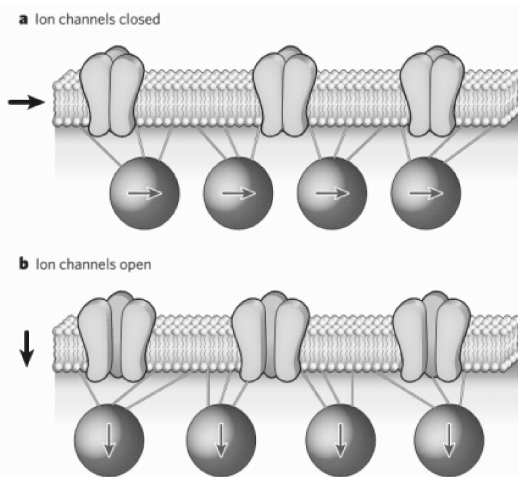


图 4 一个根据分布在神经元膜上的超顺磁颗粒之间的相互作用的假设的信号转换机制。超顺磁颗粒在没有外磁场时没有永久磁矩，在外磁场作用下，超顺磁颗粒会诱导出磁矩，晶体本身不会旋转。根据外磁场的取向，颗粒之间会相互吸引或排斥，使膜变形，从而打开或关闭离子通道^[9]

Fig. 4 Hypothetical model of magnetite-based magneto-reception. The conceptual principle involves interacting clusters of superparamagnetic crystals (blue balls) anchored to neuronal membranes by cytoskeletal filaments. Depending on the orientation of the external field, the clusters either attract or repel each other, deforming the membrane and opening or closing ion channels (green)

对于磁铁矿磁感受器机制中磁信息转换成神经信息的实验研究验证结果见图 5——食米鸟的电生理学实验研究，食米鸟的三叉神经节显示了对周围磁场变化有反应。

但是，虽然说迄今为止关于磁感受器机制的研究验证结果有行为实验、解剖学实验、理论考虑和电生理学上的研究结果，其工作机制仍然很大程度上处于假设状态。尤其是磁信息转变成神经信息的过程，神经系统和磁感受器之间的明确的联系，仍然处于极大的假设阶段，人们并不彻底了解。

我们研究小组在以前的工作中探讨了趋磁细菌中单畴颗粒链和蜜蜂体中超顺磁颗粒聚集集体与不同参量的外磁场的相互作用，对于磁铁矿晶体与外磁场的作用与磁信息和神经信号转换过程的在理论上的衔接，我们有下面的认识，它或许可以为认识磁铁矿磁感受器磁信息转变成神经信息的过程提供一个可能的途径。

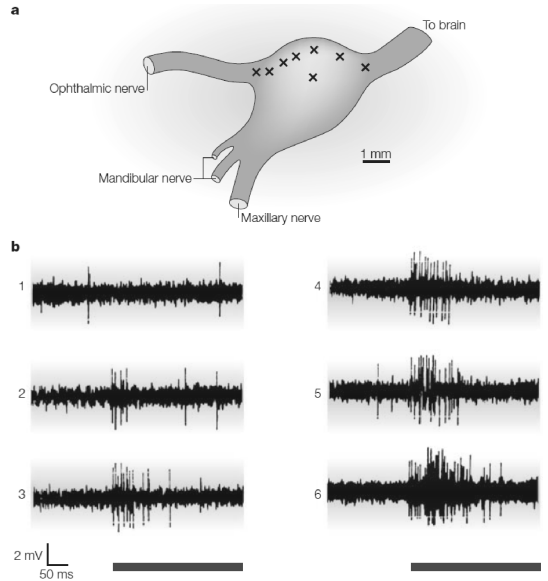


图 5 食米鸟的电生理学实验结果

a 食米鸟的三叉神经节，显示了对周围磁场变化有反应的神经及所在位置，伴随着改变的电活动；b 一个神经节细胞在外磁场强度不同变化时的反应（这些变化包括了倾角的改变和总强度的改变）；1、自发活动；2、对 200 nT 改变的反应；3、对 5000 nT 改变的反应；4、对 15000 nT 改变的反应；5、对 25000 nT 改变的反应；6、对 100000 nT 改变的反应；地磁场大约是 50000 nT^[10]。

Fig. 5 Results of electrophysiological experiments with the bobolink bird

a The trigeminal ganglion of the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*), showing the nerves and the locations of neurons (marked by crosses) that responded to changes in the ambient magnetic field with altered electrical activity. b Recordings from one such ganglion cell during different changes in vertical magnetic field intensity (these changes also altered the inclination and total intensity of the field). 1 Spontaneous activity. 2 Response to 5,000 nT change. 4 Response to 15,000 nT change. 5 Response to 25,000 nT change. 6 Response to 100,000 nT change. The Earth's field is $\sim 50,000$ nT^[10].

