迁飞昆虫磁定向研究方法*

任一渤[1**] 吕长宁[1] 隋金东[1] 李 品[1] 康慧铭[2]
潘卫东[2] 胡 高[1] 陈法军[1] 万贵钧[1***]

（1. 南京农业大学植物保护学院，农林生物安全全国重点实验室（南京），南京 210095；
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 昆虫的迁飞行为是自然界中最复杂且令人惊叹的生物学现象之一，迁飞昆虫可利用多种外部线索进行远距离定向（导航）。地磁场作为一种全球覆盖、昼夜连续、长期稳定的外部线索，被证明在包括昆虫在内的多种动物定向（导航）中发挥重要作用。近年来，围绕昆虫磁定向行为的研究不断取得进展，然而尚缺乏对研究方法的系统梳理。本文梳理了迁飞昆虫磁感应研究的主要方法，重点探讨了基于不同磁感应机制的磁倾角罗盘与磁极性罗盘行为学研究方法，涉及地磁定向研究的一般设置、地磁定向的行为学实验、地磁定向的生物物理学实验和地磁定向研究的潜在干扰因素及解决方案。文中进一步介绍了用于佐证自由基对与磁颗粒机制的关键实验技术，并针对磁定向行为易受电磁噪音、光污染和样本状态等因素干扰的特点，提出了系列控制策略。本文梳理总结了一个系统、可操作的迁飞昆虫磁定向研究方法框架，旨在推动迁飞昆虫磁定向研究的广度与深度：理论上，将促进动物磁感应机制的精细化揭示；实践上，将服务于农业害虫的迁飞监测与精准防控。

关键词 迁飞昆虫；磁定向；研究方法；磁倾角罗盘；磁极性罗盘；磁感应机制

Methods for magnetic orientation research in migratory insects

REN Yi-Bo[1**] LÜ Chang-Ning[1] SUI Jin-Dong[1] LI Pin[1] KANG Hui-Ming[2]
PAN Wei-Dong[2] HU Gao[1] CHEN Fa-Jun[1] WAN Gui-Jun[1***]

(1. State Key Laboratory of Biosecurity for Agriculture and Forestry (Nanjing), College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Beijing Key Laboratory of Bioelectromagnetics, Institute of Electrical Engineering, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China)

Abstract Insect migration is one of the most complex and fascinating biological phenomena in nature. Migratory insects rely on multiple environmental cues to navigate across long distances with remarkable precision. Among these cues, the Earth's geomagnetic field, being globally available, diurnally continuous, and temporally stable, has been shown to play a critical role in orientation and navigation in various animals, including insects. Although recent years have seen rapid progress in understanding magnetic orientation behavior in insects, a comprehensive methodological framework remains lacking. This work synthesizes the principal methodologies for studying magnetoreception in migratory insects, with a focus on behavioral approaches to inclination and polarity compasses based on different magnetoreception mechanisms. It covers the general experimental setups for geomagnetic orientation, behavioral assays, biophysical investigations, and potential confounding factors in geomagnetic research together with possible methodological solutions. We further introduce key techniques used to investigate radical-pair and magnetite-based mechanisms, and discuss methodological controls against experimental artifacts such as electromagnetic noise, light pollution, and physiological variability. Building on these advances, we synthesize current approaches into a systematic and operational framework for studying magnetic orientation in migratory insects, which will expand both the breadth and depth of research in this field. Mechanistically, this framework will advance the fine-scale understanding of

*资助项目 Supported projects：国家重点研发计划（2022YFD1400602）；国家自然科学基金项目（32172414、32271286）；江苏省自然科学基金（BK20221510）；上海光源用户课题（2024-SSRF-PT-506586）；江苏省科协青年科技人才托举工程（TJ-2021-003）
**第一作者 First author，E-mail：renyibo86@stu.njau.edu.cn
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：guijunwan@njau.edu.cn
收稿日期 Received：2025-07-29；接受日期 Accepted：2025-08-19

animal magnetoreception; practically, it will support migratory pest monitoring and precision control in agriculture.

Key words migratory insects; magnetic orientation; research methods; magnetic inclination compass; magnetic polarity compass; magnetoreception mechanisms

昆虫迁飞是自然界最令人惊叹的生物学现象之一。每年，数量庞大的昆虫个体在全球范围内进行季节性远距离迁飞（Hu *et al.*，2016；Huang *et al.*，2024）。许多昆虫，如草地螟 *Loxostege sticticalis*、褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、布冈夜蛾 *Agrotis infusa*、帝王蝶 *Danaus plexippus*、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*、沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 等都具有远距离迁飞能力（Chapman *et al.*，2015；Hu *et al.*，2016；Reppert *et al.*，2016；Massy *et al.*，2021；Chen *et al.*，2023）。这些昆虫能够克服恶劣天气并跨越地理障碍，在数百甚至上万公里的旅程中保持稳定的群体定向。日益增多的研究表明，昆虫能够利用一种或整合多种外部线索进行定向（导航），目前已通过实验生物学证实的昆虫主要定向（导航）罗盘机制（图 1）有：基于时间补偿的太阳罗盘定向（Merlin *et al.*，2009）、侧风漂移补偿定向（Chapman *et al.*，2010）、星空标志定向（Dacke *et al.*，2013）、偏振光定向（Dacke *et al.*，2019）、地磁定向（Guerra *et al.*，2014）等。

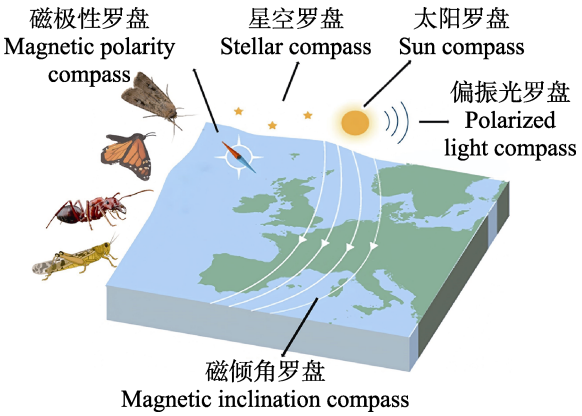

图 1　昆虫定向行为罗盘机制举例
（修改自 Mouritsen，2018）

Fig. 1　Examples of compass mechanisms in insect orientation behavior (modified from Mouritsen, 2018)

图中所示昆虫由上至下依次为：布冈夜蛾、帝王蝶、沙漠蝗虫和圆结箭蚁。
The insect in the figure represent, from top to bottom, *Agrotis infusa*, *Danaus plexippus*, *Schistocerca gregaria*, and *Cataglyphis nodus*, respectively.

