

粘虫蛾体内磁性颗粒初探*

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

(1. 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 100094;

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 【目的】磁性颗粒是一些生物感知地磁场变化的重要物质, 也是夜间远距离迁飞昆虫地磁定向的重要机制之一。本研究以迁飞性害虫粘虫蛾 *Mythimna separata* 为研究对象, 对其体内潜在磁性颗粒进行检测。【方法】利用超导量子磁强计 SQUID 初步检测粘虫成虫体内的磁性颗粒, 并将经普鲁士蓝染色后的虫体石蜡切片于正置 BX61 研究级显微镜下观察磁性颗粒的分布状况。【结果】SQUID 检测发现, 相比于头部的磁滞曲线, 粘虫腹部具有微弱的磁性, 推测粘虫腹部可能具有磁性颗粒。进一步经显微镜观察表明, 虫体腹部有明显的普鲁士蓝染色沉淀, 证明粘虫蛾腹部存在铁磁性颗粒物质。【结论】粘虫蛾腹部可能是其感应地磁场变化以及地磁定向的重要部位。

关键词 粘虫; 迁飞定向; 磁性颗粒; 超导量子磁强计; 普鲁士蓝染色

Preliminary detection of magnetic particles in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker)

XIE Dian-Jie^{1**} WANG Wei-Hong^{2**} ZHANG Lei¹ CHENG Yun-Xia¹
PAN Wei-Dong² JIANG Xing-Fu^{1***}

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China; 2. Beijing Key Laboratory of Bioelectromagnetics, Institute of Electrical Engineering, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China)

Abstract 【Objectives】Magnetic particles are important for some organisms to sense changes in the geomagnetic field. They are also one of the important geomagnetic orientation mechanisms used by insects during long distance nocturnal migration. In this study, the locations of magnetic particles in adult oriental armyworms, *Mythimna separata*, a nocturnal migratory insect pest in China, were identified. 【Methods】SQUID was used to detect magnetic particles in the heads and abdomens of adult *M. separata*, and a standard BX61 microscope and Prussian blue stain were used to observe the distribution of magnetic particles in the abdomen. 【Results】The abdomen was weakly magnetic relative to the hysteresis loop in the head, indicating that there may be magnetic particles in the abdomen of adult *M. separata*. Furthermore, microscopic observation revealed obvious Prussian blue precipitation in the abdomen. These results demonstrate that there are ferromagnetic particles in the abdomen of adult *M. separata*. 【Conclusion】The adult abdomen could be important for sensing the geomagnetic field and for geomagnetic orientation in this species.

Key words *Mythimna separata*; migratory orientation; magnetic particles; superconducting quantum interference device (SQUID); prussian blue staining

迁飞行为是昆虫长期适应环境变化、保证种群繁衍和延续而进化出的一种生存对策

(Southwood, 1962)。蝴蝶、蛾类、蝗虫等昆虫会采取季节性聚集迁徙, 飞行数千公里到达最终

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2017YFD0201701, 2017YFD0201802); 国家绿肥产业技术体系 (CARS-22); 国家自然科学基金 (31672019, 31871951, 31870367)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: 365164184@qq.com; 2213255114@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: xfjiang@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2020-08-10; 接受日期 Accepted: 2020-12-24

