

昆虫定向机制研究进展*

高月波^{1 2} 翟保平^{1 **}

(1. 南京农业大学昆虫学系 农业部病虫害监测与治理重点开放实验室 南京 210095;

2. 吉林省农业科学院植物保护研究所 公主岭 136100)

Progress in the mechanisms of insect orientation. GAO Yue-Bo^{1,2}, ZHAI Bao-Ping^{1**} (1. Department of Entomology, Key Laboratory of Pest Monitoring and Management of Chinese Ministry of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Science, Gongzhuling 136100, China)

Abstract This paper reviews progress in research on insect spatial orientation mechanisms. Many species of insects have the ability to undertake orientated dispersal or migration. To date, many experiments have been carried out to study the orientation behavior of some social and migratory insects. These indicate that insects may orientate by using a variety of information, including sun compass, magnetic compass, celestial compass, wind and landmark cues. The social insects achieve relatively precise navigation by integrating various orientation cues. Although it has been ascertained that diurnal migratory insects orientate using a time compensated sun compass, further research is needed to determine the orientation mechanisms of nocturnal migratory insects. To better forecast the movements of insect pests it is necessary to clarify their migratory mechanisms by determining their flight tracks and possible landing regions.

Key words insect orientation, compass orientation, wind orientation, landmark cues

摘 要 许多昆虫具有定向运动的行为。对部分社会性昆虫和迁飞性昆虫定向行为的大量研究已经初步阐明太阳、地磁场、天体、风及地面标志物等都可能成为昆虫返巢和迁飞定向的线索。社会性昆虫具有对不同定向线索进行整合而实现精确导航的能力。日间迁飞性昆虫利用时间补偿太阳罗盘进行定向的机制亦已明确,但夜间迁飞昆虫的定向机制尚需深入研究。迁飞性害虫定向机制的明确将有助于判断害虫迁飞路径及降落区域,为迁飞害虫的准确预测提供科学依据。本文对昆虫的定向机制研究进展进行了综述。

关键词 昆虫定向,罗盘定向,风定向,地面标志物

昆虫的定向是指昆虫借助内部和外部信号主动调整姿态及其空间位置的能力和行为^[1]。视觉、气味、声音、信息素和热源辐射等对昆虫近距离寻找食物、寄主和配偶等行为有着重要帮助^[2-5]。但许多昆虫能在大尺度范围内完成定向运动,其定向机制更加耐人寻味。到目前为止,昆虫定向行为的研究对象主要包括蜜蜂、蚂蚁等社会性昆虫和迁飞昆虫种类。蜜蜂 *Apis mellifera* 和沙漠蚁 *Cataglyphis fortis* 可以在较远的觅食场所和巢穴之间找到捷径,取食后又可以准确定位巢穴方向而直线返巢;大斑蝶 *Danaus plexippus* 每年秋季都会定向飞行数千公

里,从遥远的加拿大南部、美国东部向越冬地墨西哥中部迁飞。而随着试验技术的不断发展,诸如模拟各种飞行条件的室内飞行模拟器、高精度的视频、音频以及雷达等运动轨迹跟踪设备的出现,都可以对昆虫的运动轨迹进行监测,为分析昆虫的定向机制提供了可靠的手段^[6]。如借助昆虫雷达观测到了很多昆虫远距离定向

* 资助项目:国家自然科学基金项目(30871602);高校博士点基金项目(20070307032);国家973项目(2006CB102007)。

* 通讯作者,E-mail: bpzhai@njau.edu.cn

收稿日期:2010-07-15,修回日期:2010-07-31

迁飞的存在^[7](表1)。

相对于昆虫,迁徙鸟类的定向机制研究更深入一些。鸟类利用的定向信号包括太阳(偏振光)、天体和地磁场等,且不同定向信号间可相互整合,从而为鸟类飞行精确导航^[8,9]。鸟类定向机制的研究为昆虫定向研究提供了依据,但昆虫的神经系统较之脊椎动物的简单得多,昆虫到底是利用什么信号,又是如何利用这些信号来完成其定向运动呢?现就国内外该领域研究做以系统综述,以明确以上诸多问题。

表1 昆虫雷达观测到的部分定向迁飞的昆虫

观测年份	迁飞昆虫种类	观测地点	参考文献
1968	沙漠蝗 <i>Schistocerca gregaria</i>	尼日尔	[10]
1968	非洲迁粉蝶 <i>Catopsilia florella</i>	尼日尔	[10]
1971	苏丹疫蝗 <i>Aiolopus simulatrix</i>	苏丹	[10]
1973	枞色卷蛾 <i>Choristoneura fumifera</i>	加拿大	[10]
1980	布冈夜蛾 <i>Agrotis infusa</i>	澳大利亚	[11]
1982	塞内加尔小车蝗 <i>Oedaleus senegalensis</i>	肯尼亚	[12]
1983	澳洲疫蝗 <i>Chortoicetes terminifera</i>	澳大利亚	[13]
1979	非洲粘虫 <i>Spodoptera exempta</i>	肯尼亚	[14]
1986	东方粘虫 <i>Mythimna separata</i>	中国	[15]
1980	澳洲棉铃虫 <i>Heliothis punctigera</i>	澳大利亚	[16]
1984	蚜虫、寄生蜂、蝇类	美国	[17]
1985—1990	草地夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	墨西哥	[18]
1985—1990	美洲棉铃虫 <i>Helicoverpa zea</i>	墨西哥	[18]
2002	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	中国	[19]
2002	草地螟 <i>Loxostege sticticalis</i>	中国	[20]
2006	步甲 <i>Pseudoophonus griseus</i>	中国	[21]
2008	银纹夜蛾 <i>Autographa gamma</i>	英国	[22]

1 社会性昆虫的定向行为机制

1.1 蜜蜂的定向机制

太阳是蜜蜂觅食过程中利用的重要定向信号。Frisch 最先发现蜜蜂可以利用摇摆“8”字舞来告知其它同伴新蜜源的距离和方向^[23]。蜜蜂指示蜜源的方向主要借助太阳的方位来表达。蜜蜂首先爬行一个半圆,然后转入直线运动,直线运动与重力线的夹角代表蜜源与太阳的夹角。在直线运动过程中,蜜蜂的头部垂直向上时,表示蜜源方向与太阳方向一致;当头部垂直向下时,表示蜜源在太阳的相反方向;当直线运动在逆时针方向与重力线呈一定夹角时,表明蜜源在太阳左侧的相应位置;反之,表明蜜源在太阳的右侧。蜜蜂还利用舞动的节奏快慢(腹部的摇摆)来表达蜜源距离蜂巢的距离,爬行和舞动的速度越快表示距离越近。蜜蜂利用太阳进行定向是具有时间补偿特性的,太阳方位具有明显的日变化,蜜蜂可以根据不同的太

