

粘虫飞行定向行为与不同磁场环境的关系*

王伟弘^{1,3**} 张 蕾² 程云霞² 潘卫东^{1***} 江幸福^{2***}

(1. 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;

2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 【目的】研究正常地磁场和近零磁场条件下饲养的粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 夜间飞行定向行为与磁场的关系, 为明确迁飞性昆虫远距离迁飞的地磁定向机制提供依据。【方法】分别在正常地磁场和近零磁场条件饲养粘虫, 羽化后的粘虫蛾在人工模拟不同的磁场条件下进行夜间飞行定向行为测试, 比较粘虫蛾飞行定向行为的差异。【结果】粘虫蛾在正常地磁场条件下均具有显著的群体共同定向行为, 夏季测试的粘虫群体共同定向方向为偏北; 在近零磁场以及垂直平面分量倒转的地磁场条件下, 粘虫蛾群体共同定向行为均消失。同时, 不同磁场的生长环境对粘虫飞行定向行为的影响不明显, 而飞行测试时的磁场环境对其定向行为有显著影响。【结论】磁场可能是粘虫定向的重要参考依据之一, 粘虫对地磁场磁倾角的变化有反应, 推测其可能利用了磁倾角进行一定程度上的辅助定向。

关键词 粘虫, 近零磁场, 垂直平面分量倒转地磁场, 飞行定向行为, 磁倾角

Effect of magnetic fields on the orientation behavior of the oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker)

WANG Wei-Hong^{1,3**} ZHANG Lei² CHENG Yun-Xia²
PAN Wei-Dong^{1***} JIANG Xing-Fu^{2***}

(1. Beijing Key Laboratory of Bioelectromagnetics, Institute of Electrical Engineering, Chinese Academy of Sciences, Baoding 100190, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract [Objectives] To clarify the effect of magnetic fields on the nocturnal orientation behavior of *Mythimna separata* (Walker) and investigate the magnetic orientation mechanisms of aerial migratory insects. [Methods] Oriental armyworms were raised in geomagnetic and near-zero magnetic fields, and experiments on the orientation behavior of oriental armyworm moths were carried out in an artificial simulated magnetic field. [Results] *M. separata* exhibited significant group orientation with respect to geomagnetic field, which in summer was northward. This common group orientation disappeared under near-zero magnetic field conditions and the vertical variable of geomagnetic field reversal. The growth environment under different magnetic fields had little effect on orientation behavior, but the magnetic field environment had a notable influence on flight direction. [Conclusion] The orientation of *M. separata* is clearly affected by magnetic field and nocturnal aerial migratory insects may use magnetic fields for navigation.

Key words *Mythimna separata*, near-zero magnetic field, vertical variable reversed, orientation behavior, magnetic inclination

迁飞性昆虫大多可以进行远距离迁飞, 飞行距离高达数千公里, 能在大尺度范围内完成定向飞行行为 (翟保平, 1999)。昆虫的飞行定向行

为即借助内部和外部的各种信号主动调整自身姿态及空间位置从而准确到达目的地的迁徙行为 (Jander, 1963)。帝王蝶 *Danaus plexippus*,

*资助项目 Supported projects :国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201403031) ;国家自然科学基金 (31672019, 31871951, 31870367) ;国家重点研发计划 (2017YFD0201701, 2017YFD0201802) ;国家绿肥产业技术体系 (CARS-22) ;北京市自然科学基金 (6172030)

**第一作者 First author, E-mail : wangweihong@mail.iee.ac.cn

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail : panwd@mail.iee.ac.cn; xfjiang@ippcaas.cn

收稿日期 Received : 2018-07-25, 接受日期 Accepted : 2018-09-21

蜜蜂 Apidae, 蝗虫 Locustoidea 等不同昆虫种群都会为了适应生存的需要进行壮观的季节性聚集迁徙, 飞行数千公里到达它们最终的目的地 (Kennedy, 1951; Urquhart, 1960; Dingle, 1996; Wikelski *et al.*, 2006)。

迁飞性昆虫在远距离迁飞过程中可能利用的定向机制主要包括太阳罗盘定向, 地磁场定向, 地面标志物和侧风漂移补偿等 (高月波和翟保平, 2010)。帝王蝶、黄沫粉蝶 *Aphrissa statira* 和大黄蝶 *Phoebis argante* 被研究发现可以利用时间补偿太阳罗盘进行定向, 时间补偿的太阳罗盘定向机制是最重要的迁飞性蝶类的定向机制之一 (Perez *et al.*, 1997; Oliveira *et al.*, 1998)。但是在阴天无天体信号时, 蝶类昆虫可能借助磁场来导航确定方向 (Etheredge *et al.*, 1999; Srygley *et al.*, 2006)。日间迁飞性昆虫还可利用地面标志物来判断所处位置及前进方向, 迁飞性蝶类昆虫在利用时间补偿太阳罗盘定向飞行的同时也可以借助地面标志物对侧风漂移进行补偿 (Srygley *et al.*, 1996; Srygley, 2001; Srygley and Oliveira, 2001)。