地磁场作为地球物理环境的重要组成部分，为迁飞昆虫提供了稳定且可靠的导航参考系，是昆虫实现远距离定向迁飞的关键环境线索之一（Dreyer *et al.*，2018；Wan *et al.*，2021）。地磁场呈现近似偶极结构，其“磁场南极”接近地理北极，“磁场北极”则位于地理南极附近。在生物学和行为学研究中，出于与地磁力线（Geomagnetic field lines）方向一致的考量，通常将前者称为“磁北极”或“磁北”，而将后者称为“磁南极”或“磁南”。地磁力线自磁南极发出，汇入磁北极。在磁赤道附近，磁力线近乎水平分布，而在两极地区，则几乎垂直穿入或穿出地表（图 2）。为全面描述这一空间变化复杂的矢量场，通常采用 6 个要素：北向分量（*X*）、东向分量（*Y*）、垂直分量（*Z*）、磁偏角（*D*，Magnetic declination，地理北方向与磁北方向在水平面上的投影之间的夹角）、磁倾角（*I*，Magnetic inclination，地磁场矢量与其在水平面上投影之间的夹角）与地磁总强度（*F*，Total intensity of the geomagnetic field）。其中，*X*、*Y*、*Z* 分别表示地磁矢量在地理正北、正东及正交垂直向下方向上的分量，方向定义遵循地磁学中统一采用的右手坐标系。当磁北偏于地理北之东时，*D* 为正，反之为负。*I* 由磁南极处的 - 90° 逐渐过渡到磁赤道处的 0°，再向北递增至磁北极的+90°。*F* 在地磁两极区域最强，约为 60 μT，而在磁赤道区域最弱，约为 30 μT（Wiltschko and Wiltschko，1995；Mouritsen，2013；Alken *et al.*，2021）。

随着交叉学科研究的迅速发展，关于生物磁感应机制的多种假说不断被提出、验证与深化，但迄今为止，尚无一种统一的磁感应理论能够全面解释动物界中所观察到的所有磁感应行为。目前，被广泛接受的陆生生物磁感应机制假说主要包括 3 种：一是依赖光照的以隐花色素蛋白（Cryptochromes，CRYs）为核心的自由基对磁感应机制（Radical-pair magnetoreception）；二是

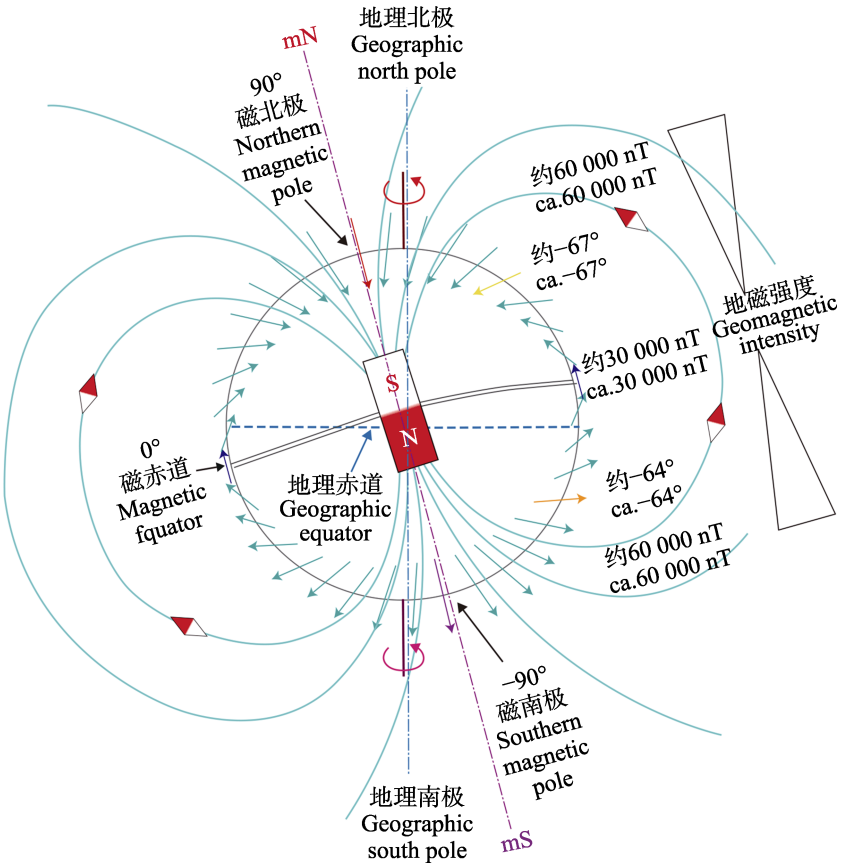

图 2　地磁场示意图（修改自 Mouritsen，2013）

Fig. 2　The geomagnetic field (modified from Mouritsen, 2013)

图中角度均表示磁倾角。

All angles shown in the figure denote magnetic inclination; ca.: Circa.