阳方位来调整舞动方向以达到准确表达蜜源方向的目的。在太阳不可见的阴天条件下,蜜蜂仍然可以借助舞动来指示同伴蜜源方向。在这一过程中,蜜蜂是利用透过云层的偏振光来感知来确定太阳方向的,蜜蜂复眼背侧的特化小眼区域(POL)是感受偏振光的关键区域^[24-27]。Riley 等人利用谐波雷达对蜜蜂的觅食行为进行了详细的研究,证实蜜蜂的确可以通过同伴摇摆舞来获得蜜源的方位信息,但信息是不精确的。在接近蜜源的地方,蜜蜂还要借助不停的慢飞搜索才能准确定位蜜源^[28]。

蜜蜂在觅食完成后会选择直线捷径返巢,这种返巢定向的机制是什么呢? Gould 提出了蜜蜂认知地图的导航概念,通过一条从蜂巢到取食点的特定路线来训练蜜蜂,随后将蜜蜂在另外一个陌生位置释放时,它们会沿着一条新的捷径直接到达取食地点;依此推测,蜜蜂的导航是利用了一种空间记忆,这是一种对环境显著位点之间几何关系的记忆,称之为认知地

图^[29]。这一概念的提出引发了昆虫导航认知地图有无的争论,因为多数试图验证 Gould 说法的试验都未获成功。蜜蜂在新的位置释放时,首先采取的是先前指向觅食地点的罗盘信号来定向,而不是通过捷径直接飞向目标。因此,多数人认为昆虫的认知地图不存在^[30]。Menzel 等对蜜蜂在每天的上午和下午分别进行 S_m 和 S_a 两个觅食点的训练,然后将蜜蜂分别在错误的时间在觅食点进行释放,即上午在 S_a 点下午在 S_m 点释放,释放后的蜜蜂都会直接飞回蜂巢;当将蜜蜂置于 S_a 和 S_m 之间的另一个觅食点 S_3 时,该释放点同时具有先前两点的共同特点,但又不完全相同,此时将蜜蜂在该点释放,仍会选择捷径直接飞回蜂巢。试验结果似乎证明了蜜蜂认知地图的存在,但 Menzel 等人认为其试验中蜜蜂的捷径选择是单向的(有指向蜂巢的证据没有指向觅食点的证据),进行释放点替换的蜜蜂都来自蜂巢而没有来自觅食点,因此试验的结果还不足以证明蜜蜂导航过程中认知地图的存在^[31]。Menzel 等又利用谐波雷达对发生位置替换的蜜蜂的飞行路径进行了全程跟踪,供试的蜜蜂包括拥有取食经历的经验蜂和通过经验蜂摇摆舞确定取食地点的新觅食蜂。这些蜜蜂分别在离开蜂巢和取食点时被捕获,然后在一个陌生的地方被同时释放,这些蜜蜂首先按照它们在被捕获点或通过摇摆舞学习到的路线进行直线飞行,然后经历一个不断变向、慢飞搜索的过程来获得自己的方位,最后迅速的直线飞回巢穴或取食点然后直线返回巢穴;这些直线归巢飞行行为会在蜂巢周围的任何地方完成,也会在蜂巢和取食点已经超出蜜蜂视野范围的地方发生。蜜蜂的这些表现满足了蜜蜂具有类似地图记忆的两个基本条件,即蜜蜂可以在其所熟悉的任意地点建立航线,并且至少可以对两个目标进行选择。这一发现表明蜜蜂导航过程中存在丰富的、类似地图的空间记忆能力^[32]。可以肯定,蜜蜂是借助对蜂巢附近地面标志物及记忆来完成直线返巢的。

磁场变化对蜜蜂的定向及其它生命活动也

具有明显影响。试验证据包括:(1)在蜜蜂的摇摆舞中,利用直线运动方向和重力线之间的夹角来表达的蜜源方向存在明显误差的。将地磁场取消后,这种表达上的误差也会消失;(2)将巢脾水平放置,使蜜蜂只能在水平面上进行摇摆舞时,此时的重力信号消失,部分蜜蜂停止舞蹈,另外继续舞蹈的蜜蜂所指示的方向信息也是混乱的。几周后,蜜蜂可以按照磁场方向进行摇摆舞来指示方向,当取消磁场后这种新的定向行为消失;(3)当蜂群被放置在一个空的、没有其它定向信号的圆柱形空间内时,蜂群会建造一个与原蜂巢磁场方向一致的新蜂巢;(4)在没有其它外部信号条件下,蜜蜂可以根据磁场的日变化来建立自身的生命节律。当施以强磁场时,蜜蜂的生命节律被打乱。蜜蜂对磁场变化的感知与蜜蜂前腹位置上分布的磁性物质有关^[33,34]。

1.2 蚂蚁的定向机制

蚂蚁和蜜蜂一样都是以巢穴为中心的社会性昆虫。工蚁在外出觅食后与其巢穴的空间位置失去联系,它们同样需要某些导航措施才能完成捷径返巢。有些蚂蚁,如收获蚁 *Pogonomyrmex badius* 可以在觅食途中释放信息素,从而为同伴引路,但这种嗅觉信号不包含方向信息,因此它们主要借助视觉地标来完成返巢行为^[35,36]。有些蚂蚁可以利用太阳进行定向,而偏振光是它们确定太阳方位的最重要信号^[37,38]。在太阳完全被云层遮盖、无偏振光可利用的情况下,蚂蚁也可以利用磁场进行定向^[39]。在多种蚁类体内检测到磁性物质,这也为蚂蚁的磁场定向提供了直接证据^[40~44]。另外,研究发现沙漠蚁还可以将风作为其定向信号,它们可以将嗅觉和风向结合起来寻找到食物^[45,46];铺道蚁 *Tetramorium caespitum* 则可以借助非偏振光源的指引捷径返巢^[47,48]。

