动物特殊感知系统的研究进展

唐业忠^①, 陈其才^②, 陈勤^{①*}

^① 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041;

^② 华中师范大学生命科学学院, 武汉 430079

* 联系人, E-mail: chenqin@cib.ac.cn

2015-10-19 收稿, 2015-12-15 修回, 2015-12-17 接受, 2016-02-22 网络版发表

国家自然科学基金(31301882, 31272304, 31571232)、中国博士后科学基金(2013M542301)和中国科学院 2013 年度“西部之光”人才培养计划资助

摘要 亿万年的进化, 动物具备了超常的感觉能力和独特的神经结构及功能, 以适应各自特殊的生态环境. 本文简要综述了3个方面的研究进展: 蛇类红外感知觉、蝙蝠回声定位和动物磁导航与定向. 主要包括信号接收和传感相关的细胞和分子机制, 信息处理的中枢神经机制, 特殊信号相关的行为反应特征等. 蛇类红外成像的生理基础是感受野的拓扑结构类似视觉系统, 其红外系统在很大程度上可以替代视觉系统. TRPA1被证明是红外热传感的关键分子, 但工作原理仍不明确. 蝙蝠回声定位信号模式大体有3类, 即恒频-调频、调频以及咔哒声(click), 与回声定位相关的神经结构和功能高度特化, 具有很高的时间和空间分辨率以及目标识别能力. 基于地磁场进行导航在动物界普遍存在, 在脑部外加磁场可以改变动物的行进方向. 动物磁受体的分子机制争议很大, 主要有铁晶体理论和基团对理论两个学派, 后者是光依赖性的. 这些研究结果对仿生学和仿生工程制备都有重要的启迪意义.

关键词 蝮蛇, 红外感知, 蝙蝠, 回声定位, 磁定向与导航

动物具有某些人类所没有或超越人类的感知能力. 例如, 夜行性的肉食动物狼、猫和鸮等有超强的夜视能力; 一些昆虫、鱼类和鸟类可以看见紫外或偏振光; 少数昆虫、蛇类和蝙蝠可以感知红外辐射; 多数蝙蝠和海豚可以听到超声波并籍此回声定位; 大型动物如鲸类和大象可以听到次声波; 部分鱼类、鸟类和海龟借助地磁导航和定向; 电鱼可以感知水体的电场变化; 鳞翅目昆虫几乎可以检测空气中的单分子信号. 研究动物的超级感知能力, 不但可加深我们对大自然的理解以便更好地保护生物多样性, 还可以为工程设计提供新灵感、新原理和新材料. 后者在国家安全、公共安全、工业检测、医学检验等领域都有极广阔的应用前景. 由于篇幅限制, 本文仅围绕红外感知、回声定位和地磁感应做一个进展回顾.

1 蛇类的红外感知

动物界中许多种类都可以不同程度地感知所在环境的红外辐射, 对红外辐射的感知通常表现为对环境热源温度信息的感受, 最常见的是体表感温以选择或适应环境. 而蝮亚科蛇类(Crotalinae)在演化过程中, 产生了特有的信号接收器官——颊窝, 特化出专用的红外感知系统, 对温度信息有着极高的灵敏度和精确度, 甚至达成类似视觉的目标识别与定位功能. 强大的红外感知系统使蝮蛇在夜间或洞穴等黑暗环境下, 可以有效地捕捉小型哺乳类和鸟类等温血动物^[1-3]. 蝮蛇的捕食行为与视觉、红外觉、嗅觉、震动感知等神经系统密切相关, 具体到对活体猎物的识别与定位, 又特别依赖于视觉与红外觉两个

引用格式: 唐业忠, 陈其才, 陈勤. 动物特殊感知系统的研究进展. 科学通报, 2016, 61: 2557-2567

Tang Y Z, Chen Q C, Chen Q. Specific sensory systems of animals (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 2557-2567, doi: 10.1360/N972015-01161

系统^[1]. 自然环境中, 亮度、温度、地形等因素是多变且不可控的, 因此, 通过两个不同的感知系统对猎物进行识别和定位, 其可以有效起到互补作用, 其捕食的时间和空间得到了拓展, 从而提高捕食效率.

1.1 红外感知系统的结构

与视觉系统类似, 蝮蛇的红外感知系统可以根据接收、信号传导、编码还原的信息处理步骤分为3个结构部分.

颊窝是蝮蛇的红外信号接收器官¹⁾, 是蝮亚科蛇类具有红外感知能力的物理基础. 带有空间和温度信息的能量辐射到颊窝膜的外表面, 激活了分布于膜中的感受单元——三叉神经末梢(TNMs), 完成了外部热量信息向神经电信号的转换. 随后, 神经电信号经三叉神经节传递至中枢神经, 在中脑视顶盖下层区域进行空间编码处理, 并在此与视觉信息进行整合, 最后到达端脑进行判断与决策^[4-6](图1).

1.2 行为学表现

蝮蛇的捕食行为是其红外感知功能的直接表现. 20世纪30年代, Noble与Schmidt的行为学实验表明, 蝮蛇在屏蔽了视觉、嗅觉等感官后, 凭借颊窝能判定黑布包裹住的发热灯泡. 因此证明颊窝具有感知环境热辐射能量的功能^[7]. 在复杂多变的自然环境中, 蝮蛇能准确快速地识别和定位猎物, 需要多项感官的协同作用.

笔者在对我国短尾蝮(*Gloydius brevicaudus*)的行为学研究发现, 其红外感知系统与视觉系统在捕食行为中的作用相当, 在屏蔽其中任一种感官时(如屏蔽两只眼睛或者两个颊窝)都会对捕食效率带来近25%的负面影响; 另一方面, 如果屏蔽了单侧的两个感官(如左边或右边的眼睛与颊窝), 其捕食效率与屏蔽某一种感官的情况相似; 但是, 在屏蔽了对侧的两个感官(图2), 则捕食效率降至对照组的50%以下. 该研究结果说明两种感官系统存在加成或者抑制的作用, 可能对复杂环境的捕食行为具有特别的生态学意义^[3].