的目的地 (Kennedy, 1951; Urquhart, 1987; Wikelski, 2006)。在远距离迁飞过程中, 昆虫可以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现象称为昆虫的定向 (Jander, 1963), 迁飞性昆虫可以在大尺度范围内完成定向飞行行为 (翟保平, 1999)。许多农业害虫都具有远距离迁飞习性, 如粘虫 *Mythimna separata*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*、褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、小地老虎 *Agrotis ypsilon* 等, 然而其定向机制尚未完全明确。大量研究证明, 昆虫可能的迁飞定向机制包括太阳罗盘定向 (Oliveira *et al.*, 1998)、星空标志定向 (Wehner, 1984)、偏振光定向、侧风漂移补偿 (Preiss and Gewecke, 1991) 和地磁定向 (Banks and Srygley, 2003) 等。目前, 对夜间迁飞昆虫定向机制的研究表明, 夜间迁飞昆虫最可能利用的定向信号是地磁场 (Chapman *et al.*, 2011)。磁场的方向信息和强度都有可能使昆虫能够保持一个恒定的航向或确定虫体相对于目的地的地理位置 (Lohmann *et al.*, 2007)。目前, 磁定向有两种不同的理论机制, 即磁铁矿机制和光依赖化学机制 (Ritz, 2000; Kirschvink *et al.*, 2001)。基于磁性颗粒的磁感受假说是由 Kirschvink 等 (2001) 提出, 认为鸟类磁导航的机理是磁铁矿晶体的磁化作用。鸟类磁定向导航系统的主要组分是微小磁铁矿晶体颗粒 (Fleissner *et al.*, 2007), 在磁场条件下会被磁化, 可以沿着外加磁场磁力线的方向统一而整齐地排列, 进一步影响细胞膜上各种离子通道的开放和关闭状态, 从而产生相应的细胞膜电位变化 (Kirschvink *et al.*, 2001), 不同程度地影响到细胞膜下游的信号传递通路, 把当地磁场的各种信息分别传送到中枢神经系统 (Hanzlik *et al.*, 2000)。该假说需要具备一定的前提才能成立, 即生物体内必须具有充足的磁铁矿晶体结构, 并且其具有一定的神经通路来与大脑产生联系。磁性物质最早在石鳖 *Polyplacophora* 中被发现 (Lowenstam, 1967), 之后在趋磁细菌中也发现有磁性物质存在 (Blakemore, 1975)。Beason 和 Nichols (1984)

提出食米鸟 *Dolichonyx oryzivorus* 的筛窦部位 (鼻腔到眼眶的区域) 含有丰富的磁性颗粒, 而且筛窦内磁性颗粒含量足以对地磁场的微小变化产生感应 (Beason and Brennan, 1986)。随后在鸽子的喙部也有发现 (Hanzlik *et al.*, 2000; Fleissner *et al.*, 2003)。这些纳米磁颗粒以单畴或超顺磁晶体的形式存在, 分布于神经末梢密集区域, 并与三叉神经相连, 该分布方式恰好与一个感受器官所应具备的特征一致, 其它物种中也发现了类似的磁铁矿颗粒 (Winklhofer, 2006; Falkenberg *et al.*, 2010)。在迁飞型褐飞虱体内同样发现存在生物磁性颗粒, 为关于褐飞虱等昆虫的磁感受机制和迁飞行为的研究提供了很重要的参考价值 (Pan *et al.*, 2016)。

粘虫属鳞翅目, 夜蛾科, 为典型的远距离季节性迁飞害虫。粘虫迁飞距离最远可达 1 480 km (李光博等, 1964), 主要在亚洲、大洋洲发生为害。在我国, 除新疆外, 其他地区均发现粘虫危害。粘虫寄主种类多, 危害范围广, 会对我国水稻、小麦和玉米三大主粮作物造成严重危害, 同时也会对其他禾本科作物、牧草、经济作物和油料作物造成不同程度的损失 (江幸福等, 2014)。

迁飞是造成粘虫危害的重要因素, 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, 且这种定向迁飞的距离可达上千公里 (李光博, 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)。利用亥姆霍兹线圈模拟的不同磁场条件中, 粘虫的定向行为具有显著变化: 正常地磁场条件下, 粘虫成虫具有显著的群体定向行为。在强磁场和近零磁场中, 粘虫群体定向行为消失; 在水平分量翻转的地磁场中, 粘虫的飞行定向行为受到的影响不显著, 而在垂直平面分量翻转的地磁场环境中, 粘虫群体无明显共同定向行为, 这些均表明粘虫是可能利用地磁场来飞行定向的, 同时推测其可以感知到地磁场磁倾角的变化