1.3 社会性昆虫的定向导航策略

社会性昆虫可以借助路径整合和视觉地标等导航策略来完成其觅食及返巢行为^[49]。Darwin 很早就提出动物可能具有路径整合(时空推算 dead reckoning)能力^[50]。路径整合是

指动物可以通过它所经过的路径来计算巢穴的方向和距离,根据计算结果动物可选择一条直接回到起点的路线而不会沿原来的路线返回^[51]。路径整合也是社会性昆虫定向导航过程中采取的一个重要策略。这一过程中,方向和距离信息是前提。有些社会性昆虫在这个过程中依赖太阳罗盘(主要利用的是偏振光)来获得方向信息,如沙漠蚁只有在暴露于阳光下才能完成捷径返巢;但另外一些社会性昆虫则可以借助非偏振光源、磁场等信号来获得方向信息并完成路径整合。路径整合过程需要昆虫具有对即时位置的判断和对总体位置的记忆能力。由于路径整合经常发生错误,为了减少错误沙漠蚁有时会在寻找下一个食物源之前返回巢穴,将向量计算复位归零后再进行下一次觅食。在路径整合过程中,向量计算还需要准确的距离信息。蚂蚁主要通过行进过程中自身肌肉运动来感知距离长短,即保持恒定的速度和步长,并通过步伐来估算距离;蜜蜂则主要通过飞行过程中与周围景物的相对运动来估算距离^[52]。

社会性昆虫的视觉地标导航主要借助明显的地面标志物。通过运动过程中对显著标志物的空间记忆来确定其整个路径中的各部分向量,也称局部向量;而通过路径整合获得的向量称为整体向量^[49]。多数社会性昆虫会根据具体情况采取不同的定向导航策略。在没有可利用地面标志物的情况下,社会性昆虫通常会利用路径整合的方法,即利用整体向量导航。但当昆虫对所处的环境非常熟悉并且有明确的地面标志物可以为其提供信号时,昆虫会首先利用局部向量而忽略整体向量;当利用局部向量无法到达目标时,昆虫还会重新启用整体向量导航^[53]。地面标志物对蚂蚁来说可以作为路标,当蚂蚁发现该路标时会触发其完成下一个动作而不是告诉它现在处于什么具体位置,蚂蚁导航过程中通常将整体向量和局部向量分离开来。但对于蜜蜂来说,地面标志物的作用是将整个路径分成不同的段,并按照一定的次序连接起来。蜜蜂将通过记忆地面标志物与方向

和距离的关系,从而指引其向下一个标志物飞行。蜜蜂还可以将来自于太阳罗盘和地面标志物的视觉信号结合起来构成一个综合的导航信号^[54],借此实现精确导航^[55-57]。完全黑暗条件下对黄蜂 *Bombus impatiens* 的定向行为观察发现,黄蜂可以在巢穴较近的区域内(1.5 m)通过爬行来觅食,此时没有视觉线索可以利用,黄蜂无法进行路径整合,但是它们拥有另外的定向策略:首先利用气味来进行定向,当气味也被去除后黄蜂仍然可以准确的计算蜂巢和取食地点距离;当取食地点的位置人为变动后,黄蜂还会按照训练过程中的取食地点进行定向。研究人员推断黄蜂的距离估算可能是通过对爬行步伐的记数来完成的,而定向依靠的则是地磁场^[58]。

2 迁飞性昆虫的定向行为

迁飞性昆虫通常指具有远距离迁飞习性的昆虫种类,它们可以飞行数以千里到达新的栖息地繁衍生息,如褐飞虱、白背飞虱、稻纵卷叶螟、大斑蝶、粘虫、小地老虎、草地螟、棉铃虫、蝗虫等许多农业害虫都具有远距离迁飞的习性。大量昆虫雷达观测结果表明,迁飞性昆虫的单次飞行距离和时间要远远超过蜜蜂等一些仅作近距离飞行的昆虫;更引人注目的是,这些昆虫能在如此大尺度的迁飞进程中进行空中定向。迁飞昆虫的空中定向往往表现为顺风定向和侧风定向,或无论风向如何其头向始终朝向同一地理方位^[59]。

2.1 蝶类的迁飞定向机制

2.1.1 太阳罗盘定向 Dingle 认为如果昆虫飞行中找不到地面标志物,并且地形和风场条件也在不断变化的情况下,它们只能利用太阳或磁场等罗盘信号来定向^[60]。Perez 等对美国堪萨斯州秋季南迁的大斑蝶的定向机制进行过研究,在实验室内对其生物钟进行延后 6 h 调整(即处理组)以验证该蝴蝶利用时间补偿太阳罗盘进行定向。试验设虚拟对照组(捕捉回试验室但未进行生物钟调整的蝴蝶)和自然对照组,通过手持罗盘对释放蝴蝶飞行方向持

续 15 s 的记录结果统计发现,处理组平均定向分别与虚拟对照和自然对照组顺时针偏移 75° 和 85° ,而虚拟对照组和自然对照组定向无明显差异,从而证明大斑蝶利用时间补偿太阳罗盘进行定向。试验还发现即使在阴天无天体信号可利用的情况下,大斑蝶仍能向南-西南定向飞行,因此推断该蝴蝶还可能利用其他信号来导航,例如地磁场等^[61]。随后 Oliveira 等人对 2 种迁飞性热带蝴蝶黄沫粉蝶 *Aphrissa statira* 和大黄蝶 *Phoebis argante* 的太阳罗盘定向行为进行研究,试验在充分考虑风和人为影响的前提下肯定了 Perez 的结论,这 2 种蝴蝶同样会利用时间补偿的太阳罗盘来定向^[62]。