不依赖光照的基于磁性纳米颗粒（Magnetite particles）的磁感应机制（Magnetite-based magnetoreception）（Kirschvink *et al.*, 1992; Lohmann, 2010; Ritz *et al.*, 2000; Hore and Mouritsen, 2016; Wan *et al.*, 2021）；此外，Qin 等（2016）在离体实验中提出了一种基于 CRYs/MagR 蛋白复合体的新型磁感应模型，该模型在提出后即引发了神经生物学领域的广泛关注（图 3）。尽管提出时间相对较晚，自由基对机制因其广泛的物种适用性和明确的量子生物学理论模型，已成为当前磁感应研究的重点方向之一。该机制认为，当特定类型的 CRY 在光照激活下形成自由基对时，其自旋态会受到地磁场影响，从而改变反应动力学，进而为动物提供相关地磁信息（Ritz *et al.*, 2000）。作为光依赖型磁感应关键蛋白，CRY 在昆虫中尤其依赖紫外至蓝光波段。在不同昆虫中，可感知地磁信息的 CRY 亚型可能不同：如在帝王蝶中，CRY1 被认为介导对磁倾角方向的感知（Wan *et al.*, 2021），而在美洲大蠊 *Periplaneta americana* 中，CRY2 则似乎对地磁方向性信息的感知发挥关键作用（Bazalova *et al.*, 2016）。磁倾角罗盘模型认为，动物可由 CRY 通过自由基对机制响应磁倾角变化，从而协助昆虫在迁飞或导航过程中维持正确的朝向（Ritz *et al.*, 2000）。相较之下，磁颗粒机制则基于生物体内存在的磁性矿物，主要为富铁矿物如磁铁矿（Fe_3O_4）。该机制认为，这些磁颗粒能够在外部地磁场作用下产生物理位移、转矩或方向排布变化，通过与特化细胞或机械离子通道相结合，形成类似“生物罗盘”的磁感应系统（Kirschvink *et al.*, 1992; Lohmann, 2010）。已有研究在鸟类、鱼类以及趋磁细菌中发现磁铁矿颗粒的存在，并提出其在感知磁场方向方面可能发挥重要作用（Walker *et al.*, 1997; Diebel *et al.*, 2000;