除了日间迁飞性昆虫具有远距离迁飞定向行为, 垂直雷达观测发现某些夜间高空迁飞的昆虫也表现有明显的飞行定向行为 (Riley *et al.*, 1988)。研究发现丫纹夜蛾 *Autographa gamma* 会主动选择有利于秋季迁飞的高空气流进行迁飞, 然而月亮、星系等罗盘信号不可能是其迁飞定向的依据, 因此推测地磁场定向是最可能的夜间迁飞性昆虫的主要信号来源 (Baker and Mather, 1982; Baker, 1987; Chapman *et al.*, 2008)。夜间迁飞性昆虫是否利用磁场进行迁飞定向, 以及对磁场的变化是否有相应的反应仍旧是科学家探究的热点。

尽管对粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 迁飞规律、迁飞行为机制及综合防控的研究已有 60 多年历史, 但粘虫在空中的迁飞行为还存在明显的“黑箱”。虽然我们已研究明确了在长期的自然选择与进化中, 粘虫已经进化形成了在空中每年循着较为固定的路线重复着“春夏北迁、秋冬南回”的南北往返迁飞的定向模式 (李光博

等, 1964), 昆虫雷达观测的结果也表明粘虫迁飞种群在空中具有明显的聚集成层和共同定向行为 (封洪强, 2003; 翟保平, 2005), 但粘虫夜间远距离迁飞的飞行定向机制尚未明确。高月波等 (2014) 利用人工模拟磁场揭示了粘虫蛾飞行定向与强磁场的关系, 明确了在较强的磁场下, 粘虫群体共同定向的行为消失, 然而粘虫蛾在近零磁场条件下飞行定向以及不同磁场饲养环境对其定向行为是否有影响还不清楚。本文将利用磁场发生装置人工模拟不同的磁场条件, 通过昆虫飞行定向测试计算机分析系统, 对室内饲养的迁飞型粘虫飞行定向行为进行了测定, 以期阐明不同的磁场生长环境以及飞行测试时的磁场变化对粘虫飞行定向的影响, 从而为揭示粘虫夜间飞行的磁场定向机制, 准确判断其迁飞轨迹与降落区域, 做出准确的预测预报提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

粘虫虫源来自于田间采集, 实验室内连续多代繁殖的成虫。饲养条件为: 相对湿度 $70\% \pm 10\%$ 、温度 $(24 \pm 1) ^\circ\text{C}$ 、光周期 L14:D10。粘虫饲养密度为 10 头/瓶 (直径 10 cm, 高 12 cm)。1-3 龄幼虫采用 30-50 cm 长的新鲜玉米叶饲养; 4-6 龄幼虫采用实验室自制饲料进行饲养 (罗礼智和蒋善军, 2012); 成虫羽化后, 放置入直径 3.5 cm, 高 6 cm 的塑料瓶中, 用 5% 的蜂蜜水单头饲养。待至 2-3 日龄进行试验。

1.2 试验装置

试验装置主要包括模拟不同磁场发生装置和昆虫定向飞行测试计算机分析系统两大部分。

1.2.1 磁场发生装置 模拟磁场的产生主要是由自制的亥姆霍兹线圈控制, 该线圈是由中国科学院电工研究所生物电磁组制作, 如图 1 所示, 线圈为三维方形, 线框的平均直径为 110 cm。针对近零磁场状态, 在中心区域 $50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ 内, 磁场大小低于 5 000 nT (地磁场的 10%), 在中心区域 $250 \text{ mm} \times 250 \text{ mm} \times 250 \text{ mm}$ 内, 磁场大小低于 1 000 nT (地磁场的 2%)。针对模

拟地磁场状态,可产生任意方向可调的 $50\ \mu\text{T}$ 大小的磁场模拟地磁场,在 $500\ \text{mm}\times 500\ \text{mm}\times 500\ \text{mm}$ 内精度达 6%,在 $250\ \text{mm}\times 250\ \text{mm}\times 250\ \text{mm}$ 内精度可达 1%。通过调节不同方向线圈对的供电电流相应地改变对应方向的磁场强度。昆虫飞行定向模拟装置放置在亥姆霍兹线圈中央,每一次试验开始前,使用高斯/特斯拉计(F.W.Bell, Model 7010, USA)检测磁场强度以确保试验周围磁场稳定。