在蝮蛇捕食行为中, 两个感官系统对目标的识别和定位需要达到同质性和差异性的统一, 即两个

图1 红外系统神经通路示意图^[6]

Figure 1 Schematic drawing of infrared pathway in pit viper^[6]

图2 (网络版彩色)眼睛与颊窝两个感官对侧屏蔽示意图

Figure 2 (Color online) Contralateral sense blocking of one eye and one pit

感官获取的目标基本要素(方位、大小)等一致, 同时又各自有识别选择性, 比如视觉感知颜色, 红外系统感知温度. 那么在红外系统是否像视觉一样, 依赖于“前景”与“背景”的差异达成对目标的识别. 如果是, 那么当捕食环境(即“背景”)发生变化时, 用于识别和定位目标的神经系统将会采用如何种策略, 这是我们目前正在研究的科学问题.

1.3 神经电生理研究

红外感知过程中, 三叉神经末梢完成了热信号转换为神经电信号的第一步, 那么对三叉神经的记录, 通常能反应出神经系统对红外信号最原始的接收与处理方式.

Bullock等人^[8]以微电极记录刺激颊窝膜时的三叉神经电位活动: 声音、气味、震动、冷光刺激下三叉神经均无放电反应; 如果颊窝受到微弱的机械触

1) 蟒蛇的红外感受器位于嘴唇边缘, 故为唇窝, 结构类似于颊窝

动(如用毛发挠动)、气流以及体温或外部温度变化,则三叉神经有相应的放电活动。三叉神经对红外辐射的反应分为二类:稳态反应和动态反应。稳态反应是与温度直接相关的放电,并且局限在一定的温度范围:反应上限在铜头蛇(蝮亚科)为29~33℃,在蟒蛇为37℃;下限在二者为14~20℃^[6,9]。考虑到体表和心脏的温度差异,14~37℃正好是猎物的体温范围。动态反应为典型的事件关联电位,开始有30~100 ms的延时,紧接着一个脉冲,随后为阻尼衰减^[9,10]。呈现冷刺激时,稳态反应明显下降,随后恢复到刺激前水平。然而,撤销冷刺激(相当于呈现热刺激)却能够产生一个动态反应型脉冲^[6]。对铜头蛇的在体记录发现,颊窝对0.4~10.6 μm的波长均有反应,最大反应波长正好是水和氧基血红蛋白的最大吸收波长^[11]。

中脑视顶盖不仅是对红外信号进行处理的中枢神经区域,并且也是对视觉信息进行空间编码的重要脑区。顶盖神经元对运动刺激有强烈的放电反应,这对于具红外感知能力的蛇而言,顶盖神经元的活动与其猎物(温血动物)空间和运动引起的红外刺激密切相关。

1973年有学者以日本黄绿原矛头蝮为研究对象,在其顶盖神经元记录到了红外信号所诱发的动作电位。其中大部分神经元只响应对侧红外刺激,少数对对侧和同侧红外刺激均有响应。放电模式上,可分为刺激同步型放电、刺激终止时放电与综合型放电3种^[12]。

Hartline等人^[13]1978年用电生理方法对蝮蛇视觉与红外感知做了综合性研究。他们明确了顶盖区域的视觉和红外感知神经元分布的相对位置;推测两种感知系统对空间判别有相似但却不相同的空间结构图;确定了双模神经元的存在。顶盖神经元应是红外信号传递的第三站(之前还有颊窝和三叉神经),组成了一定的空间结构,类似结构在哺乳类听觉、触觉方面也有报道^[14,15]。顶盖区域的视觉与红外感知空间结构相似或许也应证这两种感知系统存在一定的相互替代作用,而其间的不同从另一方面也意味着二者可能还有相互补充的作用。因此,双模神经元必然是两个感知系统联系的纽带。

1980年Newman等人^[16]在对比响尾蛇和蟒蛇的红外感知的三叉神经-顶盖通路时,发现在网状核中存在对红外刺激响应的细胞。随后,Newman等人^[4]1981年将处理红外和视觉信号的双模神经元分

为了6种类型,分别为:(1)“或”神经元——分别对两种刺激响应,并对两种信号的联合刺激响应;(2)红外增强视觉神经元——单独给予刺激时仅对视觉刺激响应,两种刺激同时呈现时放电反应加强;(3)视觉增强红外神经元——单独给予刺激时仅对红外刺激响应,两种刺激同时呈现时放电反应加强;(4)“和”神经元——对单独的红外或视觉刺激响应都较弱,仅对联合刺激有明显响应;(5)红外抑制型视觉神经元——只对单独的视觉刺激响应,同时伴有红外刺激时放电显著减弱;(6)视觉抑制型红外神经元——只对单独的红外刺激响应,同时伴有红外刺激时放电显著减弱。深入研究6大类双模神经元对两种信息的编码方式也许是认识两种感知系统相互作用的关键所在。

1988年,Berson等人^[5]在之前研究的基础上,结合组织学和胞外记录方法,对蝮蛇红外感知系统的神经通路进行了整体性描述:由颊窝的感知终端经过三叉神经输送至中脑与视觉信号相互作用,最后到达端脑进行判断与处理。

1.4 红外感知分子——TRP家族蛋白的结构与功能

Gracheva等人^[17]通过对TG细胞转录组研究,认为蛇类颊窝感受红外辐射的关键蛋白是热激活阳离子通道蛋白,即TRPA1。使用TRP家族蛋白作为分子标记,证明在脊椎动物的神经系统中,温度感受器与感受器电位的传输通道是协同进化的。进一步发现,吸血蝙蝠感知温度变化的蛋白是TRPV1而不是TRPA1^[18],显示动物的红外感知可能具有多种分子机制。对蛇类TRPA1的蛋白质结构进行的比对分析,推测出决定红外感知的3个关键氨基酸位点,即L330M, Q391H和S434T^[19]。相比在颊窝的极端热敏感性(Q10=1022),在HEK293细胞系表达的TRPA1对温度的敏感性很低(Q10=13.7)^[17,20]。TRPA1和TRPV1都属于TRP家族,二者都对机械、温度、化合物(如wasabi, AITC和capsaicin)等刺激均有灵敏反应^[17,21,22],为多模态的信号检测蛋白。TRPA1是一个冷传感蛋白,而TRPV1是一个热传感蛋白。一些研究显示,AP区决定TRP离子通道对什么类型的刺激起反应:温度还是刺激性化合物(如AITC)。将人TRPA1与响尾蛇TRPA1的前10个AP片段对换,可改变二者对温度和化合物刺激的反应曲线^[23,24]。与蛇

