

磁场变化对粘虫飞行定向行为的影响*

高月波^{1,2} 胡 高¹ 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, 农业部东北作物有害生物综合治理重点实验室, 公主岭 136100)

摘 要 【目的】研究磁场的变化对于粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 飞行中定向行为的影响, 为揭示空中迁飞虫群的飞行行为机制提供基础理论依据。【方法】在人工模拟磁场条件下对粘虫的定向行为进行了比较研究。【结果】试虫在正常地磁场条件下表现为显著的群体共同定向。粘虫群体的共同定向是轴对称的。当将试虫置于较强的磁场条件下时, 粘虫供试个体的定向行为发生变化, 群体共同定向行为消失。试虫的定向行为不受磁场水平分量极向变化的影响。【结论】迁飞性昆虫可能利用磁场作为自身定向的罗盘信号, 在这个过程中可能和鸟类一样利用了磁倾角。

关键词 人工模拟磁场, 粘虫, 定向行为, 正常磁场, 反向磁场, 强磁场, 磁倾角

The effect of converted magnetic fields on orientation behavior of armyworm moths *Mythimna separata* (Walker)

GAO Yue-Bo^{1,2} HU Gao¹ ZHAI Bao-Ping^{1**}

(1. Department of Entomology, Nanjing Agricultural University, Key Laboratory of Integrated Management of Crop Disease and Insect Pests, Ministry of Education, Ministry of Agriculture of China, Nanjing 210095, China. 2. Key Laboratory of

Integrated Pest Management on Crops in Northeast, Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection,

Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China)

Abstract 【Objectives】To determine the effect of converted magnetic fields on the orientation behavior of armyworm moths *Mythimna separata* (Walker) and to provide a theoretical basis for the behavioral mechanisms of aerial migratory insects. 【Methods】The orientation behavior of *M. separata* was studied in artificial simulated magnetic fields. 【Results】Experimental moths exhibited significant common axial orientation with respect to local geomagnetic fields. The moths obviously changed their heading in stronger magnetic field in which case the common orientation disappeared. Orientation behavior was not affected by changing the polarity of the horizontal component of the magnetic field. 【Conclusion】Magnetic inclination may provide the compass cues required for aerial migratory insects to achieve collective orientation like birds.

Key words artificial simulated magnetic fields, *Mythimna separata*, orientation behavior, local geomagnetic field, horizontal component reversed, strong magnetic field, magnetic inclination

远距离迁飞昆虫大多选择夜间迁飞, 空中虫群能够在能见度极低的黑夜表现为共同定向, 其行为机制耐人寻味。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 (Wolf *et al.*, 1995), 从而造成局部突发猖獗, 因此明确其定向机制将有助于判断其运行轨迹和降落区, 为迁

* 资助项目: 农业公益性行业科研专项 (201403031); 国家自然科学基金项目 (30571202); 吉林省农业科技创新工程重大产业技术领域关键技术研究项目

**通讯作者, E-mail: bpzhai@njau.edu.cn

收稿日期: 2014-06-10, 接受日期: 2014-06-25

飞性害虫的异地预测提供依据,具有十分重要的现实意义。

迁飞动物种类(包括鸟类)可以利用的定向信号主要包括罗盘信号和地标信号,其中罗盘信号是指那些可以直接提供方位信息的信号,诸如太阳、其他星体、地磁场等。地标信号通常是指视觉所及的地面显著标志物,一些在白天做近距离飞行的鸟类和昆虫可以利用这一信号来完成定向。夜间迁飞的昆虫种类飞行的高度在几百米甚至上千米,在能见度很低的条件下借助地标完成共同定向几乎是不可能的。因此,迁飞性昆虫利用罗盘信号进行定向的可能性极大(高月波和翟保平, 2010)。夜间可利用的罗盘信号主要包括星体(月亮等)和地磁场。针对昆虫夜间飞行定向的行为学试验研究不多,研究学者已对昆虫的定向行为与星体、地磁场之间的关系进行了相关研究(Baker and Mather, 1982; Drake, 1983; Riley and Reynolds, 1986; Baker, 1987; Riley *et al.*, 1988; Srygley *et al.*, 2006)。研究结果在一定程度上证实了昆虫定向与地磁场的关系,并证明地磁场是夜间迁飞鳞翅目蛾类最可能的定向罗盘信号。