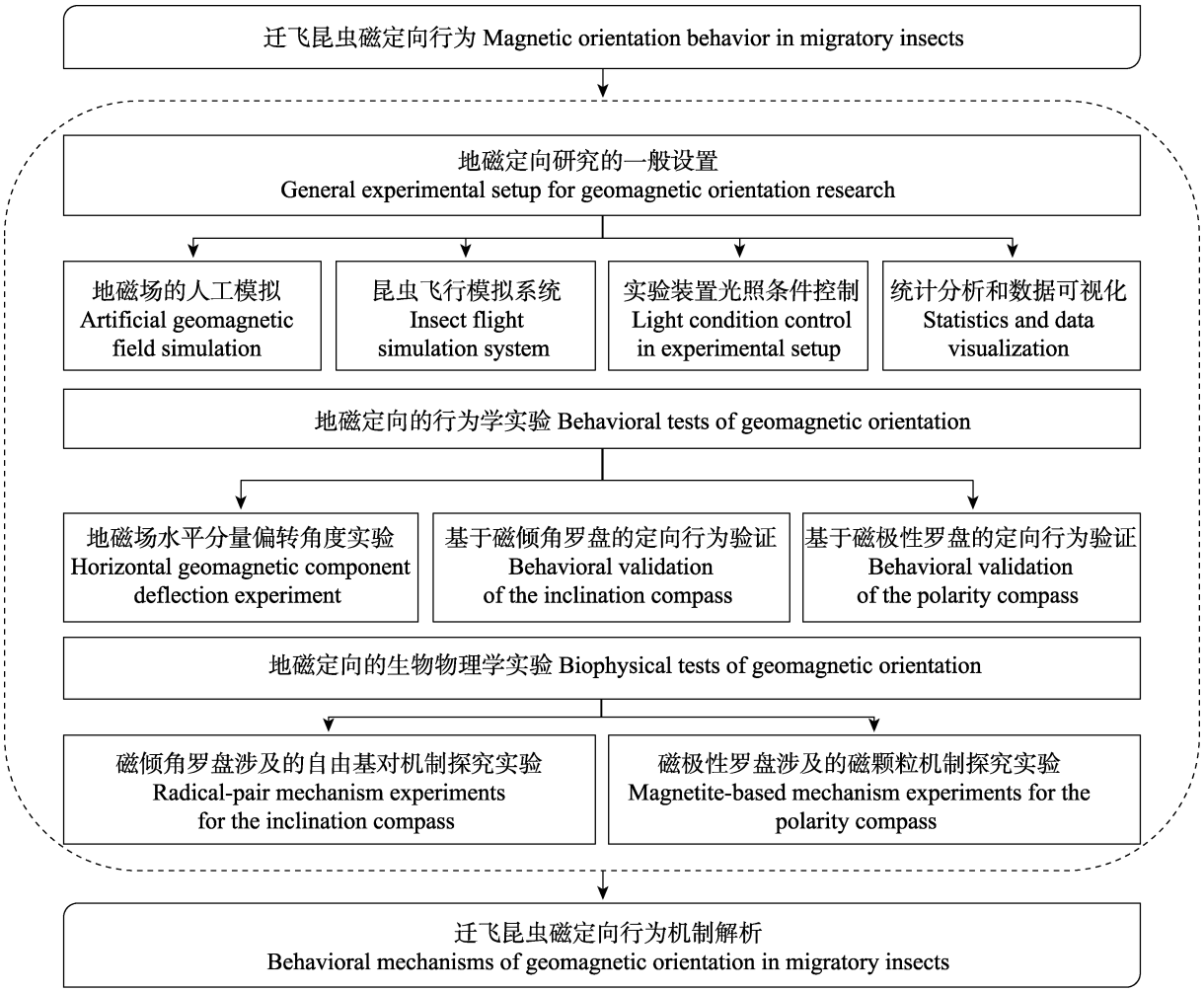

图 3　迁飞昆虫磁定向行为研究技术路线图

Fig. 3　Research roadmap for magnetic orientation behavior in migratory insects

Wiltschko *et al.*，2002）。Walker 等（1997）利用透射电子显微镜观察到鱼类鼻腔中富含铁的磁颗粒，并指出这些颗粒可能与特化的感觉细胞共同组成磁感应器官。蜜蜂、褐飞虱等昆虫体内亦检测到与细胞结构结合的磁铁矿颗粒，被推测可能参与地磁感知（Pan *et al.*, 2016；Lambinet *et al.*, 2017）。基于磁铁矿的磁极性罗盘模型认为，昆虫可能通过感知地磁场的磁极性（即地磁场矢量方向）进行定向（导航），其体内的磁颗粒感应地磁极性的变化并将其转化为生物信号，从而帮助个体识别方向（Wiltschko and Wiltschko, 1972）。近期在圆结箭蚁 *Cataglyphis nodus* 中磁极性罗盘的发现为该磁颗粒磁感应机制提供了新的佐证（Grob *et al.*，2024），但至今尚缺乏通过实验明确证明的具有磁感应功能的磁颗粒（Edelman *et al.*, 2015；Curdt *et al.*, 2022）。近年来，CRYs/MagR 蛋白复合体介导的磁感应机制逐渐引起关注（Qin *et al.*，2016）。该机制提出 CRYs 与 MagR 蛋白能够形成复合体，可能作为昆虫的磁感应基础，参与地磁信息的感知过程。已有基于转录表达相关性和反向遗传学工具的研究表明，东方粘虫 *Mythimna separata*、小地老虎 *Agrotis ipsilon* 和黄地老虎 *Agrotis segetum* 等迁飞昆虫体内的 MagR 蛋白可能参与其磁定向行为（Chang *et al.*, 2018；王伟弘等，2018；Tong *et al.*，2022），但该机制涉及何种性质磁罗盘尚不明确（图 3）。这些发现不仅为揭示昆虫磁感应分子机制提供了新的研究视角，也凸显了昆虫作为新兴磁感应研究模式生物在反向遗传学应用上的独特优势。

地磁定向是昆虫远距离迁飞定向（导航）的

重要机制之一（Guerra *et al.*, 2014；Dreyer *et al.*, 2018）。地磁场作为一种全天候可用、全球覆盖且在长时间尺度上相对稳定的环境线索，可能在昆虫的迁飞定向与迁飞行为调控中发挥关键作用（Chapman *et al.*，2015；贺静澜等，2018；刘瑞莹等，2018；Wan *et al.*，2020；Zhang *et al.*，2023；高勇勇等，2024）。尤其在阴天或夜间等视觉线索受限的条件下，地磁信息仍可能为昆虫提供稳定的定向参照（Dreyer *et al.*，2018；Mouritsen，2018）。已有证据表明不同昆虫磁感应具有物种特异性，如圆结箭蚁和西方蜜蜂 *Apis mellifera* 可感应磁极性变化（Lambinet *et al.*，2017；Grob *et al.*，2024），帝王蝶则表现出对磁倾角变化的敏感性（Wan *et al.*，2021）。此外，布冈夜蛾已被证实能够整合视觉与地磁信息进行多模态定向，但其所依赖的磁罗盘性质尚不明确（Dreyer *et al.*，2018）。地磁场强度微弱并包含多个参数维度（如强度、倾角与磁极性），为昆虫磁定向行为学研究带来诸多挑战（Mouritsen，2018）。同时，磁定向实验易受电磁噪音等环境因素干扰，对实验设计和数据解读亦提出一定挑战。目前所有磁感应机制仍处于假说验证阶段，针对不同磁罗盘属性所开展的行为学研究在实验范式与技术路径上存在差异，缺乏系统性梳理。为此，本文结合近年来迁飞性昆虫相关研究，系统总结了基于不同磁罗盘机制（磁倾角罗盘与磁极性罗盘）开展磁定向实验的常用技术路线（图 3）、研究方法与关键技术环节，旨在为后续研究提供技术参考，并推动磁感应机制在昆虫迁飞模型中的深入解析。

1 地磁定向研究的一般设置

1.1 地磁场的人工模拟

在磁定向行为实验中，研究人员通常利用亥姆霍兹线圈对实验空间内的磁场进行精确调控。其中应用最广泛的结构形式为一对相互平行且间距等于线圈半径的亥姆霍兹线圈。该装置可在两线圈之间的中心区域（约为线圈半径的 60% 范围内）产生高度均匀的磁场，其空间异质性通常低于 1%。亥姆霍兹线圈中心处的磁感应强度（B）可通过以下公式计算：

$$B = \frac{0.9\times10^{-6}\,\mathrm{T\cdot m}/A\times n\times I}{R}$$

其中，B 的单位为特斯拉（T），R 为线圈半径（单位：m），n 为每个线圈的匝数，I 为流过线圈的电流（单位：A）。需要注意的是，一对亥姆霍兹线圈仅能沿垂直穿过两线圈中心的轴向调控磁场方向。若实验要求控制三维空间内的磁场矢量，则需构建 3 对相互正交排列的亥姆霍兹线圈系统，分别调控 X、Y、Z 3 个方向的磁场分量。为进一步扩大实验区域内的磁场均匀空间，研究中可采用更复杂的螺旋线圈设计，例如 Merritt-4 线圈系统，该系统在每个方向轴上设置 4 个线圈，可将磁场的均匀性区域扩展到约为线圈半径的 110%（Mouritsen，2013）。

线圈的缠绕方式主要分为单缠绕和双缠绕两种。单缠绕线圈是最常见的亥姆霍兹线圈缠绕方式，通常由一根导线在圆形或方形线圈骨架上绕制 n 匝，两组相同的线圈间距为 R（等于线圈半径），当通以同向电流时，可在中心区域产生较为均匀的磁场。双缠绕线圈则是在同一骨架上使用两根彼此独立但参数相同的导线，同时绕出两组 n 匝绕组，通常采用并排排列或同心双层结构。双绕组既可并联同向通电（等效为 $2n$ 匝，增强磁场强度），也可反向通电使磁场彼此抵消，生成电流存在而磁场消除的“假场”（Sham field）。当前的磁感应行为研究中，采用双缠绕线圈系统具有明显优势。其不仅有助于提高磁场均匀性，还能通过反向通电方式构建有效的对照条件，使实验具备更高的控制精度与可重复性，同时双缠绕结构为双盲实验设计提供了可靠的物理支持（Mouritsen，2013）。

本团队前期部分实验采用了定制的单缠绕或双缠绕三维亥姆霍兹线圈磁场模拟系统，线圈的外部尺寸为 1 200 mm × 1 100 mm × 1 000 mm，包括两个绕组（Zhang *et al.*，2022，2023）。每个绕组的冷态直流电阻为 2 Ω，线圈的绝缘电阻超过 10 MΩ。沿 X、Y 和 Z 轴中心点的磁场强度超过 10GS@6A（最大电流）。φ180 mm × 180 mm × 180 mm 空间配置内的均匀性保持在 1%。实验开始前，使用标准通用型三维磁通门计（精度：±1 nT）