类红外传感相关的3个氨基酸关键位点,也落在AP区^[25]。然而,位于TM1与AP间的片段也被证明为热传感的关键结构域^[26,27]。对果蝇的研究发现,TRPA1在脑表达的为A型,在口器表达B型。只有B型的TRPA1具有温度敏感性^[24,28]。将TRPV1的C-末端与TRPM8(另一种冷传感蛋白)的C-末端调换,其冷热传感属性也发生相应的改变^[29],显示C-末端的关键作用。人为改变位于通道孔的小塔(即turret)的结构,TRPV1的温度反应曲线也发生相应的变化^[30,31],证明过膜区也是温度传感的作用部位之一。研究显示,一些血管活性物质例如乙醇^[32]、一氧化氮和二甲亚枫^[33]均可以激活位于TNMs上的TRPV亚家族可作为研究用的激动剂或抑制剂。另外,TRP家族参与了疼痛过程:TRPA1是冷痛觉的传感器而TRPV1~2参与热痛觉的感知;TRPM8和TRPV3~4则分别与寒感觉和温感觉有关^[34,35]。尽管TRP家族的研究一直是一个热点,但从上面的文献调研看出,其感受温度的分子机制仍完全不清楚。探讨蛇颊窝传感红外的分子机制,也可能为温度相关痛觉的研究提供新的思路。

2 蝙蝠的回声定位研究

2.1 概述

蝙蝠是唯一有飞行能力的哺乳动物,经过长期的演化,其结构和功能达到了一种完美的高度^[36~38]。现分布于世界各地的蝙蝠均属于哺乳纲(Mammalia),翼手目(Chiroptera)。根据其形态等,可进一步分为大蝙蝠亚目(Megachiroptera)和小蝙蝠亚目(Microchiroptera)。前者除果蝠属(*Rousettus*)外,均不使用回声定位;后者则都具有回声定位能力,而视觉系统相对原始,故将它们称为回声定位蝙蝠(echolocating bat)(>800种)^[39]。尽管回声定位蝙蝠种类繁多,其实可根据它们发出的回声定位信号模式大体上归为3类,即恒频-调频(constant frequency-frequency modulation, CF-FM)蝙蝠,如胡须蝠(*Pteronotus parnellii rubiginosus*)等,其发声信号由一段较长时程的CF成分后接续一段较短时程的下扫FM成分所构成;调频(FM)蝙蝠,如大棕蝠(*Eptesicus fuscus*)等,其发声信号为下扫FM声;以及咔哒声(click)蝙蝠,如大蝙蝠亚目的果蝠(*Rousettus*),其发声信号为时程极短(40~50 μ s)的调频声,带宽可达80 kHz^[36,37,40]。

人们对蝙蝠回声定位的认识,从1793年意大利

生理学家Spallanzani发现盲眼蝙蝠能自由飞行开始,到1938年Griffin^[41]成功地记录到蝙蝠发出的超声,100多年的历程才最终揭开“蝙蝠是通过主动发出声音信号,并听其回声来感知周围环境”的千古之谜。于1944年,Griffin提出将自然界中利用类似声纳原理探测周围环境的过程称之为回声定位(echolocation)。至此,蝙蝠研究进入了一个全新的时代。

2.2 蝙蝠的回声定位及其神经基础研究

蝙蝠的回声定位系统主要由发声系统、听觉系统和运动系统所组成^[41~43]。不同模式的回声定位信号,在回声定位方面有不同擅长,如CF信号和CF-FM信号中的CF成分最适宜传递目标速度信息;而FM信号和CF-FM信号中FM成分最适宜传递目标特征和距离信息^[36]。飞行过程导致的多普勒频率漂移(Doppler-shift)不但能传递与蝙蝠相对飞行速度有关的信息,而且还能传递有关昆虫翅振(wing glint)信息;回波的振幅能传递目标(target)大小信息;回波延迟时间可传递靶物距离信息;回声中心频率的振幅和FM成分的变化能传递有关目标质地等信息;回声到达两耳间的时间差、频率差乃至相位差可提供目标的经向(azimuth)方位信息;而每只耳的外耳产生的声波干涉图景可提供目标的俯仰方位信息^[36,39,44,45]。

在神经解剖学结构研究方面,发现与回声定位相关的结构高度特化,显示出蝙蝠听觉系统对回声定位的适应^[36,46]:(1) CF-FM蝙蝠耳蜗基底膜对回声定位信号主频异常敏感,形成所谓“听觉中央凹(auditory fovea)”; (2) 中脑下丘增大,某些结构出现分化; (3) 腹前耳蜗核(anterior-ventral nucleus of cochlear nucleus, AVCN)极度增大,甚至在CF-FM蝙蝠的AVCN边缘区出现一群大而独特的多极神经元; (4) 从腹后耳蜗核(PVCN)到上橄榄复合体(SOC)存在直接输入,明显地有别于其他哺乳类动物; (5) 在胡须蝠的内侧上橄榄核(MSO),与非回声定位哺乳动物相比,其神经元仅接受来自对侧AVCN的单耳输入,这可能更有利于精确地处理耳间时间差(ITD); (6) 外侧丘系核(lateral lemniscus)的腹侧核和中间核显示出异常增大和超常结构。另外,近期的一项脑核磁共振成像和组织学比较研究显示,使用CF-FM和FM声脉冲进行回声定位的蝙蝠要比啮齿类(大鼠和小鼠)有更大的耳蜗和更多的转数(turns),这些差别与它们所发出的生物学相关的声信号及听觉行为相关^[47]。

在听觉细胞的功能和机制研究方面,在近40多年来,被认为对以下诸方面给予了强烈地关注,如(1)回声延迟(echo-delay)或靶物距离(target range)调谐;(2)听觉神经元的频率调谐与“听觉中央凹(auditory fovea)”;(3)皮质功能组构的模块性(modularity);(4)神经元反应潜伏期的动态性;(5)声刺激的时程调谐;(6)目标选择性神经元与尺度(或大小)不变性(scale invariance)^[39]。此外,还值得关注的是在蝙蝠听觉调控方面,发现既有同一中枢内细胞间的调控^[48],也有不同中枢间的调控^[49],还有高位中枢对低位中枢的所谓离皮质调控。自20世纪末以来,在大棕蝠^[50]和胡须蝠^[51]上发起了一系列有关离皮质调控研究,证实了蝙蝠脑内存在对听觉输入精细的离皮质调控机制。这种机制对皮质下中枢对听觉输入产生更精准的反应,以及在成年后为适应环境而形成听觉可塑性,提供了一种结构和功能的保障。人和动物的行为总是处于神经系统的控制之下,对听觉系统怎样加工人和动物行为相关的复杂声信号,所知甚少。近年来,在大蹄蝠(*Hipposideros armiger*)和普氏蹄蝠(*Hipposideros pratti*)上用模拟的回声定位声信号进行研究,获得了某些新的认识,发现听觉中脑——下丘神经元对这种行为相关CF-FM声信号以特异性的模式来反应,呈现出single-on (SO)和double-on (DO)反应模式,但对纯音和FM刺激未见有反应模式的差异;进一步研究还发现,这两类神经元在潜伏期、恢复周期、以及所占比例方面均有明显不同,提示有可能是与蝙蝠回声定位行为和回声信息加工相关的特殊反应模式^[52-55]。