昆虫对于磁场的变化是否会产生相应的反应,昆虫能否利用磁场的要素进行定向,这一科学问题至今未见系统的研究。本研究借助人工模拟磁场变化对已被证实具有显著空中定向行为的粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 成虫进行定向行为学试验,以期证明磁场对夜行性迁飞性昆虫定向行为的影响及其初步的作用机制,为迁飞性害虫的异地预测提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

粘虫虫源可分为 2 个种群。2008 年 6 月在吉林省公主岭(43°31' N, 124°48' E)田间采集当地 1 代粘虫幼虫,并在当地常温条件下化蛹,将蛹携至南京农业大学在常温条件下羽化,在选择 2~3 日龄成虫进行试验。另一部分虫源来自南京(32°02' N; 118°50' E)本地,2009 年春季 4

月末 5 月初,夜间利用白炽灯和黑光灯诱集的方法捕获粘虫自然种群,利用蜂蜜水补充营养后进行试验。

1.2 试验装置

试验装置包括磁场发生装置,数据采集装置,定向行为监测装置和悬吊装置 4 个主要部分(图 1)。

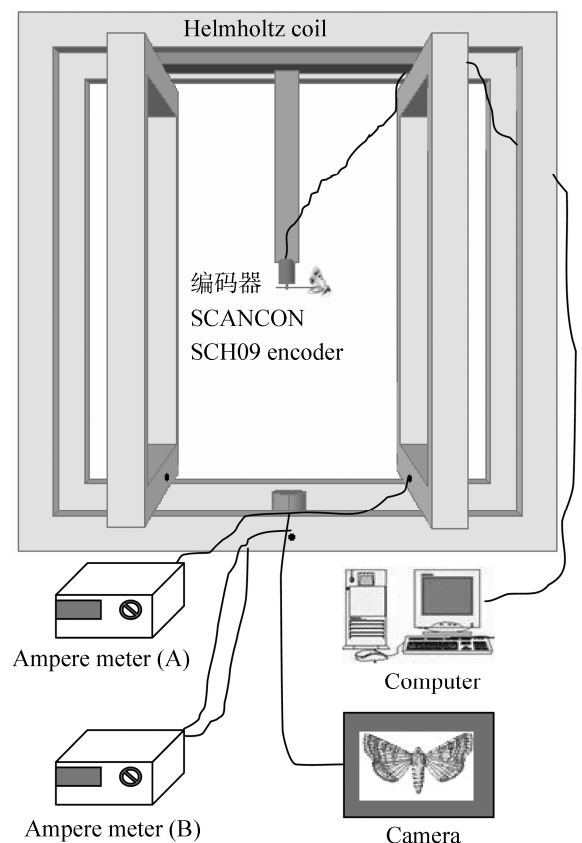


图 1 定向试验装置包括亥姆霍兹线圈、编码器、红外摄像头和悬吊装置 4 个主要部分

Fig. 1 The device for orientation experiment: Helmholtz coil, SCANCON SCH09 encoder, infrared camera and flight mill

1.2.1 磁场发生装置 模拟磁场的产生主要依靠 Helmholtz 线圈完成,线圈为长春英普磁电技术开发有限公司生产的 HLF75-2 型。2 对线圈产生磁场的强度和方向可以通过电流表控制,调节电流大小磁场强度随之发生变化,调整电流方向磁场方向发生反转。将线圈整体放入边长为 1 m 的

纯木质正方体箱内,木箱设置为一侧推拉门的方式,以方便磁场的安装调试、试虫的悬吊和磁场的测量等操作。

1.2.2 数据的采集装置 本试验所用编码器为丹麦 SCANCON 增量式超微型空心轴编码器 (SCH09 型)。自行编制数据采集程序和制作数据采集卡,数据以文本格式实时存储于电脑。采集的数据包括角度数据及在每个角度范围内停留的时间,并依此数据在水平坐标中绘出试虫的运动轨迹。

1.2.3 飞行定向行为监测装置 本试验利用安装在磁场下方的红外摄像头来监视试虫。摄像头直接与电脑连接,当监测试虫停飞或由于悬吊等原因导致试虫飞行姿态不正常时,停止试验并替换新试虫。