测量有效空间磁场参数。使用三通道高精度可编程直流电源，将 3 个通道分别连接到与 *X*、*Y*、*Z* 轴相关线圈，通过调节直流电流大小改变 *X*、*Y*、*Z* 线圈参数以调节空间磁场。

1.2　昆虫飞行模拟系统

目前，大多数研究采用配备光学编码器的飞行模拟器作为研究迁飞昆虫定向行为的测定装置（Dreyer *et al.*，2018；Wan *et al.*，2021）。此外，部分研究采用摄像系统记录迁飞昆虫的飞行定向行为（Xu *et al.*，2017；Chang *et al.*，2019），二者均可实现飞行定向数据的量化和自动化记录。以本团队使用的基于光学编码器的飞行模拟系统和鳞翅目昆虫为例，飞蛾可在模拟器内绕悬挂点所在中轴自由旋转，其方位角通过分辨率为 0.9°的编码器系统进行测量。飞行模拟器的编码系统由 100 线码盘和光学编码器（HKT30）构成：飞蛾飞行时带动连接的碳纤维棒转动，从而驱动码盘旋转，角度变化被光学编码器实时捕捉并记录。该系统可记录个体飞蛾相对于磁北方向的瞬时定向角度，并通过本团队自主开发的专用记录软件将数据以角度值的形式输出并以文本文件储存于计算机中（Chen *et al.*，2023）。所使用的编码器由非磁性材料制成，以避免对地磁实验环境的干扰，记录频率为每秒 5 次。该软件具备图形化界面，能够连续监测飞蛾的方位角和飞行状态，并据此重建完整的飞行路径轨迹。编码器连接到支撑飞蛾的轴，该轴长 150 mm，直径 1 mm，由碳纤维材料制成，并包裹在碳纤维管中以保护其结构。飞行模拟器主体的尺寸与实验目的及昆虫体型有关，本团队选择直径 400 mm、高度 500 mm、厚度 5 mm 的不透光 PVC 圆柱桶（桶外覆盖白色墙纸）作为飞行模拟器主体。整个飞行模拟装置被放置在一个顶面边长 500 mm，厚度 10 mm 的方形木箱上，木箱表面覆盖黑色遮光布。光学编码器被固定在上方的亚克力罩上，其下方连接的碳纤维棒末端用锉刀削磨成尖端，以便于悬挂测试飞蛾（图 4）。

实验中使用吊杆将昆虫个体固定于短碳纤维棒上，吊杆根据待测昆虫体型大小定制。吊杆由易于变形且无磁性的黄铜丝（直径：0.5 mm）

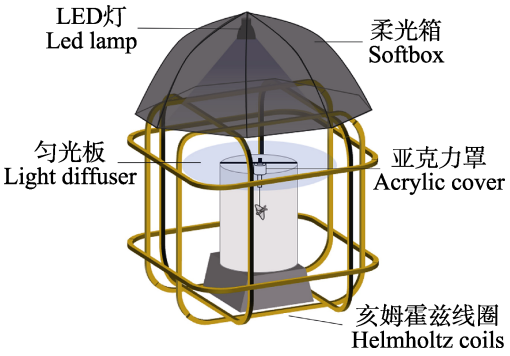

图 4　迁飞昆虫磁定向行为实验装置

Fig. 4　Experimental apparatus for studying magnetic orientation behavior in migratory insects

飞蛾被固定于飞行模拟器中心垂直轴，可自由旋转，其飞行定向角度通过光学编码器记录。

The moth was tethered to the vertical axis at the center of the flight simulator, allowing free rotation. Its heading direction was continuously recorded using an optical encoder.

与轻质、具一定硬度与延展性的四氟毛细管（内径：1.0 mm，外径：1.4 mm）构成。为避免实验误差，所有吊杆在长度与质量上均保持一致。根据固定方式的不同，吊杆末端设计为 U 型或 L 型两种结构。U 型吊杆的制作方法如下（以草地贪夜蛾体型大小为例）：取约 20 mm 长的铜丝与 20 mm 长的四氟毛细管，将铜丝对折后插入毛细管中，使约 3 mm 铜丝外露，外露部分弯曲成 U 型，以贴合试验昆虫胸、腹部交界处（图 5：A）。L 型吊杆的制作方法如下：同样取 20 mm 铜丝与 20 mm 四氟毛细管，在铜丝一端约 7 mm 处对折后插入四氟毛细管中，使约 6 mm 铜丝外露，外露部分弯曲成 L 形，用于贴合实验个体背部（图 5：B）。

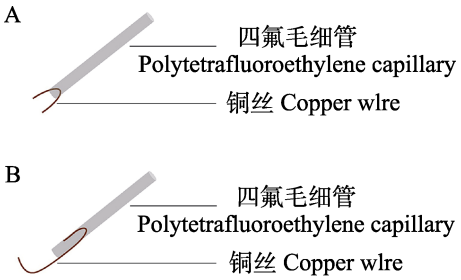

图 5　悬挂吊杆

Fig. 5　Tethering rod

A. U 型吊杆；B. L 型吊杆。

A. U-shaped tethering rod; B. L-shaped tethering rod.

在固定昆虫个体前，需使用柔软毛刷轻轻去除成虫胸腹连接处或背部的鳞片，以增强吊杆粘附的牢固性。随后，将吊杆铜丝末端蘸取适量速干强力胶水，过少可能导致飞行过程中昆虫脱杆，过多则可能外溢至翅基部，干扰昆虫正常飞行能力。将已蘸胶水的吊杆末端固定于昆虫胸腹交界处（U 型吊杆）或背部（L 型吊杆），确保吊杆在昆虫体轴中线上并垂直于昆虫体轴。待胶水固化后，将吊杆另一端插入飞行模拟器下方的碳纤维棒中，确保昆虫在飞行状态下身体保持水平，飞行姿态稳定。