2 Hodgkin-Huxley 模型

按照理论假设，磁铁矿磁感受器在外磁场作用下会打开或关闭离子通道，从而导致神经信号的产生。因此根据神经信息的产生过程，我们可以认为，磁铁矿磁感受器在外磁场作用下会产生局部分级电位。分级电位局限在神经细胞膜某些特定部位，神经系统的信号运作是由膜电位介导的，膜电

位的变化由离子通过离子通道的跨神经细胞膜运动产生. 外界刺激引起局部性的去极化或超极化, 导致膜电位发生变化从而产生神经信息. 例如, 带正电荷的 Na^+ 内流使膜内表面净负电荷减少, 即引起去极化; 相反, K^+ 的外流和 Cl^- 的内流所起的作用相同, 引起膜内净负电荷增多, 即超极化. 由于细胞膜两侧的离子发生流动形成了浓度差, 从而导致了细胞膜内外电位差变化.

1952 年, 诺贝尔奖金获得者 Hodgkin 和 Huxley 发表了关于枪乌贼巨神经细胞膜电流的一系列实验, 建立了细胞膜的等效电路模型(图 6), 推导了描述神经轴突激励和激励传输的 Hodgkin-Huxley 方程^[11].

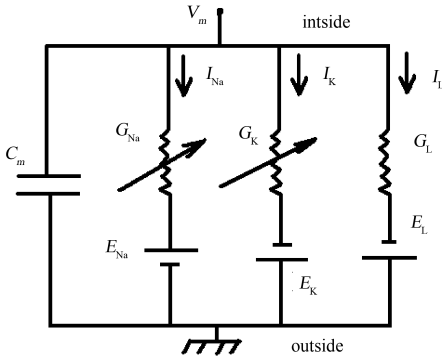


图 6 HH 模型中描述细胞膜上电流流动情况的电路图

Fig. 6 The circuitry of film current in the H-H model

细胞膜上流过的电流主要取决于离子通道的阻抗以及细胞膜上的电容, 总离子电流主要是由 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 等漏电流组成.

$$I = C_m \frac{dV_m}{dt} + I_{\text{Na}} + I_{\text{K}} + I_{\text{L}} \quad (1)$$

其中 V_m 代表了跨膜电压; C_m 则代表了膜电容. 有:

$$I_{\text{Na}} = g_{\text{Na}}(V_m - E_{\text{Na}}) = g_{\text{Na}_{\text{max}}} \cdot m^3 \cdot h \cdot (V_m - E_{\text{Na}}) \quad (2)$$

$$I_{\text{K}} = g_{\text{K}}(V_m - E_{\text{K}}) = g_{\text{K}_{\text{max}}} \cdot n^4 \cdot (V_m - E_{\text{K}}) \quad (3)$$

$$I_{\text{L}} = g_{\text{L}} \cdot (V_m - E_{\text{L}}) \quad (4)$$

g_{Na} 、 g_{K} 、 g_{L} 分别代表钠离子、钾离子和氯离子的电导. 有:

$$g_{\text{Na}} = g_{\text{Na}_{\text{max}}} \cdot m^3 \cdot h \quad (5)$$

$$g_{\text{K}} = g_{\text{K}_{\text{max}}} \cdot n^4 \quad (6)$$

在这里, 漏电流通道电导中不含有任何激活型参量, n 为钾离子通道电导中的激活型参量, Na 离子通道电导中含有两个参量, m 为激活变量, h 为失

活变量, 分别表示通道的激活和失活门控处于开放状态的概率.

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m \cdot (1 - m) - \beta_m \cdot m \quad (7)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h \cdot (1 - h) - \beta_h \cdot h \quad (8)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n \cdot (1 - n) - \beta_n \cdot n \quad (9)$$

α_m 、 β_m 、 α_h 、 β_h 、 α_n 、 β_n 是与 V_m 有关系的参数, 与具体的生物组织有关.