1.2.4 试虫的悬吊装置 将乳白色有机玻璃圆筒置于木箱和线圈的中间,圆筒的上盖圆心处钻一空洞,将一根 PVC 管插入并固定,并在 PVC 管的下端固定光电角度编码器,编码器的数据线从 PVC 管的中间引出。在编码器转动轴上安装昆虫的悬吊装置,将一段碳纤维棒插入空心轴内,并用胶固定。在碳纤维棒上套装硬塑管,在硬塑管末端处钻一圆形小孔,将另一碳纤维棒插入小孔作为试虫的吊臂,吊臂的末端用强力胶固定一段锦纶丝线。利用乙醚使试虫轻度昏迷,去掉其前胸背板上的鳞毛,将锦纶丝线沿着供试昆虫身体纵轴方向用强力胶粘在其背板上。试虫苏醒后,将吊臂插入硬塑管的小孔内,此时试虫便能带动吊臂及编码器轴做水平圆周运动。将整套装置固定在 Helmholtz 线圈的中心区内。

在有机玻璃筒的底部正中开一圆洞,将红外摄像头垂直固定在此处。在木箱的一侧开一圆孔,将编码器和摄像头的数据及电源线引出箱外。试验前先打开筒盖,将试虫固定在吊臂上后(试虫体轴与吊臂在同一直线上),将吊臂插入编码器转动轴末端并盖上顶盖,试虫便会带动编码器轴进行旋转,数据采集程序会实时记录角度信息及试虫在每个角度区间内的运动时间。

1.3 磁场的测量与调节

利用 CTM-6W(A 型)磁通门磁强计进行磁场测量,磁强计测量范围范围为 $0 \pm 99\,999.9$ nT,分辨率小于 1 nT。磁场的操作主要包括磁场水平分量反转 180° 、强磁场的设置、磁场水平方向旋转 90° 等,具体操作方法见高月波(2011)。

1.4 试验条件控制

试验过程中,试虫飞行的环境设置为完全黑暗,温度控制在 $20 \sim 24^\circ\text{C}$,试验在 19:00 以后进行。试验环境中的磁场环境相对稳定,没有明显的磁性物质。保证试验环境安静,每天试验前都要对模拟磁场进行标定和测量,供试昆虫数量保证在 30 头以上。

1.5 数据分析

1.5.1 供试昆虫个体的定向数据统计与分析 利用圆形统计学的方法对数据进行分析,计算每头试虫圆周运动的平均角及矢量长度(r), r 值的范围为 $0 \sim 1$,0 表示试虫对任何方向反应相同;1 表示只对一个方向有反应。 r 值大于 0.1 时表明试虫对某一方位定向显著、非随机性的选择(Rayleigh 检验, $P < 0.05$)。

1.5.2 供试群体的定向数据统计与分析 选择 r 值大于 0.1 的个体做进一步分析,检验试验群体是否表现为显著的共同定向行为。对不同磁场条件下表现为共同定向行为的群体进行比较,利用 Waston-Williams 测验来检验不同处理之间的显著性。定向数据利用统计软件 Oriana 3.1 来完成。

2 结果与分析

2.1 公主岭粘虫自然种群的磁场定向行为

2.1.1 磁场变化对粘虫个体定向行为的影响 对供试粘虫的所有个体的模拟轨迹和定向行为进行分析发现,多数粘虫个体在从正常磁场到磁场水平分量反向变化过程中定向基本没有发生变化,但是在磁场由反向磁场变化成强磁场的过程中多数试虫个体的轨迹和定向明显发生变化。在 3

种连续变化的磁场条件下始终保持显著定向行为的试虫头数为 9 头, 其中在正常磁场和反向磁场变化中定向角度变化小于 20° 的有 6 头, 在反向磁场向强磁场变化的过程中, 9 头试虫定向角度的变化均在 40° 以上。将 9 头试虫在不同磁场条件下的共同定向平均角度进行 Waston-Williams 测验发现, 正常磁场和反向磁场定向平均角之间无显著差异, 而 2 种磁场条件下 9 个试虫个体定向的平均角与强磁场条件下的平均角均表现为显著的差异 (表 1, 表 2)。