(高月波等, 2014; Xu *et al.*, 2017; 王伟弘等, 2018)。这说明夜晚迁飞的粘虫迁飞定向与磁场关系密切, 但其感受磁场的机制还不十分清楚。因此, 研究粘虫体内是否具有磁性颗粒是探索其迁飞定向的磁定向机制的重要内容。本研究以重大迁飞性害虫粘虫为对象, 检测粘虫成虫体内的磁性颗粒, 以期对粘虫磁感受和地磁定向机制研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试粘虫

供试虫源采自田间, 并在实验室内连续多代繁殖。饲养条件: 相对湿度 70%±10%、温度 (24±1) °C、光周期 L:D=14:10。初孵幼虫置于 750 mL 的玻璃瓶 (高 14 cm, 直径 8 cm), 以 10 头/瓶的密度饲养。幼虫饲喂新鲜玉米叶, 并每日更换; 待幼虫停止取食后, 在玻璃瓶中加入含水量为 10%-15% 的土粒供其化蛹; 成虫羽化后, 将成虫放置入直径 8 cm, 高 20 cm 的塑料罩中饲养, 并喂食 5% 蜂蜜水, 每日更换。

1.2 样本制备

为避免粘虫通过食物获取铁元素而在腹部堆积, 根据 Hanzlik 等 (2000) 的方法, 将 2 日龄粘虫成虫提前 1 d 进行饥饿处理, 并排空体内的食物残渣。样本制备时, 首先去除昆虫的翅、足和表面鳞片避免对样本产生磁性污染; 为了避免外界因素导致铁污染, 使用非磁性刀片和镊子取成虫头部和腹部, 再将其分别放入无水乙醇中进行保存。此外, 在放入测量仪器的容器之前, 用非磁性工具按压腹部并用蒸馏水彻底清洗。由于昆虫样品的磁性弱, 我们通过使用每个样品剩磁小于 5×10^{-8} emu 的新样品容器, 将样品容器的任何磁性影响最小化。

1.3 磁滞回线检测

使用超导量子干涉磁力仪 (型号 MPMS-7, Quantum Design, 美国) 进行磁测量, 测量范围为 1×10^{-10} –0.3 Am², 绝对灵敏度为 1×10^{-10} Am

(磁场强度 0.8 mA/m) 和 5×10^{-10} Am (磁场强度 4.0 mA/m)。在 1.9–400 K 的温度范围内, 样品空间 $\Phi < 6 \text{ mm} \times 6 \text{ mm}$, 磁场范围为 ±4.8 mA/m。测量包括温度-退磁曲线 (T=10–300 K) 和磁滞回线 (T=10 K), 其中前者描述了从剩磁回退到零的过程, 后者描述了磁通密度或磁化强度与磁场强度之间的关系。将在 10 K 的 5 T 磁场中获得的饱和剩磁消磁, 并通过从 10 K 加热到 300 K 进行测量。在 T=10 K 的低温磁滞回线的测量时间为 ±3 T, 平均时间为 100 ms。

1.4 磁性颗粒定位检测

根据解春兰 (2011) 磁颗粒定位的方法, 取供试粘虫, 用 PBS 溶液冲洗去除其表面杂质; 切取粘虫成虫腹部, 用 8%-10% 甲醛溶液进行组织固定; 将处理好的虫体进行石蜡超薄切片, 经普鲁士蓝染色后于正置 BX61 研究级显微镜下观察, 进而对粘虫体内的磁性颗粒进行定位。

2 结果与分析

2.1 粘虫蛾体内磁性颗粒的温度退磁曲线和磁滞回线

使用超导量子干涉磁强计测量了粘虫成虫的头部和腹部的温度退磁曲线 (T=10–300 K) 和磁滞回线。粘虫成虫头部和腹部的温度退磁曲线在 T=220 K 时均没有检测到典型曲线 (图 1), 腹部的磁滞回线比较微弱但有闭合, 头部的磁滞回线无明显闭合 (图 2)。这表明粘虫成虫的头部无磁滞 (即矫顽力), 可能无磁性颗粒。然而, 相比于头部的磁滞曲线, 腹部可能具有微弱的磁性, 推测粘虫腹部更可能具有磁性颗粒。