在蝙蝠行为学研究方面,早期用粉虫(mealworm)与塑料块混合后作为空抛物做目标识别^[42],以及用细钢丝列成的飞行屏障做空间分辨率^[41,43]行为学测试,证实了它们有很高的目标识别能力和空间分辨率。通过录制蝙蝠追踪猎物过程中的发声信号,发现在捕获相可高达100次/秒以上,针对这种行为表现的电生理实验证据表明,蝙蝠的听中枢神经元具有很高的时间分辨率和从高脉冲重复率的回声中提取信息的能力^[56,57]。众所周知,人声调的性别差异总体上是“女高男低”;而近期在普氏蹄蝠上的研究发现,其声调却是“男高女低”,显示出雌雄二态性(sexual dimorphism)^[58]。蝙蝠为了有效地发现目标和锁定目标,它们能通过调节其口形(mouth gape)聚焦声纳场(sonar field)和调控发声信号的声束以锁定目标^[59]。

可见,在我们人类知道用雷达(radar)聚焦和锁定目标之前,蝙蝠使用这种技能已经先于我们千万年。对蝙蝠的巡航研究发现,它们能根据回声携带的信息计算出外界物体在三维空间(three dimensions, 3D)中的位置^[39];近期还获得了它们的大脑能对头部方位进行3D编码的证据^[60];这种3D空间的辨别能力不仅有助于巡航,亦能用于分类外界物体^[61-63]。由于蝙蝠在追踪猎物时,会因飞行而使回声CF成分产生多普勒频率漂移,这就需要蝙蝠根据频率漂移幅度和飞行速度计算出发声频率的补偿值,确保回声主频总是落在耳蜗基底膜的“听觉中央凹”。人工回声测试表明,蝙蝠能主动降低发声频率以补偿产生的多普勒漂移,保持回声频率处于主频或主频附近^[44,64];近期研究显示,这种频率补偿行为受到听中枢的调控^[65]。“利己”和“共享”现象同样存在于蝙蝠中,有研究观察到同种蝙蝠一同飞行时,它们可交替发声并神奇地共享其回声,然而,美中不足的是利用非自发声的回声来感知周围环境时,其精度不如自发声的回声那样高^[66]。蝙蝠利用回声定位做短距离(short range)导航已众所周知,但几乎完全不了解它们怎样进行远距离导航,Holland等人^[67]分别将磁北的磁场顺时针方向和逆时针方向转动90°,人为改变地球磁场,结果导致大棕蝠飞错方向。这一发现说明大棕蝠可借助地球磁场来做远距离导航,并在夜间飞行拥有超常的感觉能力。

总之,无论是对这种动物物种所表现出的神奇的回声定位行为,还是它们与哺乳类乃至人类所共有的基本听觉机制,均值得人们持续给予关注和研究。

3 动物磁定位研究

地磁又称地球磁场,特指地球周围空间分布的磁场,近似于一个位于地球中心的磁偶极子的磁场。它的磁南极(S)大致指向地理北极附近,磁北极(N)大致指向地理南极附近,与北极和南极形成一个11.3°的磁偏角。地表各处地磁场的方向和强度都因地而异,地磁强度由赤道向两极呈现由低到高的态势。磁倾角(magnetic inclination)是指地磁场中任一点磁感应强度矢量与水平面的夹角,磁偏角(magnetic declination)是指地球表面任一点的磁子午圈同地理子午圈的夹角。地磁的这些特征,构成了相对稳定的地理信息。动物在迁徙过程中常利用地磁信息来定向和导航,因此磁感知成为一个热门的研究领域。目前已

对多类动物(>47种)进行了磁感知的研究,其中甲壳动物(5)、昆虫(9)、硬骨鱼(4)和哺乳动物(3)可利用磁偏角信息进行定向和导航;两栖类(4)、爬行类(2)和鸟类(20)则是基于磁倾角信息进行定向和导航^[68]。

大量证据显示海龟(*Caretta caretta*)远距离迁徙依赖地磁导航, Lohmann实验室设计在80°西经线的北纬61.2°(A)和55.4°(B)两点以及20°北纬线的西经66.1°(C)和23.3°(D)两点,释放小海龟。结果显示,4个位置释放的海龟朝不同的方向运动,如A点朝向171.7°; B点朝向15.8°; C点朝向50°; D点朝向217°^[69,70]。现已知道,海龟围绕大西洋做顺时针洄游,洄游路线正好穿过上述的4个地理位置。而小海龟的朝向也正好是洄游的方向。家鸽返巢(Homing)的初始阶段也可能是依赖地磁信息导航的,因此我们开展了磁场导航的干扰实验。温特图尔位于瑞士的北部,实验鸽长期饲养于此。在实验鸽的头部靠近耳的位置黏附微小的磁石(有研究显示鸟类的内耳毛细胞富含铁元素),然后分别在温特图尔东边的德国林道(Lindau)附件和南边的洛桑附件释放。结果显示,在林道释放的大部分对照组鸽当天返回巢穴,贴磁石的大部分实验组鸽第二天返回;在洛桑释放的实验组和对照组都大部分当天返回,组间无差异(Tang等人,未发表)。大型哺乳动物也显示较精确的磁感知能力。通过谷歌地球的卫星照片、实地观察和测量雪地“鹿床”的头部朝向,发现不管是采食还是睡觉,家畜牛和野生鹿的头部都指向磁极。即北半球的动物头部倾向于朝向地理北极附近的磁南极(S),而南半球的动物倾向于朝向地理南极附近的磁北极(N),而与地理南极和北极保持约10°的偏差^[71]。由于数据是在全球范围内收集,基本排除了气候和光照等因子的作用。中国风水中强调睡觉“应顺地磁即南北向,或夏至朝南、冬至朝北”的说法,是否有一定的科学依据呢?我们对宝兴树蛙(*Rhacophorus dugritei*)的产卵观察,发现地面的卵泡(由保湿泡沫和卵构成)大致呈梭状。产卵从西北向开始,向东南延伸,形成一个指向东南的条带状卵泡。将树蛙移至室内的塑料盆中,完全遮蔽光线,产卵的方向还是指向东南方约140°的方位(Fang等人,未发表)。