2.1.2 不同磁场条件下试虫群体的共同定向正常地磁场、磁场水平分量 180° 反转和强磁场

条件下对公主岭粘虫自然种群的定向行为研究中发现: 在正常磁场条件下试验群体表现为显著的双侧轴对称定向行为 ($N=22$, $\alpha_1/\alpha_2=137^\circ/317^\circ$, $r=0.42$, $P=0.019$)。当磁场的水平分量进行 180° 反转后, 供试粘虫群体仍表现为显著的双侧轴对称定向 ($N=17$, $\alpha_1/\alpha_2=120^\circ/320^\circ$, $r=0.565$, $P=0.003$), 粘虫群体的共同定向角度并没有发生明显改变。在 3 倍于地磁场的强磁场中粘虫群体的共同定向不显著 ($N=17$, $\alpha=193^\circ$, $r=0.314$, $P=0.188$), 其群体的定向平均角相对于正常和反向磁场发生了明显的变化 (图 2, 表 2)。

表 1 在 3 种磁场中 9 头试虫定向平均角的成对比较

Table 1 Pairwise comparison of mean angles under three magnetic conditions

处理 Treatments	<i>F</i>	<i>P</i>
正常磁场和反向磁场 Local geomagnetic field and horizontal component reversed	0.002	0.966
正常磁场和强磁场 Local geomagnetic field and strong magnetic field	11.17	0.004
反向磁场和强磁场 Horizontal component reversed and strong magnetic field	16.175	9.86E-04

表 2 不同磁场中粘虫的定向试验数据汇总表

Table 2 Results of orientation cage experiments of oriental armyworm in different magnetic fields

处理 Treatment	平均向量 长度 Mean individual vector length $\pm$ SD	有效试 虫 数量(<i>N</i>) Number	定向 角度 α_1/α_2 ($^\circ$)	置信 区间 95% CI	群体 定向 向量 长度 r_1, r_2	<i>P</i>	平均供试 时间 Mean time of individual $\pm$ SD (s)	试虫总数/ 非定向个体/ 无效试虫数量 Total number/inactive/ invalid experiments
NNlgeo	0.40 $\pm$ 0.18	29	66	± 26	0.531	<0.001	1 289 $\pm$ 631	32/03/00
NNhdef	0.38 $\pm$ 0.21	29	48	± 32	0.442	0.003	1 591 $\pm$ 826	33/04/00
GNIgeo	0.34 $\pm$ 0.19	22	137/317	± 19	0.420	0.019	1 228 $\pm$ 807	35/10/03
GNhinv	0.33 $\pm$ 0.15	17	120/300	± 16	0.565	0.003	969 $\pm$ 418	33/07/09
GNhstr	0.35 $\pm$ 0.14	17	193	± 60	0.314	0.188	858 $\pm$ 400	35/12/06

NN: 南京粘虫种群, GN: 公主岭粘虫种群; lgeo: 正常地磁场, hdef: 水平分量偏转 90° 磁场, hinv: 反向磁场, hstr: 强磁场。

NN: Oriental armyworm of Nanjing population, GN: Oriental armyworm of Gongzhuling population; lgeo: Local geomagnetic field, hdef: Horizontal component deflected 90° , hinv: Horizontal component reversed, hstr: Strong magnetic field.