是否蝴蝶和蜜蜂、沙漠蚁等一样可以利用偏振光定向呢? Reppert 等人利用室外飞行模拟器证明,偏振光角度的变化会影响大斑蝶飞行方向的改变。将大斑蝶置入桶形的飞行模拟器中,使其只能通过 80° 的视角看到天空,并使太阳不在其视野范围内,此时大斑蝶能利用时间补偿太阳罗盘来定向;当在试虫上方放置一线形偏振光片并旋转改变偏振方向时,试虫表现为与偏振方向变化一致的定向,而且大斑蝶具有感受偏振光的视觉构造(dorsal rim area, DRA),因此认为大斑蝶对偏振光的感知力为其在复杂的大气环境下准确导航^[63]。与此同时,Stalleicken 等人也对大斑蝶的偏振光定向行为进行了研究,但试验结果却不支持偏振光罗盘定向的说法,将试虫的空中视野设置为 120° ,并使太阳在其视野范围内时,大斑蝶表现出明显的定向飞行行为;当将其视野角调节为 44° 时,太阳又不在其视野范围内时大斑蝶的定向行为消失。以上试验结果说明大斑蝶不能从自然的偏振光中获得时间补偿罗盘的方向信息。将大斑蝶感知偏振光的复眼 DRA 区域用涂料遮蔽并调节其生物钟,大斑蝶在太阳可见的条件下仍能采取时间补偿太阳罗盘定向;只有少数试虫在偏振光方向发生改变时定向会发生变化,而且这种定向只保持很短的时间就会重新回到原来的定向方位。因此,认为偏振光可能只是大斑蝶一种偏好信号而非定向信号。

依此结果,认为偏振光不是时间补偿太阳罗盘所必需的,而太阳本身或光强、光谱梯度才是迁飞个体的主要定向信号^[64]。

2.1.2 磁场定向 时间补偿的太阳罗盘定向已经被公认为是迁飞性蝶类的定向机制之一,而当太阳完全被云层遮盖时如阴天,这些蝶类是否会利用磁场来进行定向? Etheredge 等将大斑蝶置于无磁场、正常磁场和反向磁场 3 种条件下观测其飞行定向行为,发现在无磁场情况下,大斑蝶不表现群体定向;而正常磁场条件下表现为定向西南;当将磁场反转时,大斑蝶则定向于东北。以上试验结果证明了大斑蝶可以利用磁场来进行导航^[65]。同年, Perez 等提出的经强磁场处理后的大斑蝶会失去定向能力的现象,支持了 Etheredge 等人的磁场定向观点^[66]。但是 Etheredge 等人没能在后续试验中获得重复其关于磁场定向的试验结果,最初的试验结果是由于蝴蝶对观察者衣服的反射光的趋性而造成的。

Mouritsen 和 Frost 利用模拟飞行器对悬系大斑蝶的定向行为进行研究,发现,调节生物钟后的迁飞大斑蝶定向发生改变并与前人所做过的时间补偿太阳罗盘定向试验结果相吻合,但在验证磁场对蝴蝶定向影响的试验中却得到了否定的结果:大斑蝶在自然磁场、模拟阴天情况下表现为随机定向,在磁场方向旋转过程中,大斑蝶没有表现出定向的改变,因此将这种现象解释为阴天情况下大斑蝶可能利用透过云层的偏振光定向,而认为大斑蝶磁场定向的结论是错误的^[67]。

Srygley 等将飞越巴拿马加通湖上的黄沫粉蝶作为研究对象进行磁场定向研究,首先在湖上捕捉正在迁飞的蝴蝶并记录其迁飞方向,将捕捉的蝴蝶分别进行强磁场处理组和对照组(正常磁场处理),然后重新将它们在湖面释放并记录飞行方向,磁场处理过的蝴蝶表现为散乱模式,其定向均值相对自然迁飞方向逆时针偏转 160° ,而对照处理组的飞行方向却表现为完全相反的两个方向,分别为相对自然迁飞方向顺时针偏转 33° 和逆时针偏转 147° 。在阴天

条件(太阳完全被云层遮盖)释放时,对照处理组蝴蝶明显保持被捕获前的定向,分别是 187° 和 203° 。当在定向笼内(太阳罗盘不可见)将磁场方向反转时,经过磁场处理的蝴蝶在定向笼中表现为与自然迁飞方向平均 180° 的反转,而未处理对照组蝴蝶表现为与自然迁飞方向相同和相反2种定向。该试验在蝴蝶的捕捉、释放及数据分析等过程中充分考虑了风速、风向和人为因素,试验结果证明磁场罗盘定向是可能的^[68]。

2.1.3 地面标志物和侧风漂移补偿 日间迁飞的蝶类可利用地面标志物来调整头向,Srygley等曾经观察到黄沫粉蝶从加勒比海上空飞向一个小岛的现象,证明迁飞的蝴蝶可以在至少200 m的距离处察觉并利用地面标志物定向。侧风漂移补偿是指当昆虫想采取顺风飞行行为时,通常是以地面景物的相对运动方向作为是否顺风的参照,当体向与地面标志物的移动方向平行时,昆虫会认为自身在顺风飞行,因此当出现侧面风时,昆虫保持体向与地面标志物移动方向平行就会产生侧风漂移补偿现象。黄沫粉蝶可以在飞越1.5 km宽的湖面时进行侧风漂移补偿现象表明即使是波纹也可作为参照物。迁飞的蝴蝶利用时间补偿的太阳罗盘定向飞行同时也可以借助地面标志物对侧风漂移进行补偿,当不存在侧面风时飞行的轨迹方向与头向一致;但多数蝴蝶的飞行路线会受到侧面风的影响,它们会调整头向对侧风漂移进行补偿,补偿程度主要由风的强度和地面标志物的清晰度来决定,当风的强度不大而且地面标志物清晰可见时,飞越湖面的蝴蝶能够对侧风漂移充分补偿。当风速很大且无可见标志物利用时,蝴蝶对风漂移的补偿是不精确的,往往会出现过量补偿现象^[69-71]。

2.2 夜间高空迁飞虫群的飞行定向机制

昆虫雷达出现以前,多数人猜测夜间迁飞的高空虫群应该采取随机定向,因为昆虫的飞行速度很慢,其位移主要是由风来决定的,定向对迁飞性昆虫似乎没有明显的生态学意义。昆虫雷达的出现彻底否定了上述想法,雷达观测

结果证实,许多夜间迁飞的昆虫都具有共同定向行为(表1),即使是蚜虫、寄生蜂等个体很小的迁飞性昆虫也不会像灰尘和真菌孢子那样随风飘荡,而会选择主动借风飞行^[17,72]。通过昆虫扫描雷达观测可以直接获取高空迁飞的昆虫个体的运行轨迹、速度和方向,利用探空气球则可以获得高空风速和风向数据。空中虫群的运行速度是风速与其自身飞行速度的矢量和,利用这种方法可以计算空中虫群的定向方位;另外,昆虫体侧反射的电磁波能量要远远高于头尾,因此共同定向高空虫群的扫描雷达PPI图像会呈现明显的哑铃形分布^[10,73],与哑铃形纵轴垂直的轴线方向就是空中虫群定向的方向。利用垂直雷达(Vertical looking radar, VLR)则可直接精确地监测到昆虫的定向,当昆虫的身体纵轴方向与雷达波束的极化方向平行时,此时回波强度最大。