不同的磁场条件设置共 3 种处理,即正常地磁场、近零磁场和垂直平面分量倒转的地磁场。磁倾角是磁场强度矢量与水平面的夹角,在北半球磁场强度向下,磁倾角为正值。当地磁场的垂直平面分量发生翻转时,磁场强度的方向也随之翻转,磁倾角变为负值。本试验中垂直平面分量翻转的地磁场即地磁场磁倾角改变为负值。在下图中以面板为原点定义三个方向 X 、 Y 、 Z 。关闭面板 X 、 Y 、 Z 三个方向的面板开关,装置内即为试验正常地磁场;近零磁场条件为 X 、 Y 、 Z 三个方向的开关均打开,调节线圈流通电流使得装置内部为近零磁场;垂直平面分量倒转的地磁场条件即 X 、 Y 方向的开关关闭,调节供电电流使得地磁场 Z 方向的方向倒转而大小不变。

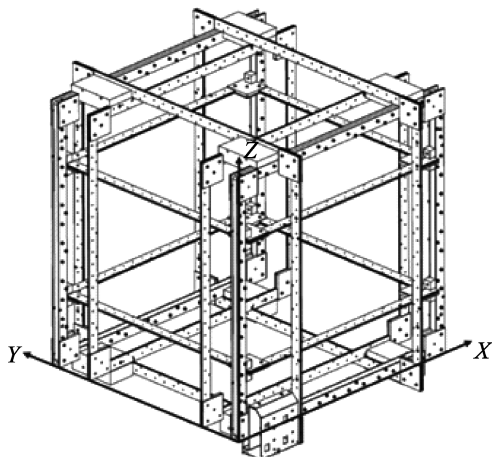


图 1 模拟不同磁场条件的亥姆霍兹线圈示意图
Fig. 1 Schematic diagram of Helmholtz coils simulating different magnetic field conditions

1.2.2 昆虫飞行定向测试计算机分析系统 本试验所用的昆虫飞行定向测试计算机分析系统由硬件系统和软件系统两部分组成。硬件系统包

括一种中小型昆虫飞行定向模拟装置(唐继洪等, 2016), 如图 2 所示。

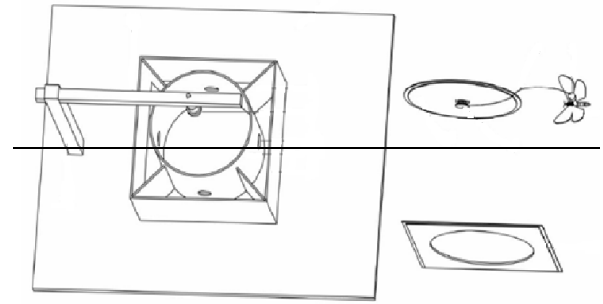


图 2 中小昆虫飞行定向模拟系统(唐继洪等, 2016)
Fig. 2 Small and medium-sized insect flight orientation simulation system (Tang et al., 2016)

硬件系统大致包括 3 个组成: 1) 摄像系统, 包括摄像机, 电脑, 采集卡, 红外灯; 2) 昆虫定向控制系统, 包括圆柱型有机玻璃罩, 透明有机玻璃盖板, 微型陶瓷轴承, 碳纤维连接针, 极细的尼龙线; 3) 底座和支架系统, 包括底座和支架。

软件系统主要包括 2 个方面: 1) 图像采集, 使用绘声绘影这款软件进行视频录制; 2) 定向数据的提取, 使用了自行编制的处理程序, 该程序通过差帧法计算出相邻两帧有变化的位置, 并将相关的数据进行输出存储起来, 以便于后续的分析。

粘虫羽化后, 用 502 胶水将吊环粘连在胸腹交界处, 粘上吊环后不影响试虫的正常飞行。试验开始时, 将吊环连接到碳纤维连接针上, 碳纤维连接针通过尼龙绳与轴承相连, 之后粘虫便能以尼龙线为半径的半球区域内相对自由飞翔。

1.3 磁场的测量与调节

采用美国公司 F.W.BELL 品牌, 型号 7010 高斯计进行磁场的测量, 测量范围为 $(0\pm 99\ 999.9)\ \text{nT}$ (10 Hz 至 50 kHz), 分辨率高达 0.1 nT。磁场的操作主要包括近零磁场、垂直平面分量倒转的地磁场以及正常地磁场的设置。

1.4 试验条件控制

试验在夏季进行, 测试地点为北京市海淀区, 测试地正常地磁场强度为: $0.062\ \text{mT}$ ($X=$

0.025 mT, Y=0.025 mT, Z=0.051 mT)。试验过程中,粘虫飞行的环境为完全黑暗,温度范围为 23-26 °C。试验开始时间与粘虫饲养环境的暗期开始时间一致。中小型昆虫飞行定向模拟装置放置于线圈当中,周围磁场环境相对稳定,无其他磁性物质影响。每次试验前均对磁场发生装置进行校正和测量以确保试验磁场环境,试验粘虫数量保证在 20 头以上。