近年来,研究多集中在磁感应器本身,位置、结构、机制等。目前有两个理论比较流行,铁小体理论和配对电子理论。前者是指生物矿化的磁小体连接到机械敏感结构;后者涉及短寿命基团对的中间态,

一种磁敏感的量子化学反应过程。含铁小体的细胞在动物体的分布很广,在鱼类的鼻腔、鸟类喙部和内耳都存在。Walker等人^[72]在虹鳟鱼(*Oncorhynchus mykiss*)三叉神经的浅表眼支(rosV)记录到磁刺激相关的神经电反应,这些神经电可以反向追踪到嗅上皮。将嗅上皮细胞打散到培养液中,外加一个旋转磁场,显微镜下可观察到极少数细胞(1~4/10000)随磁场的旋转而旋转。X-射线光谱显示,这些细胞富含铁晶体^[73]。信鸽(*Columba livia*)通过条件反射训练,能够识别地磁场的异常变化。如果在其喙上部靠近鼻腔有蜡质结构(cere)的地方安置磁小体,或局部麻醉喙上部,或切断两侧的三叉神经眼支,都使信鸽失去这种识别能力。在喙上部蜡质结构中,发现大量的细胞含有铁晶体^[74]。野外的放飞实验也证明局部麻醉,导致信鸽返巢行为异常^[75]。有意思的是,随后的实验结果反对这些含铁细胞是磁感应相关的神经元,而是一些巨噬细胞,属于免疫系统^[76]。在鸟类的内耳前庭系统的细胞中发现富含铁晶体的细胞器,直径约300~600 nm,由铁蛋白颗粒组成。这种细胞器在鸟类中广泛存在,但不存在于人类和小鼠中^[77]。

一些昆虫、鸟类和两栖动物的磁感知是可见光依赖的,因此推测光感受系统如视觉和松果体参与其中。对蝶螈、蛙、果蝇和欧洲知更鸟的测试,发现蓝光与黄光伴随的磁定向有很大的相差。如在东方红斑蝶螈(*Notophthalmus viridescens*),光波长 $\lambda < 450$ nm依赖的磁定向与 ≥ 500 nm光照下的磁定向相差90°^[78]。这个系统似乎涉及两个不同的过程。不同的光强也可导致磁定向的偏差,如春天的欧洲知更鸟在低光强下(7×10^{15} quanta $s^{-1} m^{-2}$)趋向向北飞,而在高光强下($43 \sim 44 \times 10^{15}$ quanta $s^{-1} m^{-2}$)则改为东西向飞行^[79]。脑功能的偏侧性广泛存在,但在光依赖的磁感应中达到极致。实验证明遮蔽欧洲知更鸟(*Erithacus rubecula*)的右眼可以完全消除磁定向能力,即只有右眼具有磁定向功能^[80]。而在家鸽中这种偏侧性在磁感知水平不存在,但在认知水平左右脑起不同的作用^[78]。

光依赖的磁定向可能是基于一个受磁场作用的单隐花色素的光学系统。短波长依赖的光致还原过程诱导黄素隐花色素(flavin cryptochrome)部分还原,形成氧化还原基团对($FADox \rightarrow FAD^{\cdot-}$),而长波长依赖光氧化过程诱导黄素基团氧化,反回到氧化态($FAD^{\cdot-} \rightarrow FADox$)。在持续光照下,基团的进一步光致还原,形成全还原态($FADH^-$);在完全黑暗的环境,

则再次氧化成为全氧化态(FADox). 黄素隐花色素的这个可逆反应, 在3种氧化还原态中产生光致平衡来决定分子的信号激发/非激发的比例^[81,82]. 基于隐花色素的分子阵列, 磁场的作用在于信号状态的维持以及对光的反应, 以此提供磁场方位信息. 该机制的前提是基团对的磁场效应能够从入射光因光强和频谱差异所导致的变化中分离出来^[78]. 该理论的一个致命挑战是基团对只对以极高频率变换的磁场反应, 而地磁场是静态的. 然而, 欧洲知更鸟的磁定向能力显著地受到宽带频率(0.1~10 MHz)或单一频率(7 MHz)的垂直向磁场的干扰, 暗示存在基团对理论的基础结构^[83]. 一种磁受体(*Drosophila* CG8198, MagR)的发现和功能验证, 将极大地推动磁感知的分子机制研究^[84].

对处理磁信号的中枢神经系统的研究, 近年来取得显著进展. 对Sprague-Dawley大鼠脑部重复地给予磁刺激, 在顶叶皮层的I-IV和VI层细胞以及海马的零星细胞发现c-fos(一种即刻早期基因, 外界刺激可激活表达)的表达明显升高^[85]. 不同的磁场变化型(theta与脉冲)及频率(1与10 Hz)对Dark-Agouti大鼠脑中的c-fos和zif268(另一种即刻早期基因)产生显著不同的效应^[86], 使得中枢神经磁信息系统更加复杂化. 对欧洲知更鸟的同类研究显示, 缓慢变化的磁场激

活三叉神经脑干复合体中的主核和网状脊髓核神经元的ZENK基因(zif268的同源基因)的表达. 这二个核团直接接受三叉神经的投射^[87]. 提供磁场转动刺激信鸽的脑, 发现c-fos在脑干的前庭核表达. 另外, 在接收前庭核投射的丘脑、下丘脑和端脑等部位的表达都升高^[88]. 电生理方法发现前庭核的神经元电反应型, 与磁场转动方向密切相关, 比如磁场顺时针转动诱发正弦波形而逆时针转动诱发滞后180°的正弦波形^[89].