可以得到总离子通道膜电压变化模型为:

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = g_{\text{Na}_{\text{max}}} \cdot m^3 \cdot h \cdot (E_{\text{Na}} - V_m) + g_{\text{K}_{\text{max}}} \cdot n^4 \cdot (E_{\text{K}} - V_m) + g_{\text{L}} \cdot (E_{\text{L}} - V_m) + I_{\text{inject}} \quad (10)$$

如果仅考虑磁铁矿磁感受器在外磁场作用下打开或关闭离子通道, 没有外界刺激电流, 有:

$$I_{\text{inject}} = 0 \quad (11)$$

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = g_{\text{Na}_{\text{max}}} \cdot m^3 \cdot h \cdot (E_{\text{Na}} - V_m) + g_{\text{K}_{\text{max}}} \cdot n^4 \cdot (E_{\text{K}} - V_m) + g_{\text{L}} \cdot (E_{\text{L}} - V_m) \quad (12)$$

3 分析与讨论

磁铁矿磁感受器在外磁场作用下, 细胞膜上离子通道的打开与否是磁信息与神经信息转换的关键所在, 也就是说, 磁铁矿磁感受器在外磁场作用下会影响 m 、 h 或 n , 进而影响 E_{Na} 、 E_{K} , 最终影响膜两端电位 V_m , 从而导致局部分级神经信号的产生. 所以等式(12)的解可以看成是:

$$V_m = f(m, h, n, t) \quad (13)$$

而理论上, 在生物体中, 单畴磁铁矿与超顺磁磁铁矿与外磁场有作用, 最简单的情况见单畴磁铁矿链磁感受器与外磁场作用模型(图 7)和超顺磁磁铁矿聚集体磁感受器与外磁场作用模型(图 8)^[12-13].

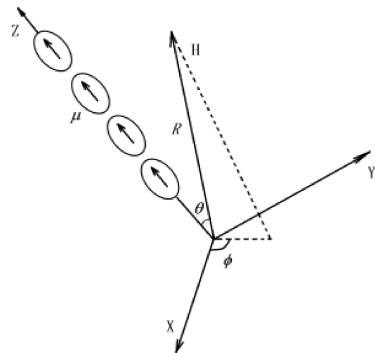


图 7 单畴磁铁矿链与外磁场 H
Fig. 7 Single-domain magnetite chain and outer magnetic field

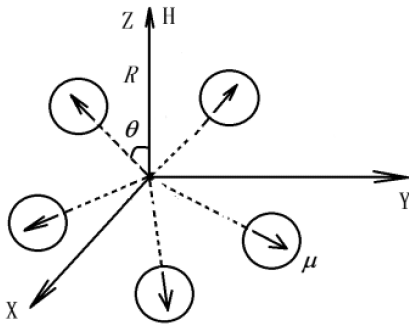


图 8 超顺磁颗粒与外磁场 H

Fig. 8 Super paramagnetic particles and outer magnetic field

在外磁场 H 作用下,单畴粒子在外磁场的作用下受力为,

$$\vec{F} = \nabla_{\vec{\mu}} \cdot \vec{H}(R, \theta, \varphi) = -\nabla_{\vec{\mu}} \cdot \nabla U(r, \theta', \lambda, t) = -\mu \cos \theta \nabla U(r, \theta', \lambda, t) \quad (14)$$

其中, μ 为单畴粒子的磁矩, $U(r, \theta', \lambda, t)$ 为地磁场的势能标量的球谐函数。

超顺磁颗粒在外磁场作用下受力为,

$$\vec{F} = -\nabla \vec{E} = \nabla \vec{H} \cdot \vec{M} = -\nabla \nabla U(r, \theta', \lambda, t) \cdot (-\mu n H \frac{1 + e^{\frac{2\mu H}{kT}}}{1 - e^{\frac{2\mu H}{kT}}} - nkT) \quad (15)$$

M 为每单位体积超顺磁颗粒在外磁场方向中的总磁矩。

可以看到,不同参量的外磁场导致磁铁矿晶体处于不同的受力状态. 单畴磁铁矿颗粒和超顺磁磁铁矿颗粒受到的力的作用不仅与外磁场的大小有关,还与外磁场的方位(倾角)有关系(可以对应于罗盘信息和磁地图信息)。

在其他人的工作中,比如, Solov'yov 和 Greiner 建立了磁铁矿与外磁场的作用模型(图 9),并进行了分析,建立了力与外磁场的强度及方向的关系以及力与离子通道打开的可能性的关系^[14]。