1.3 实验装置光照条件控制

为研究不同光波长对昆虫磁感应的影响，通常选择光学滤光片或特定波长 LED 灯来实现。如 Guerra 等（2014）使用光学滤光片控制帝王蝶定向实验的光照波长范围。在其实验中，通过特定滤光片截止或包括 380-420 nm 的紫外及蓝光。该研究表明，帝王蝶的磁定向行为依赖 380-420 nm 波长范围光照，进一步验证了隐花色素在磁感应中的关键作用（Guerra *et al.*，2014）。随着 LED 灯技术的发展和成本的降低，通过 LED 灯控制光的波长范围正越来越普遍。如 Bazalova 等（2016）测试美洲大蠊在磁场水平方向改变处理下的磁躁动表型（Magnetically induced restlessness），使用了不同波长光源，分析不同光强和光谱范围对其磁感应能力的影响。研究表明磁感应依赖所需的敏感波长范围约处于 365-505 nm，在 505 nm 左右，蟑螂的磁躁动现象仍然显著，但在 528 nm 未观察到显著的磁躁动。

为确保光照处理的空间均匀性并避免由点光源引入其他定向线索，光源系统中采用匀光板与柔光系统（Lighting diffuser system）。以本团队研究中使用的一组可调强度的全光谱 LED 灯模拟光照环境为例，光源被固定在一个 900 mm 直径的 GODOX 柔光箱（神牛摄影器材有限公司；中国深圳）内，以确保实验场地内光线分布均匀。柔光箱被固定在亥姆霍兹线圈上，模拟器位于线圈中心，模拟器顶部额外安置匀光板，以进一步消除局部高亮或点光斑对定向行为的干扰，从而保证昆虫个体在实验过程中获得均匀、无方向性信息的光照。

值得一提的是，在有光照的实验体系下，部分昆虫的季节性定向行为需要通过整合磁场与其他线索（如视觉线索）实现，如基于视觉地标与地磁信息整合的布冈夜蛾飞行定向研究中，在飞行模拟器内侧设置模拟山峰形状的黑色三角及模拟地平线的黑色圆环（Dreyer *et al.*，2018）。

1.4 统计分析和数据可视化

统计分析和图表生成可使用 R（版本 4.4.0，https://www.r-project.org；Circular 包）实现（亦可通过其他编程语言实现）。本团队采用结合 Bootstrap 法置信区间估计的自定义脚本，用于 Moore's modified Rayleigh test（MMRT），以对飞蛾飞行定向实验数据进行统计分析。MMRT 是一种在定向行为研究中广泛应用的非参数检验，其综合考虑个体的平均方向与定向性（向量长度），可作为 Rayleigh 检验的替代方法。该方法通过参数 R^*（在圆形回归中作为 r 的经标准化处理的替代统计量）评估群体是否存在显著的定向趋势，其中 R^* 用于量化群体内部的定向强度，MV（Mean vector）表示群体的秩加权平均方向。极坐标图中（图 6），每一条向量代表一只蛾的平均飞行方向与定向性（r 值），向量长度反映该个体在特定方向上保持飞行的时间比例，范围从 $r = 0$（完全无定向）到 $r = 1$（完全定向）。MMRT 需对每个个体的平均方向与 r 值进行分析，以计算群体水平的 MV。需注意，R^* 的数值大小受样本量影响，解释结果时应予以考虑。

如图 6 极坐标中，显示了每个个体的向量，每个向量代表个体飞蛾的平均飞行定向方向和定向强度（r 值）。向量长度反映了飞蛾维持特定方向的时间比例，从 $r = 0$（完全无定向）到 $r = 1$（完全定向）。

2 地磁定向的行为学实验

地磁场的磁极性、磁倾角、磁偏角和地磁强度均可为动物迁徙提供稳定的方向或位置信息（Lohmann *et al.*，2022）。大量研究表明，昆虫在迁飞过程中可能通过整合多种地磁参数（如磁

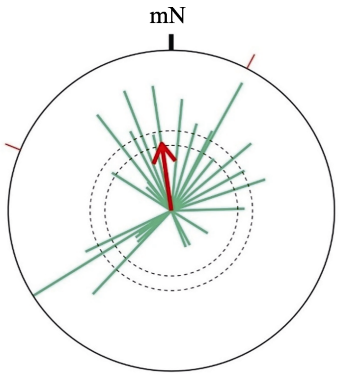

图 6　草地贪夜蛾在飞行模拟器中的飞行定向分布（Chen *et al.*，2023）

Fig. 6　Flight orientation distribution of fall armyworms in the flight simulator（Chen *et al.*, 2023）

图中每个绿色向量长度代表个体的定向性（r），范围从 0 到 1，圆圈最外边缘对应 $r = 1$，粗体的红色平均向量（MV）箭头表示个体定向的加权平均值。R^*值量化了 MV 的定向性，虚线圆圈表示统计显著性所需的 R^*值，半径分别对应 $P < 0.05$（内圈）和 $P < 0.01$（外圈）。圆圈外层红色线段表示 95%置信区间，每个图的外半径对应 $R^* = 2.5$，mN 表示磁北（Chen *et al.*，2023）。

The length of each vector in the figure represents the individual's directedness (r), ranging from 0 to 1, with the outer edge of the plot corresponding to $r = 1$. The thick mean vector (MV) arrow represents the weighted average of individual orientations. The R^* value quantifies the directedness of the MV. The dashed circles represent the required R^* values for statistical significance, with radii corresponding to $P < 0.05$ and $P < 0.01$. The outer red line segments of the circles represent the 95% confidence intervals, with the outermost radius of each plot corresponding to $R^* = 2.5$. mN denotes the magnetic north (Chen *et al.*, 2023).