4 结论

近几十年来, 对动物的红外传感与成像(昆虫、蛇类和蝙蝠)、回声定位(蝙蝠、海豚和鲸类)和地磁导航(海龟、知更鸟和家鸽)的研究, 从传感的分子、神经元反应特性及其信息处理、神经环路和行为等, 都取得了显著的成果. 但还处在重大突破的前夜, 一些基本科学问题依然有待解决. 如TRPA1通道如何受红外辐射而开闭, 中枢神经的回声map在哪里以及如何认知, 有关磁感知的争论依然存在. 建议物理学、生命科学与工程领域的研究者携起手来, 共同开展动物和植物的一些特殊现象、结构和功能的研究. 使我国在仿生科学和仿生工程领域赶上世界先进水平.

致谢 感谢美国纽约大学的唐丹旆帮助修改英文摘要.

参考文献

- 1 Buning T D C. Thermal sensitivity as a specialization for prey capture and feeding in snakes. *Integr Comp Biol*, 1983, 23: 363–375
- 2 Bakken G S, Krochmal A R. The imaging properties and sensitivity of the facial pits of pitvipers as determined by optical and heat-transfer analysis. *J Exp Biol*, 2007, 210: 2801–2810
- 3 Chen Q, Deng H, Brauth S E, et al. Reduced performance of prey targeting in pit vipers with contralaterally occluded infrared and visual senses. *PLoS One*, 2012, 7: e4989
- 4 Newman E A, Hartline P H. Integration of visual and infrared information in bimodal neurons of the rattlesnake optic tectum. *Science*, 1981, 213: 789–791
- 5 Berson D M, Hartline P H. A tecto-rotundo-telencephalic pathway in the rattlesnake: Evidence for a forebrain representation of the infrared sense. *J Neurosci*, 1988, 8: 1074–1088
- 6 Molenaar G J. Anatomy and physiology of infrared sensitivity of snakes. *Biol Reptili*, 1992, 17: 367–453
- 7 Noble G K, Schmidt A. The structure and function of the facial and labial pits of snakes. *Proc Am Philos Soc*, 1937, 77: 263–288
- 8 Bullock T H, Cowles R B. Physiology of an infrared receptor: The facial pit of pit vipers. *Science*, 1952, 115: 541–543
- 9 Buning T D C, Terashima S I, Goris R C. Crotaline pit organs analyzed as warm receptors. *Cell Mol Neurobiol*, 1981, 1: 69–85
- 10 Buning T D C, Terashima S I, Goris R C. Python pit organs analyzed as warm receptors. *Cell Mol Neurobiol*, 1981, 1: 271–278
- 11 Moiseenkova V, Bell B, Motamedi M, et al. Wide-band spectral tuning of heat receptors in the pit organ of the copperhead snake (*Crotalinae*). *Am J Physiol-Regulat, Integr Comp Physiol*, 2003, 284: R598–R606

- 12 Goris R, Terashima S. Central response to infra-red stimulation of the pit receptors in a crotaline snake, *Trimeresurus flavoviridis*. J Exp Biol, 1973, 58: 59–76
- 13 Hartline P H, Kass L, Loop M S. Merging of modalities in the optic tectum: Infrared and visual integration in rattlesnakes. Science, 1978, 199: 1225–1229
- 14 Newman E A, Hartline P H. The infrared “vision” of snakes. Sci Am, 1982, 246: 116–127
- 15 Allman B L, Meredith M A. Multisensory processing in “unimodal” neurons: cross-modal subthreshold auditory effects in cat extrastriate visual cortex. J Neurophysiol, 2007, 98: 545–549
- 16 Newman E A, Gruberg E R, Hartline P H. The infrared trigemino-tectal pathway in the rattlesnake and in the python. J Comp Neurol, 1980, 191: 465–477
- 17 Gracheva E, Ingolia N, Kelly Y, et al. Molecular basis of infrared detection by snakes. Nature, 2010, 464: 1006–1011
- 18 Gracheva E O, Cordero-Morales J F, González-Carcacá J A, et al. Ganglion-specific splicing of TRPV1 underlies infrared sensation in vampire bats. Nature, 2011, 476: 88–91
- 19 Yokoyama S. Evolution of dim-light and color vision pigments. Annu Rev Genom Hum Genet, 2008, 9: 259–282
- 20 Panzano V C, Kang K, Garrity P A. Infrared snake eyes: TRPA1 and the thermal sensitivity of the snake pit organ. Sci Sign, 2010, 3: pe22–pe22
- 21 Corey D P, García-Añoveros J, Holt J R, et al. TRPA1 is a candidate for the mechanosensitive transduction channel of vertebrate hair cells. Nature, 2004, 432: 723–730
- 22 Nagata K, Duggan A, Kumar G, et al. Nociceptor and hair cell transducer properties of TRPA1, a channel for pain and hearing. J Neuro, 2005, 25: 4052–4061
- 23 Cordero-Morales J F, Gracheva E O, Julius D. Cytoplasmic ankyrin repeats of transient receptor potential A1 (TRPA1) dictate sensitivity to thermal and chemical stimuli. In: Proceedings of the National Academy of Sciences. Washington: National Academy of Sciences, 2011, 108: E1184–E1191
- 24 Hwang R Y, Stearns N A, Tracey W D. The ankyrin repeat domain of the TRPA protein painless is important for thermal nociception but not mechanical nociception. PLoS One, 2012, 7: e30090
- 25 Yokoyama S, Altun A, DeNardo D F. Molecular convergence of infrared vision in snakes. Mol Biol Evol, 2011, 28: 45–48
- 26 Yao J, Liu B, Qin F. Modular thermal sensors in temperature-gated transient receptor potential (TRP) channels. In: Proceedings of the National Academy of Sciences. Washington: National Academy of Sciences, 2011. 108: 11109–11114
- 27 Zhong L, Bellemer A, Yan H, et al. Thermosensory and nonthermosensory isoforms of *Drosophila melanogaster* TRPA1 reveal heat-sensor domains of a thermoTRP Channel. Cell Reports, 2012, 1: 43–55
- 28 Kang K, Panzano V C, Chang E C, et al. Modulation of TRPA1 thermal sensitivity enables sensory discrimination in *Drosophila*. Nature, 2012, 481: 76–80
- 29 Brauchi S, Orta G, Salazar M, et al. A hot-sensing cold receptor: C-terminal domain determines thermosensation in transient receptor potential channels. J Neurosci, 2006, 26: 4835–4840
- 30 Guang C, Yang Y. Rod-like properties of small single cones: Transmuted photoreceptors of garter snakes (*Thamnophis proximus*). Int J Pharm Sci Rev Res, 2014, 26: 309–313
- 31 Cui Y, Yang F, Cao X, et al. Selective disruption of high sensitivity heat activation but not capsaicin activation of TRPV1 channels by pore turret mutations. J Gen Physiol, 2012, 139: 273–283
- 32 Moon C, Terashima S I. Response of the infrared receptors of a crotaline snake to ethanol. Neurosci Lett, 2002, 334: 29–32
- 33 Moon C. An investigation of the effects of ruthenium red, nitric oxide and endothelin-1 on infrared receptor activity in a crotaline snake. Neuroscience, 2004, 124: 913–918
- 34 Patapoutian A, Peier A M, Story G M, et al. ThermoTRP channels and beyond: mechanisms of temperature sensation. Nat Rev Neurosci, 2003, 4: 529–539
- 35 Basbaum A I, Bautista D M, Scherrer G, et al. Cellular and molecular mechanisms of pain. Cell, 2009, 139: 267–284
- 36 Neuweiler G. Evolutionary aspects of bat echolocation. J Comp Physiol A, 2003, 189: 245–256
- 37 Jones G, Teeling E C. The evolution of echolocation in bats. Trends Ecol Evol, 2006, 21: 149–156
- 38 Jen P H S. Adaptive mechanisms underlying the bat biosonar behavior. Front Biol, 2010, 5: 128–155
- 39 Ulanovsky N, Moss C F. What the bat’s voice tells the bat’s brain. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105: 8491–8498
- 40 Altringham J D, Hammond L, McOwat T. Bats: Biology and Behaviour. Oxford: Oxford University Press, 1996
- 41 Griffin D R. Listening in The Dark: The Acoustic Orientation of Bats and Men. Oxford: Yale University, 1958
- 42 Busnel R, Fish J. Animal Sonar Systems. New York & London: Plenum Press, 1980
- 43 Popper A N, Fay R R. Hearing by Bats. In: Springer Handbook of Auditory Research (USA). New York: Springer, 1995