从磁铁矿磁感受器假设模型来看,磁铁矿作为媒介可以把力的作用通过打开或关闭离子通道转换成神经信号. 所以我认为,如果能够在理论上建立起磁铁矿粒子受到的力或转矩的表达式与膜电位变换表达式之间的连接关系,则将在理论上为认识磁铁矿磁感受器模型中的磁信息转换成神经信息的过程提供支持. 也就是说,把等式(13)~(15)建立起来联系,可以为理解磁场信息转化成神经信号的过程提供一个可能的途径。

$$V_m = f(m, h, n, t) \quad (13)$$

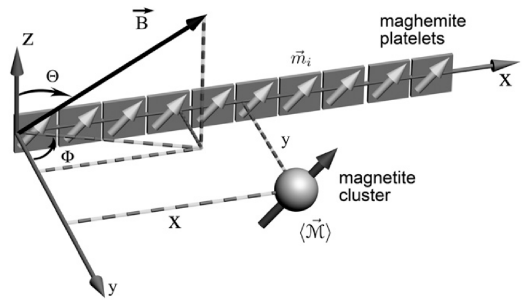


图 9 Solov'yov 建立的磁铁矿与外磁场的作用模型

Fig. 9 The effect model of magnetite and outer magnetic field established by Solov'yov

$$\vec{F} = \nabla_{\vec{\mu}} \cdot \vec{H}(R, \theta, \varphi) = -\nabla_{\vec{\mu}} \cdot \nabla U(r, \theta', \lambda, t) = -\mu \cos \theta \nabla U(r, \theta', \lambda, t) \quad (14)$$

$$\vec{F} = -\nabla \vec{E} = \nabla \vec{H} \cdot \vec{M} = -\nabla \nabla U(r, \theta', \lambda, t) \cdot (-\mu n H \frac{1 + e^{\frac{2\mu H}{kT}}}{1 - e^{\frac{2\mu H}{kT}}} - nkT) \quad (15)$$

4 结 论

当然,在其他理论探讨情况下,也可以做相似的探讨. 在这过程中,结合具体的生物,有很多细节需要探讨,但我们认为,这是解决生物磁导航理论模拟的一个可能途径。

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,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,从理论上建立起磁铁矿磁感受器模型是一个非常重要的工作,我们会继续这方面的研究。

参考文献:

[1] Winklhofer M. The physics of geomagnetic-field transduction in animals [J]. IEEE Trans Magn, 2009, 45: 5259.

[2] Gould J L. Magnetoreception [J]. Curr Biol, 2010, 20: R431.

[3] Hand E. Polar explorer [J]. Science, 2016, 352: 1508.

[4] Johnsen S, Lohmann K J. The physics and neurobiology of magnetoreception [J]. Nat Rev Neurosci, 2005, 6: 703.

[5] Lohmann K J. Magnetic-field perception [J]. Nature, 2010, 464: 1140.

[6] 张兵芳, 田兰香. 动物地磁导航机制研究进展[J]. 动物学杂志, 2015, 50: 801.

[7] Qin S Y, Yin H, Yang C L, et al. A magnetic

- protein biocompass [J]. *Nat Mater*, 2016, 15: 217.
- [8] Kirschvink J L, Walker M M, Diebel C E. Magnetite-based magnetoreception [J]. *Curr Opin Neurobiol*, 2001, 11: 462.
- [9] Davila A F, Fleissner G, Winklhofer M, *et al.* A new model for a magnetoreceptor in homing pigeons based on interacting clusters of superparamagnetic magnetite [J]. *Phys Chem Earth*, 2003, 28: 647.
- [10] Semm P, Beason R C. Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink [J]. *Brain Res Bull*, 1990, 25: 735.
- [11] Hodgkin A L, Huxley A F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve [J]. *J Physiol*, 1952, 117: 500.
- [12] 钱霞. 单畴磁铁矿磁接收器磁学模型[J]. *四川大学学报: 自然科学版*, 2017, 54: 600.
- [13] 钱霞. 超顺磁磁铁矿磁接收器磁学模型[J]. *四川大学学报: 自然科学版*, 2017, 54: 1295.
- [14] Solov'yov I A, Greiner W. Theoretical analysis of an iron mineral-based magnetoreceptor model in birds [J]. *Biophys J*, 2007, 93: 1493.