倾角和磁极性等）实现高精度导航（Lohmann *et al.*，2007；Guerra *et al.*，2014；Dreyer *et al.*，2018；Mouritsen，2018；Fleischmann *et al.*，2020）。值得注意的是，涉及不同空间尺度定向（导航）的昆虫可能演化出差异化的地磁信息利用策略：如远距离迁飞性昆虫可能对磁倾角更为敏感，而短距离的归巢行为涉及的磁定向（导航）则更倾向于利用地磁极性信息（Chapman *et al.*，2015；Fleischmann *et al.*，2020；Grob *et al.*，2024）。

2.1　地磁场水平分量偏转角度实验

通常利用磁场水平分量偏转角度或反转实验探索昆虫是否存在磁定向行为，进而再通过后续针对磁倾角和磁极性罗盘的行为学实验判定磁罗盘性质。在实验中，通过调节电流改变地磁场的水平分量方向（固定角度偏转或反转 180°），同时严格保持磁场总强度和垂直分量不变，以观察昆虫在飞行模拟器中的定向反应。

Dreyer 等（2018）率先在实验室中构建了测定布冈夜蛾定向的飞行模拟器系统，该系统可操控飞蛾所处环境中的视觉地标与地磁场方向。通过改变地磁水平分量角度，发现布冈夜蛾的飞行定向行为受到地磁线索的显著影响，当提供的视觉提示物方向与地磁方向一致时，飞蛾能够保持稳定定向，而当两者发生冲突时，飞蛾的群体定向丧失（图 7）。因此，该研究证明布冈夜蛾可整合视觉与地磁信息进行定向，显示出灵活的多模态导航能力。这一结果强调了昆虫在迁飞过程中的定向行为可能不仅依赖单一的地磁场，还可能动态整合其他环境线索，以在复杂环境中实现稳定定向（导航）。该类探索性实验虽揭示了昆虫对地磁方向变化的行为响应，但尚无法直接区分其依赖的是磁极性罗盘还是磁倾角罗盘。这是因为在调整地磁水平分量方向时，两种罗盘机制理论上都会引发方向感知的变化。因此，若要进一步明确昆虫所使用的磁定向机制，还需在此基础上设计更具针对性的实验范式，本文将在第 2.2 节与第 2.3 节中进一步梳理两类磁罗盘在物理特性与行为响应方面的差异，以促进探究其磁感应机制的具体类型。

2.2　基于磁倾角罗盘的定向行为验证

与磁极性罗盘不同，磁倾角罗盘更侧重于感知地磁力线的俯仰方向，动物只需判断磁力线是指向身体上方还是下方，便可在大尺度迁飞过程中维持相对稳定的定向方向。该机制不依赖于磁极位置，而是通过感知倾角变化判断。通过精确调控电流，在保持地磁场强度与水平分量恒定的前提下，仅调整地磁场垂直分量大小，从而实现磁倾角的角度改变。

目前关于迁飞昆虫感知磁倾角的最直接证据来自于对帝王蝶的研究。Guerra 等（2014）通过仅反转磁场的垂直分量以改变磁倾角，发现帝王蝶的群体定向发生了与之对应的约 180°反转（图 8）。该结果表明，磁倾角本身即可作为昆

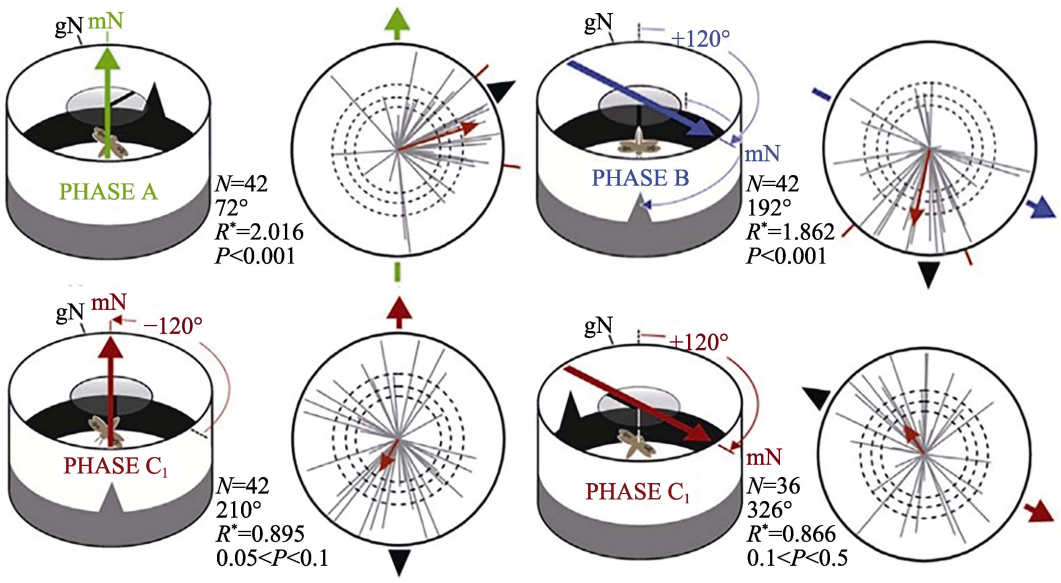

图 7　地磁水平分量角度偏转和反转实验下的布冈夜蛾定向行为（Dreyer *et al.*，2018）

Fig. 7　Orientation behavior of bogong moth under horizontal geomagnetic component rotation and reversal assay (Dreyer *et al.*, 2018)

图中，彩色箭头表示地磁场位置，黑色箭头表示视觉地标，*N* 为样本量。每个圆图中的红色箭头（MV）表示所有个体平均方向，并按其平均向量长度加权（Moore's modified Rayleigh test）。MV 的定向性由 R^* 值表示。虚线半径分别对应 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P < 0.001$。gN 表示地理北，mN 表示地磁北（Dreyer *et al.*，2018）。

In the figure, colored arrows indicate the magnetic field position, while black arrows indicate visual landmarks. *N* is the sample size. The red arrow (MV) in each circle represents the mean direction of all individual moths, weighted by their mean vector lengths (Moore's modified Rayleigh test). The directedness of MV is indicated by the R^* value. The dashed radii correspond to $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. gN denotes the geographic north, and mN denotes the magnetic north (Dreyer *et al.*, 2018).