- 44 Suga N, Simmons J, Jen P S. Peripheral specialization for analysis of Doppler-shifted echoes in the auditory system of the “CM-FM” bat, *Pteronotus parnellii*. II. Properties of peripheral auditory neurons. *J Acoust Soc Am*, 1975, 57: S42
- 45 Suga N. Biosonar and neural computation in bats. *Sci Am*, 1990, 262: 60–68
- 46 Covey E. Neurobiological specializations in echolocating bats. *Anat Rec Part A: Discov Mol Cell Evol Biol*, 2005, 287: 1103–1116
- 47 Hsiao C J, Jen P H S, Wu C H. The cochlear size of bats and rodents derived from MRI images and histology. *Neuroreport*, 2015, 26: 478–482
- 48 Jen P H S, Wu F J, Chen Q C. The effect of two-tone stimulation on responses of two simultaneously recorded neurons in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *Hearing Res*, 2002, 168: 139–149
- 49 Tang J, Xiao Z, Suga N. Bilateral cortical interaction: Modulation of delay-tuned neurons in the contralateral auditory cortex. *J Neurosci*, 2007, 27: 8405–8413
- 50 Sun X, Chen Q C, Jen P H S. Corticofugal control of central auditory sensitivity in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *Neurosci Lett*, 1996, 212: 131–134
- 51 Yan J, Suga N. The midbrain creates and the thalamus sharpens echo-delay tuning for the cortical representation of target-distance information in the mustached bat. *Hearing Res*, 1996, 93: 102–110
- 52 Fu Z Y, Tang J, Jen P H S, et al. The auditory response properties of single-on and double-on responders in the inferior colliculus of the leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*. *Brain Res*, 2010, 1306: 39–52
- 53 Tang J, Fu Z Y, Jen P H S, et al. Recovery cycles of single-on and double-on neurons in the inferior colliculus of the leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*. *Brain Res*, 2011, 1385: 114–126
- 54 Fu Z Y, Xu N, Wang J, et al. The role of the FM component in shaping the number of impulses and response latency of inferior collicular neurons of *Hipposideros armiger* elicited by CF-FM sounds. *Neurosci Lett*, 2014, 576: 97–101
- 55 Li Y L, Fu Z Y, Yang M J, et al. Post-spike hyperpolarization participates in the formation of auditory behavior-related response patterns of inferior collicular neurons in *Hipposideros pratti*. *Neuroscience*, 2015, 289: 443–451
- 56 Chen Q C, Jen P H S. Pulse repetition rate increases the minimum threshold and latency of auditory neurons. *Brain Res*, 1994, 654: 155–158
- 57 Jen P H S, Chen Q C. The effect of pulse repetition rate, pulse intensity, and bicuculline on the minimum threshold and latency of bat inferior collicular neurons. *J Comp Physiol A*, 1998, 182: 455–465
- 58 Fu Z Y, Dai X Y, Xu N, et al. Sexual dimorphism in echolocation pulse parameters of the CF-FM bat, *Hipposideros pratti*. *Zool Stud*, 2015, 54: 1–9
- 59 Kounitsky P, Rydell J, Amichai E, et al. Bats adjust their mouth gape to zoom their biosonar field of view. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Washington: National Academy of Sciences, 2015. 112: 6724–6729
- 60 Finkelstein A, Derdikman D, Rubin A, et al. Three-dimensional head-direction coding in the bat brain. *Nature*, 2015, 517: 159–164
- 61 Bates M E, Simmons J A, Zorikov T V. Bats use echo harmonic structure to distinguish their targets from background clutter. *Science*, 2011, 333: 627–630
- 62 Yovel Y, Franz M O, Stilz P, et al. Complex echo classification by echo-locating bats: A review. *J Comp Physiol A*, 2011, 197: 475–490
- 63 Shi Q, Fu Z Y, Chen Q C. Research progress in neurophysiological mechanism underlying distinguishing plants through classification of echoes in frequency modulation bats. *Acta Physiol Sin*, 2015, 2: 134–142
- 64 Schnitzler H U, Denzinger A. Auditory fovea and Doppler shift compensation: Adaptations for flutter detection in echolocating bats using CF-FM signals. *J Comp Physiol A*, 2011, 197: 541–559
- 65 Li L, Fu Z Y, Wang L P, et al. Differences between harmonic and non-harmonic neurons processing Doppler-shift compensation information in inferior colliculus of *Hipposideros pratti*. *Prog Biochem Biophys*, 2014, 41: 1235–1244
- 66 Chiu C, Xian W, Moss C F. Flying in silence: Echolocating bats cease vocalizing to avoid sonar jamming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 13116–13121
- 67 Holland R A, Thorup K, Vonhof M J, et al. Navigation: Bat orientation using Earth’s magnetic field. *Nature*, 2006, 444: 702
- 68 Wiltshko W, Wiltshko R. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *J Comp Physiol A*, 2005, 191: 675–693
- 69 Putman N F, Endres C S, Lohmann C M, et al. Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles. *Curr Biol*, 2011, 21: 463–466
- 70 Lohmann K J, Lohmann C M, Ehrhart L M, et al. Animal behaviour: Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*, 2004, 428: 909–910
- 71 Begall S, Červený J, Neef J, et al. Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 13451–13455