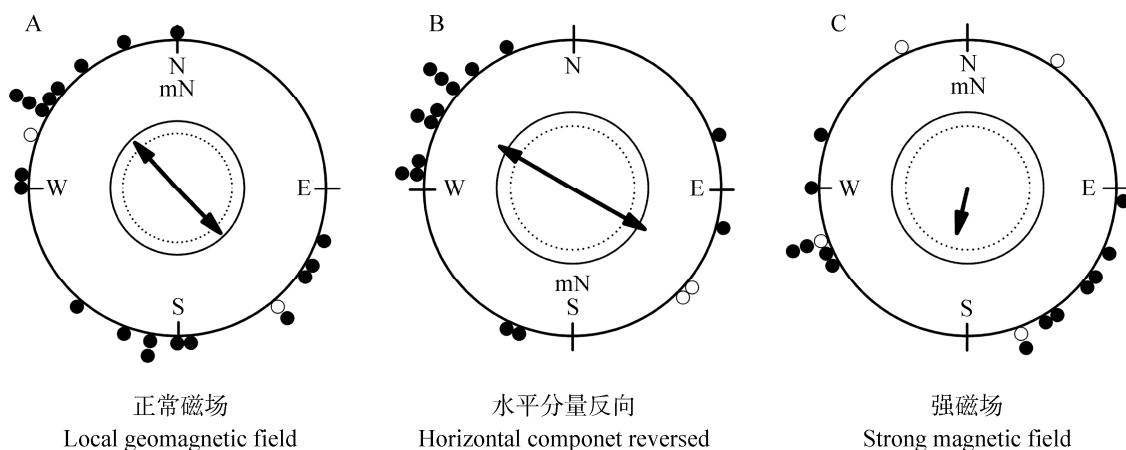


图 2 公主岭粘虫自然种群在不同磁场中的定向行为

Fig. 2 Orientation behavior of armyworm moths from Gongzhuling in different magnetic fields

图中圆周上的每个点代表 1 头定向该角度的试虫, ●和○分别表示单侧定向和双侧轴对称定向的试虫个体。箭头表示试虫群体选择方位的矢量长度(r), 内部的虚线圆圈半径为 0.05 水平显著时 r 值大小, 实线圆圈半径为 0.01 水平显著时 r 值大小; 图中 mN 表示变化后的磁北方向, N 为正常磁北方向。下图同。

Each dot at the circle periphery indicates the mean orientation of one moth flight, black and white dots indicate single side orientation and axial orientation respectively. The arrows indicate group mean vectors (r). The broken and solid circles indicate the radius of the mean vector required for significance at the $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels according to the Rayleigh test. The temperature values outside the circumference are measured values in the right positions. The same below.

2.2 南京粘虫自然种群在正常磁场和水平分量偏转 90° 磁场中的定向

春季的南京粘虫自然种群在正常地磁场中表现为显著的群体共同定向 ($N=29$, $\alpha=66^\circ$, $r=0.531$, $P < 0.001$)。当磁场的水平分量顺时针旋转 90° 时, 供试群体仍然表现为显著的共同定向, 但群体的共同定向角度并没有发生 90° 的偏转而是与正常地磁场条件下群体的定向角度相差仅 18° ($N=29$, $\alpha=48^\circ$, $r=0.442$, $P=0.003$)。在 2 种磁场条件下, 群体的定向的平均角无显著差异 ($F_{1,60}=0.115$, $P=0.735$, Waston-Williams) (图 3, 表 2)。

3 结论与讨论

3.1 正常磁场条件下粘虫的定向行为

通过磁场定向试验证明: 粘虫在正常地磁场中多数供试个体具有定向飞行的行为, 部分个体在任何磁场条件下均不定向, 说明定向飞行行为在个体间还是存在一定的差异。在正常地磁场条

件下, 粘虫供试群体的表现为显著的双侧定向, 即定向的群体分为两个部分, 两部分定向角度相差接近 180°。此现象表明, 粘虫作为迁飞性昆虫具有定向飞行的行为, 但粘虫的定向并非选择固定的磁极方向, 似乎其定向过程只是将磁力线作为身体方向的一个参照。这一结果与 Srygley 等 (2006) 利用蝶类进行的磁场定向试验中对照群体的表现基本一致。

3.2 磁场极向变化对粘虫定向行为的影响

磁场的水平分量反转后, 粘虫供试群体的定向行为并未发生变化, 仍然保持双侧定向。分析供试个体定向行为发现部分个体在同一磁场条件下也表现为定向角度的显著双侧分布, 即其飞行活动仍然集中在接近 180° 的两个对称角度区域内。在磁场水平分量发生偏转时 (反转 180° 和偏转 90°), 粘虫群体定向角度相对于正常地磁场条件下的定向角度的变化非常小。这说明粘虫的定向似乎与磁场极性的变化不相关。鸟类在定向笼中的定向方位会随水平分量的反转和偏转发生改