垂直雷达(VLR)观测证明,某些高空迁飞昆虫种类常表现为明显的定向飞行行为,其角度离散通常小于 15° 。Riley和Reynolds^[74]及Riley等^[75]将12年非洲雷达(扫描和垂直雷达)观测资料进行分析发现:个体较大的迁飞种类具有更强的定向能力;部分高空虫群具有顺风 and 侧风定向飞行的行为,顺风定向主要表现为其定向角度与风向保持基本一致,而侧风定向则表现为定向与风向保持一定的夹角,即使风向发生改变该夹角也几乎不变,这些定向表现似乎说明虫群的定向与风密切相关,但在观测某些夜间飞行昆虫时发现,虫群定向均值与风向不存在显著联系,似乎又为空中虫群采用罗盘定向提供了旁证;另外,通过对空中虫群密度的计算发现,这一密度通常小于1头/ 10^4 m^3 ,昆虫个体之间的空间间隔一般在30~150 m之间,在这种距离间隔昆虫是不可能通过彼此间的相互参照来实现共同定向的,另外未发现空中虫群的共同定向与有无月亮相关。Drake利用X频带扫描昆虫雷达对澳洲疫蝗*Chortoicetes terminifera*夜间迁飞定向行为进行研究发现,空中虫群可连续几小时保持定向不变,而且同一时间不同高度上虫群定向的角度

十分相近;但在一些夜晚虫群的定向方向也会发生变化,其中一夜的观测发现虫群的定向变化与风切变密切相关。澳洲疫蝗的夜间迁飞定向与环境可以提供的任何定向信号都不存在固有联系,其中包括月亮、晨昏朦影和风,但与风切变密切相关的定向角度改变似乎证明风向与昆虫定向之间存在某些联系^[13]。在中国北方,春季北迁的粘虫虫群通常定向在风向的左侧,即使偏向右侧也不超过 15° 。不同高度上定向的变化基本上与风向随高度的变化相一致,这一现象也表明虫群的定向与风向存在关系^[15]。Chapman 等利用垂直雷达对丫纹夜蛾 *Autographa gamma* 的夜间迁飞定向行为进行了研究,该虫通常会主动选择高速且方向有利于其秋季迁飞的高空气流飞行,但当风向与偏好方向(preferred heading, 迁飞目的地方向)不同时,空中虫群会采取侧风补偿的方法来增加其到达越冬地的可能性,因此丫纹夜蛾应该是利用罗盘信号和与生俱来的偏好方向来优化其迁飞路径的。由于雷达观测结果证明,月亮、恒星等夜间罗盘信号不可能成为丫纹夜蛾迁飞定向的信号,因此推测磁场定向的可能性非常大^[22]。昆虫雷达观测到越来越多夜间远距离迁飞昆虫具有共同定向的行为,但始终没能真正揭开其定向机制的神秘面纱,高空虫群是利用风还是其它罗盘定向始终是待解之谜。

针对夜间飞行的昆虫定向研究不多,Baker 和 Mather 曾对苗木切根虫成虫的定向行为进行过研究,通过在定向笼中改变磁场方向,苗木切根虫的定向也相应发生了改变,研究结果表明该虫可能利用磁场罗盘来定向^[76]。后来,Baker 又通过灯诱方法对夜间近地飞行的警纹地老虎进行研究,发现其飞行定向与月亮方位角一致,将捕获的警纹地老虎置于自然和反向磁场中,并使其无法看到月亮,警纹地老虎在磁场中的定向与捕获时月亮方位角的轴向相一致,因此认为警纹地老虎可利用地磁场校正月亮罗盘信号^[77]。但昆虫雷达在无月夜观测到的大量空中迁飞虫群共同定向的现象是无法用月亮罗盘定向来解释的。

2.3 其它白天迁飞昆虫的定向机制

蝗虫是最早被雷达观测到具有定向行为的迁飞性昆虫,偏振光是其白天迁飞定向利用的信号,且蝗虫具有感受偏振光的敏感区域(DRA)^[78,79]。沙漠蝗甚至可以通过接收偏振光的反射来选择绕过水面的迁飞路径,以避免越海迁飞^[80],控制其偏振光定向的脑结构亦已明确^[81]。蜻蜓和蚊虫等日间迁飞的昆虫可以利用地物进行近地定向飞行^[82,83]。

3 展望

昆虫定向机制研究一直倍受关注,研究结果证实了昆虫定向行为的普遍性和多样性。蟋蟀、苍蝇和粪蜣螂都可利用偏振光定向^[84-86],果蝇的幼虫则可利用磁场定向^[87],蟑螂的幼虫通过肌肉的运动感觉信号来进行路径整合等等。

社会性昆虫定向行为的研究基本明确了该类昆虫可借助太阳(偏振光)罗盘、磁场罗盘等定向信号,结合路径整合或直接借助地面标志物来完成定向运动。当然,无论依靠路径整合还是类似地图的导航系统进行定向运动,这些都是建立在昆虫记忆能力的基础之上的,其中包括重复记忆能力和将帮助识别地面标志物的记忆相结合的能力^[88]。但社会性昆虫的这种空间记忆能力有多强,这种记忆能够保持多长时间?这种记忆承载于昆虫脑的什么部位?什么因素会影响社会性昆虫的记忆能力等一系列感觉机制问题是当前研究的热点也是今后研究的主要方向。另外,磁场变化对蜜蜂的定向行为具有显著影响,蜜蜂对磁场的感受灵敏度如何?其磁场感觉机制是什么?如手机等电磁波发射装置在环境中产生的电磁波是否会干扰蜜蜂的返巢行为等一系列科学问题也需要开展进一步的深入研究以明确。

白天迁飞的蝶类可以利用时间补偿的太阳罗盘进行定向飞行,但偏振光在这一定向过程中究竟发挥怎样的作用还需深入探索。蝶类迁飞的磁场定向假说同样存在争议,磁场对蝶类定向的证据只在少数试验中得以证实,鳞翅目