- 72 Walker M M, Diebel C E, Haugh C V, et al. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*, 1997, 390: 371–376
- 73 Eder S H, Cadiou H, Muhamad A, et al. Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 12022–12027
- 74 Mora C V, Davison M, Wild J M, et al. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, 2004, 432: 508–511
- 75 Wiltschko R, Schiffner I, Fuhrmann P, et al. The role of the magnetite-based receptors in the beak in pigeon homing. *Curr Biol*, 2010, 20: 1534–1538
- 76 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: 367–370
- 77 Lauwers M, Pichler P, Edelman N B, et al. An iron-rich organelle in the cuticular plate of avian hair cells. *Curr Biol*, 2013, 23: 924–929
- 78 Phillips J B, Jorge P E, Muheim R. Light-dependent magnetic compass orientation in amphibians and insects: candidate receptors and candidate molecular mechanisms. *J R Soc*, 2010, 7: S241–S256
- 79 Wiltschko W, Wiltschko R. Light-dependent magnetoreception in birds: The behaviour of European robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *J Exp Biol*, 2001, 204: 3295–3302
- 80 Wiltschko W, Traudt J, Güntürkün O, et al. Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 2002, 419: 467–470
- 81 Hoang N, Schleicher E, Kacprzak S, et al. Human and *Drosophila* cryptochromes are light activated by flavin photoreduction in living cells. *PLoS Biol*, 2008, 6: e160
- 82 Zikihara K, Ishikawa T, Todo T, et al. Involvement of electron transfer in the photoreaction of zebrafish cryptochrome-DASH. *Photochem Photobiol*, 2008, 84: 1016–1023
- 83 Ritz T, Thalau P, Phillips J B, et al. Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature*, 2004, 429: 177–180
- 84 Qin S, Yin H, Yang C, et al. A magnetic protein biocompass. *Nat Mater*, 2015, 15: 217–266
- 85 Hausmann A, Weis C, Marksteiner J, et al. Chronic repetitive transcranial magnetic stimulation enhances c-fos in the parietal cortex and hippocampus. *Mol Brain Res*, 2000, 76: 355–362
- 86 Aydin-Abidin S, Trippe J, Funke K, et al. High-and low-frequency repetitive transcranial magnetic stimulation differentially activates c-Fos and zif268 protein expression in the rat brain. *Exp Brain Res*, 2008, 188: 249–261
- 87 Heyers D, Zapka M, Hoffmeister M, et al. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 9394–9399
- 88 Wu L Q, Dickman J D. Magnetoreception in an avian brain in part mediated by inner ear lagena. *Curr Biol*, 2011, 21: 418–423
- 89 Wu L Q, Dickman J D. Neural correlates of a magnetic sense. *Science*, 2012, 336: 1054–1057

Specific sensory systems of animals

TANG YeZhong¹, CHEN QiCai² & CHEN Qin¹

¹ Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China;

² School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China

Since specialized sensory organs and relevant neural systems evolved under natural selection over a long period of time, some animals have acquired abilities of detection, perception and recognition for specific signals, such as ultrasound, ultraviolet, polarized light, infrared, magnetic field and so on, in order to adapt to ecologically diversified habitats. In the present review, we summarized advances made in three research fields: infrared (IR) perception in snakes, echolocation in bats and magnetic field-dependent navigation in vertebrates, including molecular and cellular mechanisms for signal sensations, and neuronal processes of information and behavioral responses to specific signals.

Although the infrared ray is sensed exclusively by insects (beetle, butterfly and stinkbug), snakes (boa, python and pit viper) and bats, snakes are proposed as the only animal taxa capable of infrared imaging. Channel proteins of the TRP family are very sensitive to external and internal stimulations, including chemicals, mechanical and thermal stimuli. TRPA1, an important member of the TRP family, was discovered to have a critical role in infrared sensing, although the underlying mechanism remains unknown. It has been demonstrated that visual function could be compensated largely by infrared perception, probably due to the fact that both systems were evolved for radiation with different wavelengths and had similar topological “maps” of the receptive field in the midbrain. Visual information is projected to the upper layers (above 7a) while the infrared one to the lower layers (below 7b) of the optical tectum with a boundary in between, where some bimodal neurons were found to respond to both visible light onto the eyes and infrared radiation onto the pits.

Bats are famous for their special ability to echolocalize preys in a completely dark environment. There are three types of acoustic signals involved in echolocation, e.g. constant frequency-frequency modulation, frequency modulation, and click. In order to aim and target the prey accurately, bats can focus the sonar field by adjusting their mouth gape to control the sonic beam on a limited space. They also employ doppler-shift resulting from flight movement not only to accurately measure the distance from the target but also to evaluate the wing glint of the prey. The echo amplitude encodes information of the target size while the frequency-dependent amplitude and frequency modulation of the echo bring information of target textures. The relevant neural systems are highly specialized in structure and function so that high resolutions in time and space can result in an efficient recognition of targets.

It is common for the animal kingdom to use magnetic fields for navigation, which could be disrupted by a magnetite glued on outside of the brain. Currently, there is a debate of the molecular mechanisms for magnetic perception, i.e. magnetite vs. radical-pair, which showed a light wavelength-dependent pattern. A main advancement in the radical-pair hypothesis has been achieved recently by the identification of MagR (*Drosophila* CG8198) with its function demonstrated *in vitro*. In contrast, the magnetite hypothesis faces a big question of possible locations where the sensor is established. Three potential organs have been proposed, but not yet verified, to house the magnetic sensor, e.g. bird beak, fish nose, and inner ear of the pigeon. The above studies would open windows for discussion in bionic science and technology.

pit viper, infrared sensory, bat, echolocation, magnetic orientation and navigation

doi: 10.1360/N972015-01161