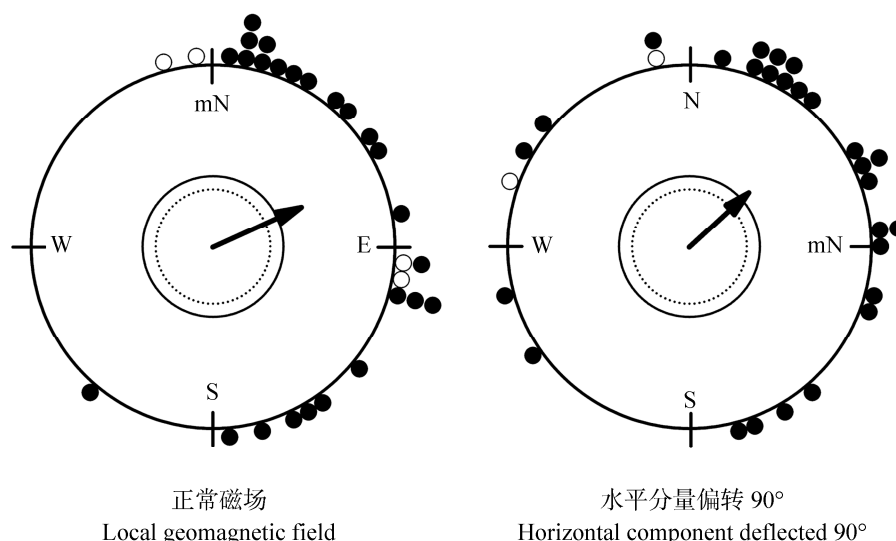


图 3 南京粘虫自然种群在两种磁场中的定向行为
Fig. 3 Orientation behavior of armyworm moths from Nanjing in two magnetic fields

变 (Wiltschko and Wiltschko, 1996)。Srygley 等 (2006) 利用蝶类进行的磁场定向试验也证实磁场极性的变化对试虫定向行为有影响。本试验中, 粘虫的定向行为与上述研究结果存在差异, 这说明夜行性昆虫的磁场定向行为可能与白天迁飞的昆虫及鸟类的定向机制不同。

3.3 磁场强度变化及垂直分量反转影响粘虫的定向行为

在强磁场条件下, 粘虫群体的定向行为发生了显著变化, 群体共同定向行为在强磁场中消失, 供试个体的定向角度发生了明显的改变。这一结果表明磁场强度变化显著影响粘虫的定向行为。鸟类的磁场定向行为也受到磁场强度的影响, 居住在 46 000 nT 环境中的欧亚鸺在低于 34 000 nT 或高于 60 000 nT 的环境中都失去利用磁场进行定向的能力, 这说明其功能范围很狭窄 (Wiltschko and Wiltschko, 1996)。黄沫粉蝶 *Anthocharis scolymus* Butler 被强磁场处理过, 其定向行为也会发生明显的改变 (Srygley *et al.*, 2006)。由此可见, 磁场强度明显影响各种动物的磁场定向行为, 对于夜行性的粘虫成虫亦不例外。

3.4 迁飞性昆虫利用磁场定向的可能机制

鸟类利用磁倾角罗盘进行定向已经得到证

实, 这就意味着鸟类的定向依赖的并非磁场极性, 而是利用空间中磁场的矢量方向和磁倾角进行定向。在反转磁场的垂直分量或水平分量 (保证磁场强度不变) 的条件下, 欧亚鸺的定向方位均发生反转; 如果同时反转磁场的垂直分量和水平分量时, 供试欧亚鸺的定向方位基本不变, 此时相当于改变了磁极, 但是磁力线的方向 (磁倾角) 没有改变。也就是说鸟类并不能通过磁场的极性来判断南北, 只能利用磁力线与水平面 (重力线) 之间的夹角变化来判断远离赤道和接近赤道的方向 (Wiltschko *et al.*, 1993; 王毅男等, 2005)。通常具有远距离迁徙习性的动物在春季都朝两极方向迁徙, 而到了秋季则要向赤道方向飞行, 迁飞性昆虫亦是如此。在北半球磁倾角为正值, 而且伴随纬度升高磁倾角不断增大, 在南半球磁倾角的角度则为负值, 伴随纬度的升高不断降低, 磁场强度也伴随纬度的变化而变化 (Wiltschko and Wiltschko, 1996)。本试验中粘虫的定向行为明显受到磁场强度变化的影响, 说明它们对磁场变化是有反应的, 这就为夜行性昆虫利用磁场定向提供了基础。磁场强度本身并非方向信息, 当它的变化可以导致磁倾角变化, 因此昆虫有可能和鸟类具有相同的磁场定向机制。