成虫体内是否存在像社会性昆虫一样的磁性物质,是否存在感受磁场的脑部结构等一系列问题都还不清楚。将飞行行为学、磁生理学及分子生物学等研究手段结合起来有望为揭示蝶类的磁场定向机制提供试验依据。

大多数迁飞性害虫都选择夜间迁飞,共同定向可能会使空中虫群在相对狭窄的区域内集中降落^[18],从而造成局部突发猖獗。因此,研究夜行性昆虫的迁飞定向机制有助于判断其运行轨迹和降落区,为迁飞性害虫的预测预报(包括异地预报)提供依据。在夜间,特别是亮度较低的无月夜,地面标志物、月亮或飞行个体之间的视觉联系不可能成为高空迁飞昆虫的定向信号^[75],因此昆虫定向可能借助风、其他星体或磁场等罗盘信号。在大尺度的大气运动过程中,由风切变导致的湍流被认为具有稳定的同向性,而气流运动的各向异性有可能为迁飞性昆虫的定向提供信号,但至今无法证实这种通过风切变产物克赫波(Kelvin-Helmholtz wave)引起的各向异性是否在小尺度大气运动中也同样存在^[12,74];无月夜中,昆虫有可能觉察夜空中局部星群的亮度,如果借助星群定向那么这种行为也必须是具有时间补偿性的,至今无任何证据证实这一定向行为的存在;磁场是夜间迁飞昆虫最可靠的定向罗盘信号,Chapman 等人的最新研究结果已经证实丫纹夜蛾可以利用罗盘信号完成迁飞定向,地磁定向目前成为对夜间迁飞昆虫定向行为最具说服力的解释^[89]。开展夜间迁飞昆虫定向行为的研究的关键是实现昆虫飞行轨迹跟踪,当前高分辨率的昆虫监测雷达可以捕捉的空中昆虫小尺度细节运动,是昆虫飞行定向行为研究的重要工具。在此基础之上,将光学、空气动力学及室内昆虫飞行行为学和生理学(如磁生理)研究相结合,有望对夜间迁飞昆虫的定向行为机制做出准确解释。

参 考 文 献

- Jander R. Insect orientation. *Annu. Rev. Entomol.*, 1963, **8**: 95 ~ 114.
- Farkas S. R., Shorey H. H. Chemical trail-following by flying insects: a mechanism for orientation to a distant odor source. *Science*, 1972, **178**: 67 ~ 68.
- Poulet J. F. A., Hedwig B. Auditory orientation in crickets: Pattern recognition controls reactive steering. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 2005, **102**: 15 665 ~ 15 669.
- Tobin T. R. Pheromone orientation: role of internal control mechanisms. *Science*, 1981, **214**: 1 147 ~ 1 149.
- Flores G. B., Lazzari C. R. The role of the antennae in *Iritoma infestans*: orientation towards thermal sources. *Journal of Insect Physiology*, 1996, **42**: 433 ~ 440.
- Elizabeth A. C., Alan D. S., Juliet L. O., et al. Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature*, 2000, **403**: 537 ~ 540.
- Riley J. R. Collective orientation in night-flying insects. *Nature*, 1975, **253**: 113 ~ 114.
- Cochran W. W., Mouritsen H., Wikelski M. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science*, 2004, **304**: 405 ~ 408.
- Wiltshko R., Wiltshko W. Magnetic Orientation in Animals. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 1995.
- Schaefer G. W. Radar observation of insect flight. *Symposium of Radar Entomological Society of London*, 1976, **7**: 157 ~ 197.
- Drake V. A. Radar observation of moths migrating in a nocturnal low-level jet. *Ecological Entomology*, 1985, **10**: 259 ~ 265.
- Riley J. R. Orientation by high-flying insects at night: observations and theories. Paper 21 in Orientation and Navigation - Birds, Humans and Other Animals. Conference of the Royal Institute of Navigation, Cardiff Royal Institute of Navigation. 1989.
- Drake V. A. Collective orientation by nocturnally migrating Australian plague locusts, *Chortoicetes terminifera* (Walker) (Orthoptera: Acrididae): a radar study. *Bulletin of Entomological Research*, 1983, **73**: 679 ~ 692.
- Riley J. R., Reynolds D. R., Farmery M. J. Observations of the flight behaviour of the armyworm moth, *Spodoptera exempta*, at an emergence site using radar and infra-red optical techniques. *Ecological Entomology*, 1983, **8**: 395 ~ 418.
- Chen R. L., Bao X. Z., Drake V. A., et al. Radar observations of the spring migration into northeastern China of the oriental armyworm moth, *Mythimna separata*, and other insects. *Ecological Entomology*, 1989, **14**(2): 149 ~ 162.
- Drake V. A., Farrow R. A. Radar and aerial-trapping study of an early spring migration of moths (Lepidoptera) in inland New South Wales. *Australian Journal of Ecology*,