1.5 数据分析

数据统计分析采用 R 软件进行各处理间数据的差异显著性分析。采用 Rayleigh 检验选出具有明显定向行为的单个粘虫;采用 Rayleigh 检验分析同一群体是否有共同定向行为;采用 Waston-Willianms 检验分析不同群体共同定向是否存在差异。各处理间的显著性差异设为 $P < 0.05$ 水平(高月波等, 2014)。

2 结果与分析

2.1 正常地磁场条件下饲养的粘虫群体定向行为与磁场的关系

正常地磁场条件下饲养的粘虫,在正常地磁场、垂直平面分量翻转的地磁场、近零磁场条件下进行粘虫迁飞定向行为研究发现:在正常地磁场条件下进行试验的粘虫具有显著的群体共同定向行为($N=59, \alpha=123.82^{\circ}, r=0.83, P < 0.001$);

在垂直平面分量倒转的地磁场条件下进行试验的粘虫无显著的群体共同定向行为($N=59, \alpha=-5.16^{\circ}, r=0.24, P=0.091$);在近零磁场条件下进行测验的粘虫无显著的群体共同定向行为($N=55, \alpha=-4.59^{\circ}, r=0.15, P=0.388\ 8$)。相对于在正常地磁场条件下群体共同偏向北方的定向行为,在垂直平面分量倒转的地磁场以及近零磁场条件下,粘虫均失去了群体定向能力。Watson-Williams 检验表明在以上 3 种条件下的共同定向角度具有显著差异性($F_{2,174}=36.88, P < 0.000\ 1$)。正常地磁场条件下饲养的粘虫在地磁场变为近零磁场后,群体共同定向行为消失;在地磁场垂直平面分量发生翻转,即磁倾角变为负值后,群体共同定向行为也消失(图 3)。

如表 1 所示,在正常地磁场条件下进行测试的粘虫雌雄定向角度分别为 118.78°、141.02°,共同定向向量长度分别为 0.83、0.87,不存在显著差异($F_{1,57}=1.03, P=0.313\ 8$);在垂直平面分量倒转的地磁场条件下进行试验的粘虫雌雄定向角度分别为 11.46°、-35.97°,定向向量长度分别为 0.12、0.34,不存在显著差异($F_{1,57}=3.18, P=0.08$);在近零磁场条件下测试的粘虫雌雄定向角度分别为 1.72°、-10.90°,定向向量长度分别为 0.18、0.16,不存在显著差异($F_{1,53}=0.24, P=0.628\ 7$)。由此可知,粘虫的飞行定向能力受性别影响不显著。

表 1 正常地磁场饲养的粘虫在不同磁场条件下的定向行为

Table 1 Orientation behavior in different magnetic fields of *Mythimna separata* raised under geomagnetic field

处理 Treatment	定向角度 (α) Mean angle ($^{\circ}$)	群体共定向向量长度 (r) Vector length of cohort common orientation	测试虫数 (N) Total number	P 值 P -value
正常地磁场 Geomagnetic field	123.82	0.85	59	<0.001
雌 Female	111.78	0.83	35	<0.001
雄 Male	141.02	0.87	24	<0.001
垂直平面分量倒转地磁场 Vertical variable reversed	- 5.16	0.24	59	0.091
雌 Female	11.46	0.12	33	0.390 5
雄 Male	- 34.97	0.34	26	0.077 5
近零磁场 Near-Zero magnetic field	- 4.59	0.15	55	0.388 8
雌 Female	1.72	0.18	27	0.469 3
雄 Male	0.29	0.18	24	0.520 3