2.2 粘虫成虫体内磁性颗粒的定位

生物体内的铁以铁蛋白、含铁血黄素或酸性磷酸酶等形式存在, 这些 Fe^{3+} 与亚铁氰化钾作用, 形成蓝色的亚铁氰化铁沉淀。观察经普鲁士蓝染色的粘虫成虫腹部石蜡超薄切片可以发现, 粘虫成虫腹部明显存在铁磁颗粒, 且呈点簇状分布。

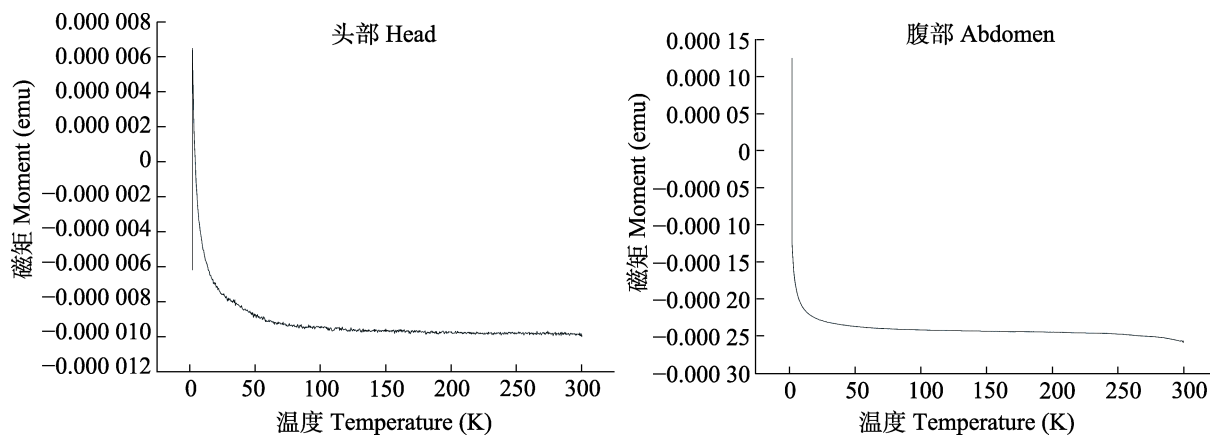


图 1 粘虫成虫头部和腹部的温度退磁曲线

Fig. 1 The temperature-demagnetization curves determined from the head and abdomen of the adult *Mythimna separata*