- 1985, **10**: 223 ~ 235.
- 17 Hendrie L. K. , Irwin M. , Liquido N. E. , *et al.* Conceptual approach to modeling aphid migration. In: MacKenzie D. R. (ed). The Movement and Dispersal of Agriculturally Important Biotic Agents. Claitor ' s Publishing Division. Baton Rouge L. A. 1985. 566 ~ 569.
 - 18 Wolf W. W. , Westbrook J. K. , Raulston J. R. , *et al.* Radar observations of orientation of noctuids migrating from corn fields in the lower Rio Grande Valley. *Southwestern Entomologist* , 1995 , **18**: 45 ~ 61.
 - 19 Feng H. Q. , Wu K. M. , Cheng D. F. , *et al.* Spring migration and summer dispersal of *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and other insects observed with radar in northern China. *Environmental Entomology* , 2004 , **33**: 1 253 ~ 1 265.
 - 20 Feng H. Q. , Wu K. M. , Cheng D. F. , *et al.* Northward migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in early summer observed with radar in northern China. *Journal of Economic Entomology* , 2004 , **97**: 1 874 ~ 1 883.
 - 21 Feng H. Q. , Zhang Y. H. , Wu K. M. , *et al.* Nocturnal windborne migration of ground beetles particularly *Pseudoophonus griseus* (Coleoptera: Carabidae) , in China. *Agricultural and Forest Entomology* , 2007 , **9**: 103 ~ 113.
 - 22 Chapman J. W. , Reynolds D. R. , Mouritsen H. , *et al.* Wind selection and drift compensation optimize migratory pathways in high-flying moth. *Current Biology* , 2008 , **18**: 514 ~ 518.
 - 23 Frisch K. V. The Dance Language and Orientation of Bees. Cambridge , Massachusetts: Harvard University Press. 1967.
 - 24 Rossel S. , Wehner R. , Lindauer M. E-vector orientation in bees. *Journal of Comparative Physiology A* , 1978 , **125**: 1 ~ 12.
 - 25 Rossel S. , Wehner R. Celestial orientation in bees: the use of spectral cues. *Journal of Comparative Physiology A* , 1984 , **155**: 605 ~ 613.
 - 26 Rossel S. , Wehner R. The bee ' s map of the e-vector pattern in the sky. *Proceedings of National Academy of Sciences* , 1982 , **77**: 4 451 ~ 4 455.
 - 27 Wehner R. Astronavigation in insects. *Annual Reviews of Entomology* , 1984 , **29**: 277 ~ 298.
 - 28 Riley J. R. , Greggers U. , Smith A. D. , *et al.* The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature* , 2005 , **435**: 205 ~ 207.
 - 29 Gould J. L. The locale map of honey bees: do insects have cognitive maps? *Science* , 1986 , **232**: 861 ~ 863.
 - 30 Martin G. , Elizabeth A. C. Vectors , routes and maps: new discoveries about navigation in insects. *Trends in Neurosciences* , 1999 , **22**(6) : 237 ~ 242.
 - 31 Menzel R. , Geiger K. , Joerges J. , *et al.* Bees travel novel homeward routes by integrating separately acquired vector memories. *Animal Behaviour* , 1998 , **55**: 139 ~ 152.
 - 32 Menzel. R. , Greggers U. , Smith A. , *et al.* Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. *Proceedings of National Academy Sciences* , 2005 , **102**: 3 040 ~ 3 045.
 - 33 Gould J. L. , Kirschvink J. L. , Deffeyes K. S. Bees have magnetic remanence. *Science* , 1978 , **201**: 1 026 ~ 1 028.
 - 34 Wajnberg E. , Cernicchiaro G. , Avalos D. A. , *et al.* Induced remanent magnetization of social insects. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials* , 2001 , **230**: 2 040 ~ 2 041.
 - 35 Hölldobler B. Homing in the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Science* , 1971 , **171**: 1 149 ~ 1 151.
 - 36 Collett T. S. , Collett M. , Wehner R. The guidance of desert ants by extended landmarks. *The Journal of Experimental Biology* , 2001 , **204**: 1 635 ~ 1 639.
 - 37 Fent K. Polarized skylight orientation in the desert ant *Cataglyphis*. *Journal of Comparative Physiology A* , 1986 , **158**: 145 ~ 150.
 - 38 Wehner R. , Müller M. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant ' s celestial system of navigation. *Proceeding of the National Academy of Sciences* , 2006 , **103**: 12 575 ~ 12 579.
 - 39 Banks A. N. , Srygley R. B. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants , *Atta colombica* (Hymenoptera: *Formicidae*). *Ethology* , 2003 , **109**: 835 ~ 846.
 - 40 Wajnberg E. , Avalos A. D. , El-Jaick L. J. , *et al.* Magnetic material arrangement in oriented termites: a magnetic resonance study. *Journal of Magnetic Resonance* , 2004 , **168**: 246 ~ 251.
 - 41 Abracado L. G. , Esquivel D. M. S. , Alves O. C. , *et al.* Magnetic material in head , thorax , and abdomen of *Solenopsis substituta* ants: A ferromagnetic resonance study. *Journal of Magnetic Resonance* , 2005 , **175**: 309 ~ 316.
 - 42 Alves O. C. , Wajnberg E. , Oliveira J. F. , *et al.* Magnetic material arrangement in oriented termites: a magnetic resonance study. *Journal of Magnetic Resonance* , 2004 , **168**: 246 ~ 251.
 - 43 Slowik T. J. , Green B. L. , Thorvilson H. G. Detection of magnetism in the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) using magnetic resonance imaging. *Bioelectromagnetics* , 1998 , **18**(9) : 396 ~ 399.
 - 44 Esquivel D. M. S. Electron paramagnetic resonance study of the migratory ant *Pachycondyla marginata* abdomens.