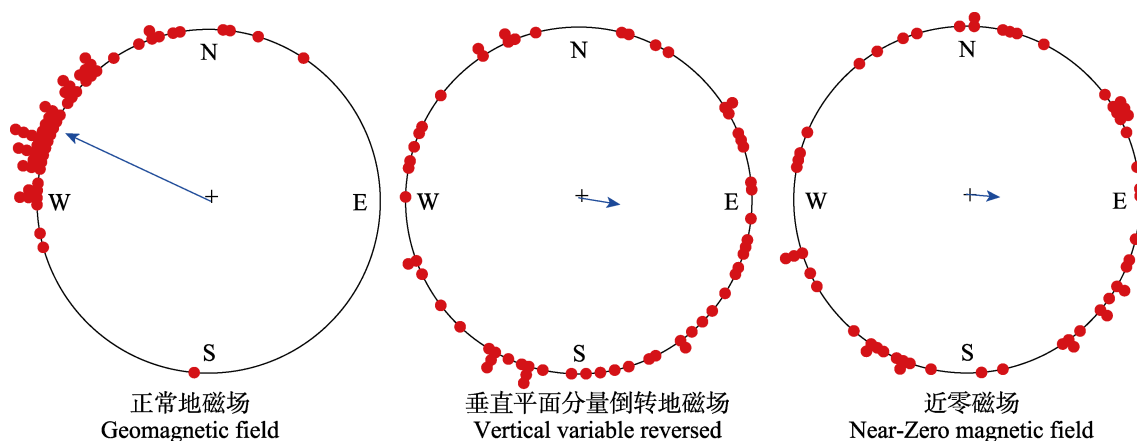


图3 正常地磁场条件下饲养的粘虫在不同磁场中的共同定向行为

Fig. 3 Orientation behavior in different magnetic fields of *Mythimna separata* raised under geomagnetic field

图中箭头所指的方向即为粘虫共同定向的矢量平均方向，每个小红点即代表一头粘虫定向方向为该方向。下同。

The direction indicates by the arrow in the figure is the vector average direction in which the *M. separatas* are oriented together.

Each small red dot represents the mean orientation direction of one moth flight. The same below.

2.2 近零磁场条件下饲养的粘虫的群体定向行为与磁场的关系

如图4所示，近零磁场条件下饲养的粘虫，在正常地磁场条件下进行定向测试时显示其具有显著的群体共同定向行为 ($N=58$, $\alpha=76.82^\circ$, $r=0.72$, $P<0.001$)；在垂直平面分量倒转的地磁场条件下进行定向行为测试显示无显著的群体共同定向行为 ($N=55$, $\alpha=-12.61^\circ$, $r=0.06$, $P=0.8630$)；在近零磁场条件下进行定向行为检测显示无显著的群体共同定向行为 ($N=56$, $\alpha=-16.62^\circ$, $r=0.31$, $P=0.1027$)。与在正常地磁场条件下群体共同偏向北方的定向行为比较，在垂直平面分量倒转的地磁场以及近零磁场条件下，粘虫均无显著的群体定向能力。Watson-Williams检测表明在以上3种条件下的共同定向角度存在显著差异 ($F_{2,176}=13.79$, $P<0.0001$)。近零磁场条件下饲养的粘虫在地磁场变为近零磁场后，群体共同定向行为也消失；在地磁场垂直平面分量发生翻转，即磁倾角变为负值后，群体共同定向行为消失。

如表2所示，在正常地磁场条件下进行定向行为测验的粘虫雌雄定向角度分别为 90.57° 、 59.62° ，共同定向向量长度分别为 0.70 、 0.76 ，不存在显著差异 ($F_{1,56}=1.52$, $P=0.2231$)；在垂直平面分量倒转的地磁场条件下进行定向行为

检测的粘虫雌雄定向角度分别为 -4.59° 、 36.11° ，定向向量长度分别为 0.18 、 0.22 ，不存在显著差异 ($F_{1,53}=2.22$, $P=0.1423$)；在近零磁场条件下进行定向行为测试的粘虫雌雄定向角度分别为 -29.81° 、 0.29° ，定向向量长度分别为 0.26 、 0.18 ，不存在显著差异 ($F_{1,54}=1.33$, $P=0.2539$)。由此可知，无论在何种环境中生长以及在何种条件进行测验，粘虫雌雄之间均无显著差异。

3 结论与讨论

3.1 粘虫生长环境对正常地磁场条件下粘虫的定向行为的影响

两种饲养条件下羽化后的粘虫在正常地磁场条件下的飞行定向行为的群体表现均为偏北飞行，尽管正常地磁场条件和近零磁场条件下生长羽化后的粘虫定向行为具有显著差异 ($F_{1,115}=8.4136$, $P=0.004463$)，但均表现为偏北飞行。因此推测，粘虫的生长环境固然对粘虫的迁飞定向能力产生了影响，但其作为迁飞定向判断的地磁场没有改变，仍然可以依据地磁场进行导航迁飞。公主岭及南京群体的粘虫在正常地磁场条件下，群体表现为显著的双侧定向（高月波等，2014），其中一侧即是偏西北方向，由于试验装置有所不同，总体结果并不相同，但仍具有共同

表 2 近零磁场饲养的粘虫在不同磁场条件下的定向行为数据汇总
Table 2 Data of orientation behavior in different magnetic fields of *Mythimna separata* raised under near-zero magnetic field