$$T(K)=273.15+t(^{\circ}C).$$

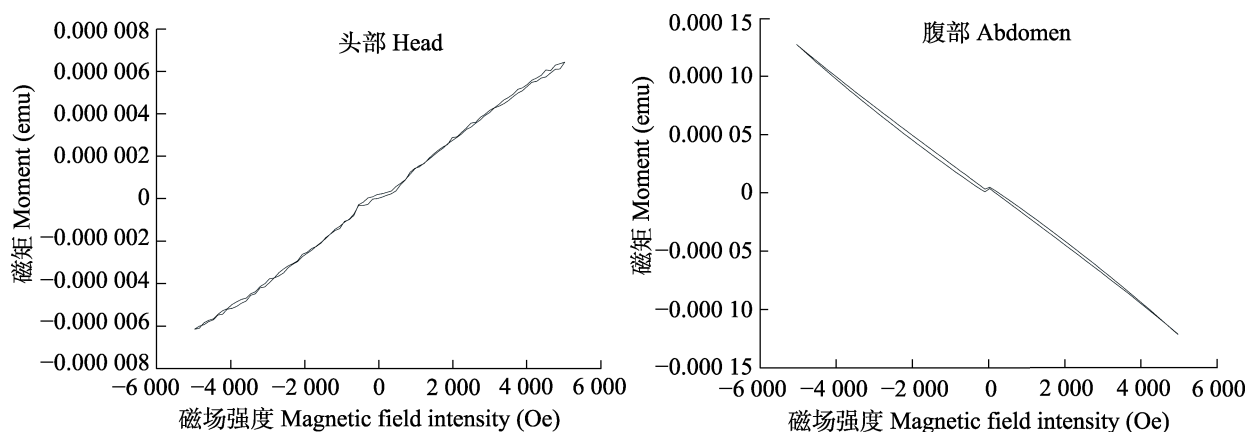


图 2 粘虫成虫头部和腹部的磁滞回线

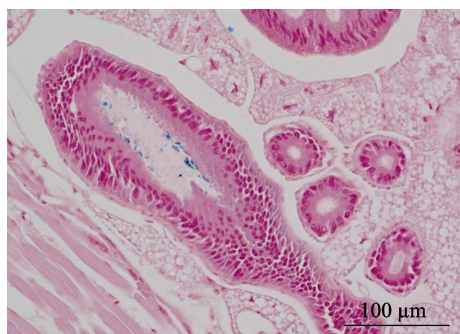
Fig. 2 The hysteresis loop determined from the head and abdomen of adult *Mythimna separata*

图 3 粘虫成虫腹部铁离子观察

Fig. 3 Observation of Fe ions in the abdomen of *Mythimna separata*

3 讨论

已有研究表明粘虫、棉铃虫和小地老虎 3 种

昆虫个体都有明显的定向行为,但只有粘虫存在群体共同定向行为,粘虫在模拟飞行过程中飞行时间最长并能很快朝向固定的方向飞行(施翔宇等, 2010)。目前,大量研究已经明确某些鸟类、两栖类动物(海龟)能够感知地磁场,并可以利用地磁定向导航,完成远距离的往返迁徙(Etheredge *et al.*, 1999; Kirschvink *et al.*, 2001)。在昆虫飞行定向行为研究方面,蜜蜂、蚂蚁、某些白天迁飞的蝶类(帝王蝶 *Danaus plexippus*, 黄沫粉蝶 *Aphrissa statira*)都有利用地磁定向的能力(Etheredge *et al.*, 1999; Srygley *et al.*, 2006), Gould 等(1978)也发现蜜蜂的腹部有对磁敏感物质,而且有规则地排列,推测其可能对感知磁场强度变化有一定影响。粘虫作为典型

的远距离迁飞夜蛾科昆虫, 迁飞行为发生在夜晚, 这种条件下可以利用的稳定的定向因子较少, 磁场成为其最可能利用的定向因子(高月波等, 2014)。本研究利用磁滞回线检测和普鲁士蓝染色的方法初步确定了粘虫腹部存在磁性颗粒。这为下一步进行地磁定向机制的研究奠定了基础。

Beason 和 Srygley (1984) 提出食米鸟的筛窦部位含有丰富的磁性颗粒, 而且筛窦内磁性颗粒含量足以对地磁场的微小变化产生感应(Beason and Brennan, 1986)。然而, 在 2012 年维也纳分子病理学研究所 Keays 所在的团队发现鸽子上喙部位的富铁细胞簇是巨噬细胞, 而并不是之前报道的磁感受神经元(Treiber *et al.*, 2012)。细胞超微结构显示这些细胞含有铁蛋白类似颗粒、铁颗粒、血铁黄素以及丝状伪足, 这些均是富铁巨噬细胞的亚细胞特征, 而且免疫组化结果表明这些细胞与主要组织相容性复合体 II 共定位, 后者标记的是包括巨噬细胞在内的抗原提呈细胞(Treiber *et al.*, 2012)。通过磁矩测量方法, 进一步证实假定的磁感受细胞内并无磁颗粒(Edelman *et al.*, 2015)。在迁飞型褐飞虱体内同样发现存在生物磁性颗粒, 大部分集中存在于腹部而非头胸部(Pan *et al.*, 2016), 这一结果与本试验中在粘虫腹部检测到微弱磁性的结果大致相同。