- Biophysical Journal*, 2000, **78**: 1 018 ~ 1 023.
- 45 Müller M. , Wehner R. Wind and sky as compass cues in desert ant navigation. *Naturwissenschaften*, 2006, **94** (7): 589 ~ 594.
- 46 Wolf H. , Wehner R. Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *The Journal of Experimental Biology*, 2000, **203** (5): 857 ~ 868.
- 47 Shen J. X. , Xu Z. M. , Hanks E. Direct homing behaviour in the ant *Tetramorium caespitum* (Formicida, Myrmicinae). *Animal Behaviour*, 1998, **55**: 1 443 ~ 1 450.
- 48 徐智敏, 沈钧贤. 蚂蚁捷径返巢及其朝向机制的研究. *昆虫学报*, 2000, **43** (3): 242 ~ 247.
- 49 Collett M. , Collett T. S. , Bisch S. , *et al.* Local and global vectors in desert ant navigation. *Nature*, 1998, **394**: 269 ~ 272.
- 50 Darwin C. Origin of certain instincts. *Nature*, 1873, **7**: 417 ~ 418.
- 51 Müller M. , Wehner R. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proceedings of National Academy Sciences*, 1988, **85**: 5 287 ~ 5 290.
- 52 Collett M. , Collett T. S. , Srinivasan M. V. Insect navigation: measuring travel distance across ground and through air. *Current Biology*, 2006, **16** (20): 887 ~ 890.
- 53 Collett T. S. , Collett M. Path integration in insects. *Current Opinion in Neurobiology*, 2000, **10** (6): 757 ~ 762.
- 54 Wehner R. , Michel B. , Antonsen P. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *The Journal of Experimental Biology*, 1996, **199**: 129 ~ 140.
- 55 Srinivasan M. V. , Zhang S. W. , Lehrer M. Honeybee navigation en route to the goal: visual flight control and odometry. *The Journal of Experimental Biology*, 1996, **199**: 237 ~ 244.
- 56 Esch H. E. , Burns J. E. Distance estimation by foraging honeybees. *The Journal of Experimental Biology*, 1996, **199**: 155 ~ 162.
- 57 Riley J. R. , Greggers U. , Smith A. D. , *et al.* The automatic pilot of honeybees. *Proceedings of the Royal Society London B*, 2003, **270**: 2 421 ~ 2 424.
- 58 Chittka L. , Williams N. M. , Rasmussen H. , *et al.* Navigation without vision: bumblebee orientation in complete darkness. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 1999, **266**: 45 ~ 50.
- 59 翟保平. 追踪天使: 雷达昆虫学 30 年. *昆虫学报*, 1999, **42** (3): 315 ~ 326.
- 60 Dingle H. Migration: The Biology of Life on The Move. New York: Oxford University Press. 1996.
- 61 Perez S. M. , Taylor O. R. , Jander R. A. Sun compass in monarch butterflies. *Nature*, 1997, **387** (6 628): 97.
- 62 Oliveira E. G. , Srygley R. B. , Dudley R. Do neotropical migrant butterflies navigate using a solar compass? *The Journal of Experimental Biology*, 1998, **201**: 3 317 ~ 3 331.
- 63 Reppert S. M. , Zhu H. S. , Mouritsenand R. H. Polarized light helps monarch butterflies navigate. *Current Biology*, 2004, **14**: 155 ~ 158.
- 64 Stalleicken J. , Mukhida M. , Labhart T. Do monarch butterflies use polarized skylight for migratory orientation? *The Journal of Experimental Biology*, 2005, **208**: 2 399 ~ 2 408.
- 65 Etheredge J. A. , Perez S. M. , Taylor O. R. Monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) use a magnetic compass for navigation. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 1999, **96**: 13 845 ~ 13 846.
- 66 Perez S. M. , Taylor O. R. , Jander R. The effect of a strong magnetic field on monarch butterfly (*Danaus plexippus*) migratory behavior, *Naturwissenschaften*, 1999, **86**: 140 ~ 143.
- 67 Mouritsen H. , Frost B. J. Virtual migration in tethered flying monarch butterflies reveals their orientation mechanisms. *Proceedings of National Academy Sciences*, 2002, **99**: 10 162 ~ 10 166.
- 68 Srygley R. B. , Dudley R. , Oliveira E. G. Experimental evidence for a magnetic sense in Neotropical migrating butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Animal Behaviour*, 2006, **71**: 183 ~ 191.
- 69 Srygley R. B. , Oliveira E. G. , Dudley R. Wind drift compensation, flyways and conservation of diurnal migrant. *Proceedings of the Royal Society London B*, 1996, **263**: 1 351 ~ 1 357.
- 70 Srygley R. B. Compensation for fluctuations in crosswind drift without stationary landmarks in butterflies migrating over seas. *Animal Behaviour*, 2001, **61**: 191 ~ 203.
- 71 Srygley R. B. , Oliveira E. G. Sun compass and wind drift compensation in migrating butterflies. *Journal of Navigation*, 2001, **54**: 405 ~ 417.
- 72 Farrow R. A. Interactions between synoptic scale and boundary-layer meteorology on micro-insect migration. In: Danthanarayana W. (ed.). *Insect Flight*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, 1986. 185 ~ 195.
- 73 翟保平. 昆虫雷达让我们看到了什么? *昆虫知识*, 2005, **42** (2): 217 ~ 226.
- 74 Riley J. R. , Reynolds D. R. Orientation at night by high-flying insects. In: Danthanarayana W. (ed.). *Insect Flight*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, 1986. 71 ~ 87.
- 75 Riley J. R. , Krueger U. , Addison C. M. , *et al.* Visual

- detection of wind-drift by high-flying insects at night: a laboratory study. *Journal of Comparative Physiology A*, 1988, **162**: 793 ~ 798.
- 76 Baker R. R. , Mather J. G. Magnetic compass sense in the large yellow underwing moth , *Noctua pronuba*. *Animal Behavior* ,1982 ,**30**: 543 ~ 548.
- 77 Baker R. R. Integrated use of moon and magnetic compasses by the heart-and-dart moth , *Agrotis exclamationis*. *Animal Behavior* ,1987 ,**35**: 94 ~ 101.
- 78 Fent K. , Wehner R. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science* ,1985 ,**228**: 192 ~ 194.
- 79 Mappes M. , Homberg U. Behavioral analysis of polarization vision in tethered flying locusts. *Journal of Comparative Physiology A* ,2004 ,**190**: 61 ~ 68.
- 80 Shashar N. , Sabbah S. , Aharonil N. Migrating locusts can detect polarized reflections to avoid flying over the sea. *Biology Letter* ,2005 ,**1**(4): 472 ~ 475.
- 81 Heinze S. , Homberg U. Maplike representation of celestial E-vector orientations in the brain of an insect. *Science* ,2007 ,**315**: 995 ~ 997.
- 82 Srygley R. B. Wind drift compensation in migrating dragonflies *Pantala* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Behavior* ,2003 ,**16**: 217 ~ 232.
- 83 Kennedy J. S. The visual response of flying mosquitoes. *Proceedings of Zoological Society of London A* ,1940 ,**109**: 221 ~ 242.
- 84 Labhart T. How polarization-sensitive interneurons of crickets see the polarization pattern of the sky: A field study with an optoelectronic model neurone. *The Journal of Experimental Biology* ,1999 ,**202**: 757 ~ 770.
- 85 Von Philipsborn A. , Labhart T. A behavioral study of polarization vision in the fly , *Musca domestica*. *Journal of Comparative Physiology A* ,1990 ,**167**: 737 ~ 743.
- 86 Dacke M. , Nilsson D. E. , Scholtz C. H. , et al. Animal behaviour: Insect orientation to polarized moonlight. *Nature* ,2003 ,**424**: 33.
- 87 Dommer D. H. , Gazzolo P. J. , Painter M. S. , et al. Magnetic compass orientation by larval *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology* ,2008 ,**54**: 719 ~ 726.
- 88 Collett T. S. , Collett M. Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience* ,2002 ,**3**: 542 ~ 552.
- 89 Chapman J. W. , Nesbit R. L. , Burgin L. E. , et al. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. *Science* ,2010 ,**327**: 682 ~ 685.