处理 Treatment	定向角度 (α) Mean angle ($^{\circ}$)	群体共定向向量长度 (r) Vector length of cohort common orientation	测试虫数 (N) Total number	P 值 P -value
正常地磁场 Geomagnetic field	76.82	0.72	58	<0.001
雌 Female	90.57	0.70	32	<0.001
雄 Male	59.62	0.76	26	<0.001
垂直平面分量倒转地磁场 Vertical variable reversed	- 12.61	0.06	55	0.863
雌 Female	- 4.59	0.18	32	0.461 4
雄 Male	36.11	0.22	23	0.447 9
近零磁场 Near-Zero magnetic field	- 16.62	0.31	56	0.102 7
雌 Female	- 29.81	0.26	32	0.156 8
雄 Male	0.29	0.18	24	0.508 2

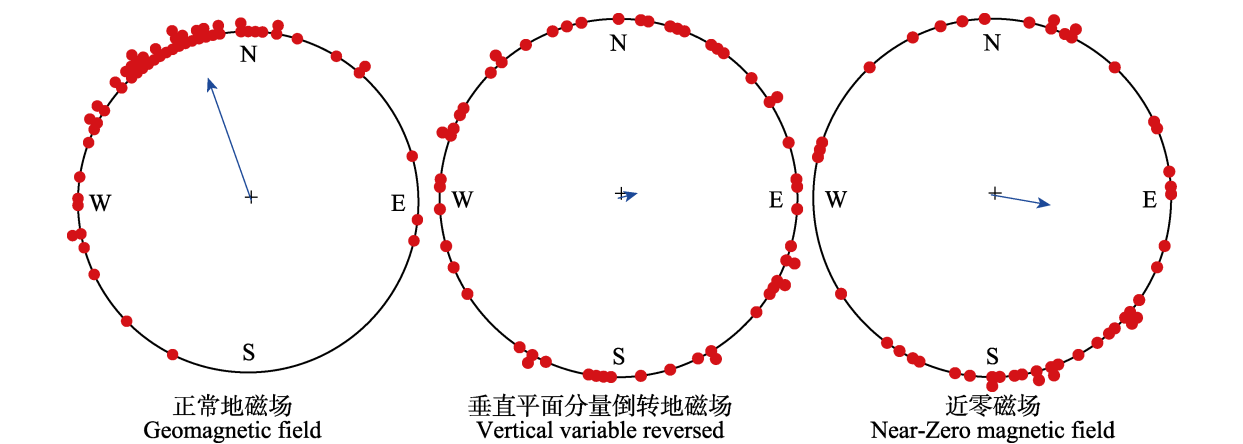


图 4 近零磁场条件下饲养的粘虫在不同磁场中的共同定向行为
Fig. 4 Orientation behavior in different magnetic fields of *Mythimna separata* raised under near-zero magnetic field

的偏西北方向。

3.2 近零磁场及磁场磁倾角的变化对粘虫定向行为的影响

近零磁场条件下,粘虫群体定向行为发生了显著变化,粘虫群体共同定向行为消失,正常地磁场和近零磁场条件下饲养的粘虫均如此,正常地磁场条件下和近零磁场条件下生长羽化后的粘虫定向行为无显著差异 ($F_{1,109}=0.425\ 83$, $P=0.515\ 4$)。因此说明,磁场是粘虫的迁飞定向的重要参考因素之一。鸟类的磁场定向行为也受到磁场强度的影响,欧亚鸽居住在磁场范围约 46 000 nT 的环境中,当环境中磁场范围低于

34 000 nT 或高于 60 000 nT 时会失去定向能力,这说明其定向导航受到磁场强度的影响 (Wiltschko and Wiltschko, 1996)。

在垂直平面分量倒转的地磁场条件,即磁场磁倾角发生变化条件下,粘虫群体共同定向行为消失,正常地磁场和近零磁场条件下饲养的粘虫均如此,正常地磁场条件和近零磁场条件下生长羽化后的粘虫定向行为无显著差异 ($F_{1,99}=0.814\ 58$, $P=0.369$)。以上表明,在地磁场的垂直平面分量发生翻转,即磁倾角变为负值后,粘虫群体定向行为相对于正常地磁场条件下的定向行为变化非常大,因此推测粘虫能够感知磁倾

角的改变,磁倾角对粘虫迁飞定向行为具有很重要的影响。然而磁场的水平分量翻转后,粘虫的定向行为并未发生显著变化(高月波等,2014)。当地磁场水平分量翻转或偏移后,鸟类的定向方向会随之发生改变(Wiltschko and Wiltschko, 1996),当磁场极性变化时,蝶类的定向方向也会发生相应的变化(Srygley *et al.*, 2006)。因此推测为粘虫能够感知磁倾角的改变,与磁场水平极性的变化可能不相关,受磁场磁倾角的影响较大。