在生物体内磁铁矿颗粒有两种不同的呈现形式, 一种是有磁性的颗粒, 即 Fe_3O_4 , 而更多的是无磁性的颗粒, 即 Fe_2O_3 。这些无磁性的 Fe_2O_3 颗粒可以暂时被磁化, 用来放大磁场信号(Wiltschko *et al.*, 2011)。磁滞回线描述的是磁通密度或磁化强度与磁场强度的关系, 可直接反映磁性材料的磁性强弱。通过观察磁滞回线是否闭合可确定粘虫成虫体内磁性的强弱, 普鲁士蓝染色可以鉴别生物体内的 Fe^{3+} 。本研究通过这两种方法, 检测到粘虫腹部存在磁性颗粒, 但是其含量、分布范围、功能等还需要进行深入研究。同时, 如何将粘虫体内磁性物质和粘虫对地磁场的行为反应建立联系, 进一步证明粘虫定向飞行行为与磁场变化相关, 进而明确磁性颗粒在磁定

向中的作用机制是我们下一步需要研究的重点。运用生物物理学和分子生物学方法对粘虫体内磁性颗粒进行结构组成与靶标受体等分析, 对于明确粘虫体内磁性颗粒与其迁飞定向行为的关系将发挥重要作用。

参考文献 (References)

- Banks AN, Srygley RB, 2003. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants, *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 109(10): 835–846.
- Beason RC, Nichols JE, 1984. Magnetic orientation and magnetically sensitive material in a transequatorial migratory bird. *Nature*, 309(5964): 151–153.
- Beason RC, Brennan WJ, 1986. Natural and induced magnetization in the bobolink, *Dolichonyx oryzivorus* (Aves: Icteridae). *Journal of Experimental Biology*, 125: 49–56.
- Blakemore RP, 1975. Magnetotactic bacteria science. *Science*, 190(4212): 377–379.
- Chapman JW, Drake VA, Reynolds DR, 2011. Recent insights from radar studies of insect flight. *Annual Review of Entomology*, 56: 337–356.
- Edelman NB, Fritz T, Nimpf S, Pichler P, Lauwers M, Hickman RW, Artemis P, Ushakova L, Heuser T, Resch GP, Saunders M, Shaw JA, Keays DA, 2015. No evidence for intracellular magnetite in putative vertebrate magnetoreceptors identified by magnetic screening. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(1): 262–267.
- 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*, 96(24): 13845–13846.
- Falkenberg G, Fleissner G, Schuchardt K, Kuehbachner M, Thalau P, Mouritsen H, Heyers D, Wellenreuther G, Fleissner G, 2010. Avian magnetoreception: Elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *PLoS ONE*, 5(2): e9231.
- Feng HQ, 2003. Community aloft and radar observations of seasonal migration of insets in northern China. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [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.]
- Fleissner G, Holtkamp - Rötzler E, Hanzlik M, Winklhofer M, Fleissner G, Petersen N, Wiltschko W, 2003. Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *Journal of Comparative Neurology*, 458(4): 350–360.
- Fleissner G, Stahl B, Thalau P, Falkenberg G, Fleissner G, 2007. A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: Histological and physicochemical data from the upper beak of homing