鸟类定向的另一个显著特点是光依赖的磁

场定向, 即其磁场定向是与光, 即视觉密切联系的。鸟类只能在一定波长范围的光下才能准确地定向, 波长的下限还不清楚, 但上限大约在 565 nm 的绿光和 590 nm 的黄光之间。鸟类在绿光下可以准确的定向, 但是在黄光下却失去了定向能力, 这种转变非常迅速。而且鸟类可以利用磁信息的波长范围要比它们可视光的范围 (320~680 nm) 小的多 (王毅男等, 2005)。这一机制很可能与白天迁飞的蝶类一致, 但与夜行性的鳞翅目成虫有所不同, 黑夜迁飞的昆虫通过视觉线索帮助定向行为基本上是不可能的。

鸟类利用磁场定向的行为机制已经比较清楚, 鸟类体内的磁铁矿晶体是其感受磁场的生理基础 (Walcott *et al.*, 1979)。除蜜蜂和蚂蚁等社会性昆虫外 (Gould *et al.*, 1978; Wajnberg *et al.*, 2004), 在具有定向飞行行为习性 (特别是远距离迁飞性) 的昆虫体内还未发现有磁性物质的存在。虽然鸟类磁场定向的研究进展对迁飞性昆虫研究非常具有借鉴价值, 但两者之间必然存在差别。鸟类迁徙与昆虫迁飞最大的不同是, 鸟类寿命要远远长于昆虫, 它们可以通过多次的往返迁徙来获得定向导航的经验。但昆虫则不然, 当昆虫远距离迁飞到新的栖息地后, 至少要繁殖一代才会回迁, 并且回迁的都是下一代个体, 根本不存在经验积累的可能, 此外昆虫的脑与脊柱动物的大脑发达程度亦相去甚远。因此, 昆虫利用磁场进行定向的机制研究尚需深入开展。

致谢: 南京信息工程大学陈钟荣博士帮助设计定向行为数据采集与分析程序, 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 exclamationis*. *Anim. Behav.*, 35(1): 94–101.
- Baker RR, Mather JG, 1982. Magnetic compass sense in the large yellow underwing moth, *Noctua pronuba*. *Anim. Behav.*, 30(2): 543–548.
- Drake VA, 1983. Collective orientation by nocturnally migrating Australian plague locusts, *Chortoicetes terminifera* (Walker) (Orthoptera: Acrididae): a radar study. *Bull. Entomol. Res.*, 73(4): 679–692.
- Gould JL, Kirschvink JL, Deffeyes KS, 1978. Bees have magnetic remanence. *Science*, 201(4360): 1026–1028.
- Riley JR, Krueger U, Addison CM, Gewecke M, 1988. Visual detection of wind-drift by high-flying insects at night; a laboratory study. *J. Comp. Physiol.*, 162(6): 793–798.
- Riley JR, Reynolds DR, 1986. Orientation at night by high-flying insects // Danthanarayana D (ed.). *Insect Flight: Dispersal and Migration*. Berlin: Springer-Verlag Press. 71–87.
- Srygley RB, Dudley R, Oliveira EG, 2006. Experimental evidence for a magnetic sense in Neotropical migrating butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Animal Behav.*, 71(1): 183–191.
- Wajnberg E, Avalos AD, El-Jaick LJ, Abracado L, Coelho JLA., Bakuzis AF, Morais PC, 2004. Magnetic material arrangement in oriented termites: a magnetic resonance study. *J. Magnetic Resonance*, 168(2): 246–251.
- Walcott C, Gould JL, Kirschvink JL, 1979. Pigeons have magnets. *Science*, 205(4410): 1027–1029.
- Wiltschko W, Munro U, Ford H, Wiltschko R, 1993. Magnetic inclination compass: a basis for the migratory orientation of birds in the Northern and Southern Hemisphere. *Experientia*, 49(2): 167–170.
- Wiltschko W, Wiltschko R, 1996. Magnetic orientation in birds. *J. Exp. Biol.*, 199(1): 29–38.
- Wolf WW, Westbrook JK, Raulston J, Pair SD, Lingren PD, 1995. Radar observations of orientation of noctuids migrating from corn fields in the Lower Rio Grande Valley. *Southwestern Entomol.*, 18(1): 45–61.
- 高月波, 2011. 空中虫群飞行行为机制研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学.
- 高月波, 翟保平, 2010. 飞行过程中棉铃虫对温度的主动选择. *昆虫学报*, 53(5): 540–548.
- 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.