3.3 夜间迁飞性昆虫利用磁场定向的可能机制

本试验中,粘虫的定向行为明显受到近零磁场和垂直平面分量翻转地磁场,即磁倾角的影响,群体共同定向行为消失,说明粘虫对磁场是有感应的,这也为夜间迁飞性昆虫利用磁场变化来迁飞定向提供了一定的基础。由于粘虫对磁场磁倾角的变化有感知,推测其可能具有类似的磁倾角罗盘定向机制。

鸟类,海龟,鱼类以及两栖动物都可以利用地磁极性或者磁倾角来判断方向(Wiltschko and Wiltschko, 1996, 1972)以及利用地磁场的各个参数来判断自身所在位置。鸟类、海龟以及两栖动物在利用地磁场定向的同时会依赖光感受(Phillips and Borland, 1992; Lohmann and Lohmann, 1993; Cochran *et al.*, 2004)。鸟类在一定波长范围的绿光下才能准确定向,在黄光下却非常迅速地失去定向能力(王毅男等, 2005)。日间迁飞性蝶类,例如帝王蝶,在天气晴朗的情况下会采用时间补偿的太阳罗盘定向,而在阴天时可能会参考光依赖的地磁场来判断方向(Bazylinski and Frankel, 2004; Solov'yov *et al.*, 2014)。然而夜间迁飞性昆虫在阴沉的黑夜能否通过月亮或其他星系来辅助定向仍是未知。

同时对于没有迁飞定向经验的生物个体,基于罗盘的矢量方向来进行定向是最有可能的机制(Mouritsen *et al.*, 2013; Holland, 2014)。珊瑚礁鱼的幼虫会利用磁罗盘来首次定位到珊瑚礁附近(Mouritsen, 2013),帝王蝶在迁飞到新的栖息地的过程中,至少要繁殖3到5代才会到达,每一代都需要根据基因遗传信息以及对自身

环境的判断来进行导航定向(Brower, 1996),同样粘虫迁飞回迁的都是下一代个体,不存在一些鸟类具有通过多次往返迁徙累积而获得的定向导航经验,因此,鸟类的磁场定向与迁飞性昆虫的定向机制可能存在差异,首次进行迁飞的昆虫相比鸟类可能具有相对简单的定向机制(Mouritsen, 2018),夜间远距离迁飞性昆虫利用磁场迁飞定向的机制需要更进一步的深入研究。

致谢:中国科学院电工研究所吴建琦老师和于阳老师帮助设计并安装磁场发生装置,谨致谢忱!

参考文献 (References)

- Baker RR, 1987. Integrated use of moon and magnetic compasses by the heart-and-dart moth, *agrotis exclamatoris*. *Animal Behaviour*, 35(1): 94–101.
- Baker RR, Mather JG, 1982. Magnetic compass sense in the large yellow underwing moth, *Noctua pronuba*. *Animal Behaviour*, 30(2): 543–548.
- Bazylinski DA, Frankel RB, 2004. Magnetosome formation in prokaryotes. *Nature Reviews Microbiology*, 2(3): 217–30.
- Brower L, 1996. Monarch butterfly orientation: missing pieces of a magnificent puzzle. *Journal of Experimental Biology*, 199(1): 93–103.
- Chapman J, Reynolds D, Mouritsen H, Hill J, Riley J, Sivell DA, Smith A, Woiwod L, 2008. Wind selection and drift compensation optimize migratory pathways in a high-flying moth. *Current Biology*, 18(7): 514–518.
- Cochran WW, Mouritsen H, Wikelski M, 2004. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science*, 304(5669): 405–408.
- Dingle H, 1996. Migration: The biology of life on the move. *Quarterly Review of Biology*, 101(6): 2222–2223.
- Etheredge JA, Perez SM, Taylor OR, Jander R, 1999. Monarch butterflies (*danaus plexippus* l.) use a magnetic compass for navigation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(24): 13845–13846.
- Feng HQ, 2003. Community aloft and radar observations of seasonal migration of insects in northern China. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Institute of Plant Protection. [封洪强, 2003. 华北地区空中昆虫群落及昆虫季节性迁移的雷达观测. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院植物保护研究所.]
- Gao YB, Hu G, Zhai BP, 2014. The effect of converted magnetic