- pigeons. *Naturwissenschaften*, 94(8): 631–642.
- 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.]
- Gould JL, Kirschvink JL, Deffeyes KS, 1978. Bees have magnetic remanence. *Science*, 201(4360): 1026–1028.
- Hanzlik M, Heunemann C, Holtkamp-Rötzler E, Winklhofer M, Petersen N, Fleissner G, 2000. Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biometals*, 13(4): 325–331.
- Jander R, 1963. Insect orientation. *Annual Review of Entomology*, 8(1): 95–114.
- Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ, 2014. Novel features, occurrence trends and economic impact of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1444–1449. [江幸福, 张蕾, 程云霞, 罗礼智, 2014. 我国粘虫发生危害新特点及趋势分析. *应用昆虫学报*, 51(6): 1444–1449.]
- 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, Series B, Biological Sciences*, 235(625): 163–290.
- Kirschvink JL, Walker MM, Diebel CE, 2001. Magnetite-based magnetoreception. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(4): 462–467.
- Lowenstam HA, 1967. Lepidocrocite, an apatite mineral, and magnetic in teeth of chitons (Polyplacophora). *Science*, 156(3780): 1373–1375.
- Li GB, Wang HX, Hu XW, 1964. The seasonal migration hypothesis and marker recovery test of *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *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 CMF, Putman NF, 2007. Magnetic maps in animals: Nature's GPS. *Journal of Experimental Biology*, 210(21): 3697–3705.
- Oliveira EG, Srygley RB, Dudley R, 1998. Do neotropical migrant butterflies navigate using a solar compass. *Journal of Experimental Biology*, 201(24): 3317–3331.
- Pan WD, Wan GJ, Xu JJ, Li XM, Liu YX, Qi LP, Chen FJ, 2016. Evidence for the presence of biogenic magnetic particles in the nocturnal migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Scientific Reports*, 6(1): 18771–18783.
- Preiss R, Gewecke M, 1991. Compensation of visually simulated wind drift in the swarming flight of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Journal of Experimental Biology*, 157(1): 461–481.
- Ritz T, Adem S, Schulten K, 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, 78(2): 707–718.
- Shi XY, Feng HQ, Liu ZF, Li JD, 2010. Comparative studies on orientation behaviors of *Mythimna separata*, *Helicoverpa armigera*, and *Agrotis ypsilon* in the laboratory. *Plant Protection*, 36(4): 60–63. [施翔宇, 封洪强, 刘中芳, 李建东, 2010. 实验条件下黏虫、棉铃虫和小地老虎的定向行为比较. *植物保护*, 36(4): 60–63.]
- Southwood TRE, 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Reviews*, 37(2): 171–211.
- 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.
- Treiber CD, Salzer MC, Riegler J, Edelman N, Sugar C, Breuss M, Pichler P, Cadiou H, Saunders M, Lythgoe M, Shaw J, Keays DA, 2012. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature*, 484(7394): 367–370.
- Urquhart FA, 1987. The monarch butterfly: International traveler. Chicago: Nelson-Hall. 479–481.
- Wang WH, Zhang L, Cheng YX, Pan WD, Jiang XF, 2018. Effect of magnetic fields on the orientation behavior of the oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(5): 794–801. [王伟弘, 张蕾, 程云霞, 潘卫东, 江幸福, 2018. 粘虫飞行定向行为与不同磁场环境的关系. *应用昆虫学报*, 55(5): 794–801.]
- Wehner R, 1984. Astronavigation in insects. *Annual Review of Entomology*, 29: 277–298.
- Wikelski M, Moskowicz D, Adelman JS, Cochran J, Wilcove DS, May ML, 2006. Simple rules guide dragonfly migration. *Biology Letters*, 2(3): 325–329.
- Winklhofer M, 2006. Magnetite-based magnetoreception in higher organisms//Schüler D(ed.). *Magnetoreception and Magnetosomes in Bacteria*. Heidelberg: Springer. 301–314.
- Wiltshko W, Wiltshko R, Ritz T, 2011. The mechanism of the avian magnetic compass. *Procedia Chemistry*, 3(1): 276–284.
- Xie CL, Li ZY, Sui H, Pan WD, Chen FJ, 2011. Detection of magnetic materials in adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(10): 1189–1193. [解春兰, 李志毅, 隋贺, 潘卫东, 陈法军, 2011. 褐飞虱成虫体内磁性物质检测. *昆虫学报*, 54(10): 1189–1193.]
- Xu JJ, Pan WD, Zhang YC, Li Y, Wan GJ, Chen FJ, Sword GA, 2017. Behavioral evidence for a magnetic sense in the oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Biology Open*, 6(3): 340–347.
- 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 have we seen by entomological radar? *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.]