- fields on orientation behavior of armyworm moths *Mythimna separata* (Walker). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(4): 899–905. [高月波, 胡高, 翟保平, 2014. 磁场变化对粘虫飞行定向行为的影响. *应用昆虫学报*, 51(4): 899–905.]
- Gao YB, Zhai BP, 2010. Advances in research on insect orientation mechanism. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 47(6): 1055–1065. [高月波, 翟保平, 2010. 昆虫定向机制研究进展. *应用昆虫学报*, 47(6): 1055–1065.]
- Holland RA, 2014. True navigation in birds: from quantum physics to global migration. *Journal of Zoology*, 293(1): 1–15.
- Jander R, 1963. Insect orientation. *Entomology*, 8(8): 95–114.
- Kennedy JS, 1951. The migration of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) i. the behaviour of swarms. ii. a theory of long-range migrations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 235(625): 163.
- Li GB, Wang HX, Hu WX, 1964. Seasonal migration of armyworms and hypothesis and label recovery test. *Journal of Plant Protection*, 3(2): 101–110. [李光博, 王恒祥, 胡文绣, 1964. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验. *植物保护学报*, 3(2): 101–110.]
- Lohmann KJ, Lohmann C, 1993. A light-independent magnetic compass in the leatherback sea turtle. *Biological Bulletin*, 185(1): 149–151.
- Luo LZ, Jiang SY, 2012. Artificial feed of armyworm, preparation method and feeding method. (CN101856085B). [罗礼智, 蒋善军, 2012. 一种粘虫的人工饲料, 其制备方法及其饲养方法. (CN101856085B).]
- Mouritsen H, 2013. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature*, 558(7708): 50–59.
- Mouritsen H, Atema J, Kingsford MJ, Gerlach G, 2013. Sun compass orientation helps coral reef fish larvae return to their natal reef. *PLoS ONE*, 8(6): e66039.
- Oliveir EG, Srygley RB, Dudley R, 1998. Do neotropical migrant butterflies navigate using a solar compass? *Journal of Experimental Biology*, 201(24): 3317–3331.
- Perez SM, Taylor OR, Jander R, 1997. A sun compass in monarch butterflies. *Nature*, 387(6628): 29.
- Peter B, 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich*, 70(1): 1–11.
- Phillips JB, Borland SC, 1992. Behavioural evidence for use of a light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate. *Nature*, 359(6391): 142–144.
- Riley JR, Krueger U, Addison CM, Gewecke M, 1988. Visual detection of wind-drift by high-flying insects at night: a laboratory study. *Journal of Comparative Physiology A*, 162(6): 793–798.
- Solov'yov I, Hore PJ, Ritz T, Schulten K, 2014. Quantum Effects in Biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 218–236.
- Srygley RB, 2001. Compensation for fluctuations in crosswind drift without stationary landmarks in butterflies migrating over seas. *Animal Behaviour*, 61(1): 191–203.
- Srygley RB, Dudley R, Oliveira EG, Riveros AJ, 2006. Experimental evidence for a magnetic sense in neotropical migrating butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Animal Behaviour*, 71(1): 183–191.
- Srygley RB, Oliveira EG, 2001. Sun compass and wind drift compensation in migrating butterflies. *Journal of Navigation*, 54(3): 405–417.
- Srygley RB, Oliveira EG, Dudley R, 1996. Wind drift compensation, flyways, and conservation of diurnal, migrant neotropical lepidoptera. *Proceedings of the Royal Society of London*, 263(37): 1351–1357.
- Tang JH, Luo LZ, Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, 2016. Medium and small insect flight orientation simulation device (CN205071928U). [唐继洪, 罗礼智, 江幸福, 张蕾, 程云霞, 2016. 一种中小型昆虫飞行定向模拟装置. 发明专利(CN205071928U).]
- Urquhart F, 1960. The monarch butterfly. *Quarterly Review of Biology*, 114(2951): 75–76.
- Wang YN, Pan YX, Tian XL, Liang B, Zhang SY, 2005. Development of biomagnetism in avian orientation. *Chinese Journal of Zoology*, 40(5): 119–123. [王毅男, 潘永信, 田兰香, 梁冰, 张树义, 2005. 生物磁学在鸟类定向研究中的进展. *动物学杂志*, 40(5): 119–123.]
- Wikelski M, Moskowicz D, Adelman JS, Cochran J, Wilcove DS, May ML, 2006. Simple rules guide dragonfly migration. *Biol. Lett.*, 2(3): 325–329.
- Wiltschko W, Wiltschko R, 1996. Magnetic orientation in birds. *J. Exp. Biol.*, 199(1): 29–38.
- Wiltschko W, Wiltschko R, 1972. Magnetic compass of European robins. *Science*, 176(4030): 62–64.
- Zhai BP, 1999. Tracking angels: 30 Years of radar entomology. *Acta Entomologica Sinica*, 42 (3): 315–326. [翟保平, 1999. 追踪天使: 雷达昆虫学 30 年. *昆虫学报*, 42 (3): 315–326.]
- Zhai BP, 2005. What does insect radar let us see? *Chinese Bulletin of Entomology*, 42 (2): 217–226. [翟保平, 2005. 昆虫雷达让我们看到了什么? *昆虫知识*, 42 (2): 217–226.]