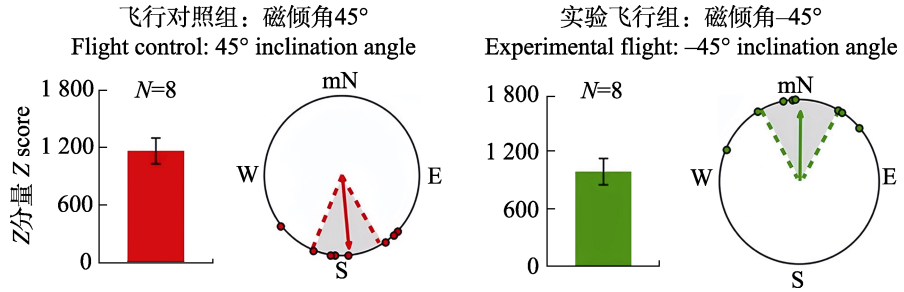

图 8　帝王蝶基于磁倾角罗盘的飞行定向行为（Guerra *et al.*，2014）

Fig. 8　Inclination compass-based flight orientation in monarch butterflies（Guerra *et al.*, 2014）

Z 值表示 Rayleigh 检验的统计量，其计算公式为 $Z = nr^2$，其中 *N* 为实验样本量，*r* 为平均向量长度。将 *Z* 值作为定向性强度的衡量指标，当 $Z \geqslant 500$ 时，飞行被判定为强定向；$Z < 500$ 时则视为无定向。在每个极坐标图中，外圈彩色圆点表示个体的飞行方向，彩色箭头表示群体平均方向，阴影区域表示 95%置信区间，mN 表示地磁北（Guerra *et al.*, 2014）。

The *Z* component refers to the critical value of the Rayleigh test. The *Z* value is calculated as $Z = nr^2$, where *n* is the number of experimental samples and *r* is the length of the mean vector. Using Z as a measure of directionality, flights with $Z \geqslant 500$ are considered strongly oriented, while those with $Z < 500$ are regarded as disoriented. In each circular diagram, the colored circles on the outer line indicate individual flight directions, the colored arrow represents the group mean direction, the shaded area denotes the 95% confidence interval, and mN indicates magnetic north (Guerra *et al.*, 2014).

虫的独立定向线索。但需要指出的是，Guerra 等（2014）的研究存在样本量偏小的问题，限制了结果的统计效力。为获得更为稳健的行为学结论，建议未来实验中每组样本量应达到 30 以上，以确保统计检验的可靠性和可重复性。在鸟类中，围绕磁倾角罗盘机制的行为学研究已十分深

入，相关实验为磁感应机制提供了丰富的生物学证据。相比之下，昆虫磁倾角罗盘相关研究仍在起步阶段，亟需进一步深入。

2.3　基于磁极性罗盘的定向行为验证

在保持地磁场总强度和 X、Y、Z 分量强度不变的情况下，反转 X、Y、Z 方向以改变地磁场的极性。通过观察昆虫的定向行为响应，以验证昆虫是否具备感知磁极性信息的能力。

Grob 等（2024）近期对圆结箭蚁所开展的实验证实了昆虫亦具备磁极性罗盘。研究团队在蚁巢附近搭建了大型亥姆霍兹线圈系统，为实验个体提供了可控的地磁环境。在实验设计中，研究人员通过精确调节电流方向，实现了对蚂蚁所处磁场的磁极性反转，而各分量和磁场总强度保持恒定。实验过程中，研究人员利用高分辨率摄像系统实时记录蚂蚁的学习行走行为。结果发现，当地磁极性被反转后，蚂蚁的回头凝视方向发生了 180°翻转，这一现象表明，蚂蚁不仅能够识别地磁极性，还可将其整合至路径积分机制中，以实现精确的定向（导航）（图 9）。在迁飞昆虫的飞行行为磁定向研究中亦可参照圆结箭

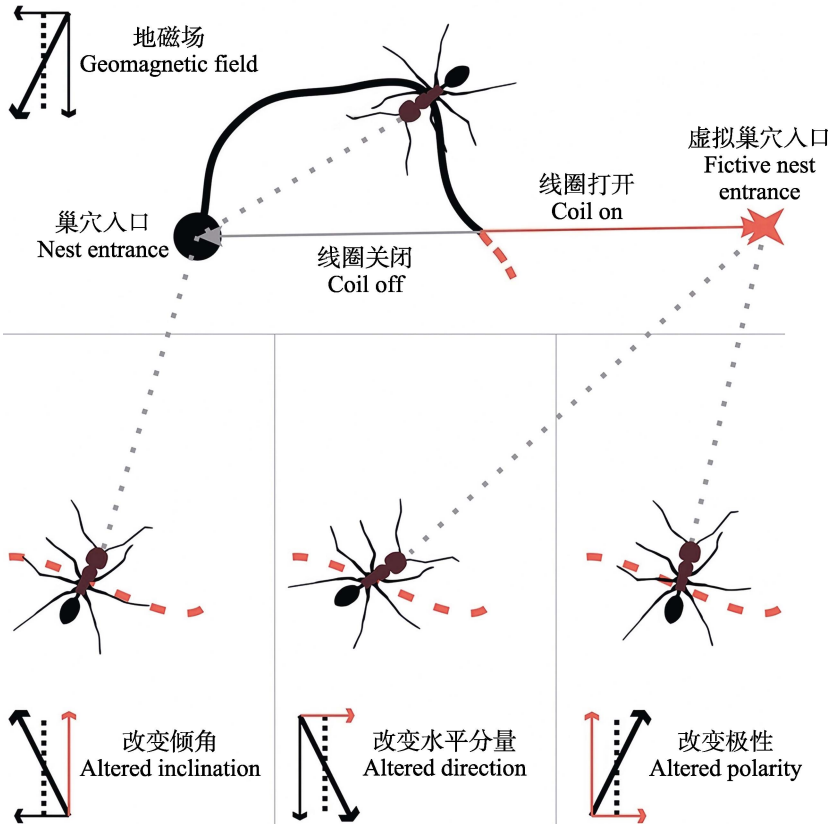

图 9　圆结箭蚁分别在自然和磁极性反转地磁场条件下的学习行走行为（修改自 Grob *et al.*，2024）

Fig. 9　Learning walk behavior of *Cataglyphis nodus* under natural and polarity-reversed geomagnetic field conditions (modified from Grob *et al.*, 2024)

蚂蚁在自然地磁场条件下于实验台上进行学习行走（黑线）。当测试个体完成至少一次旋转后，开启线圈，蚂蚁在改变后的磁场条件下继续学习行走（红线）。下方以红色标示了不同实验条件下的行为差异。在实验中，分别反转地磁场的水平分量、垂直分量或两者同时反转，从而产生不同的实验磁场条件：改变水平分量方向（中图）、仅改变倾角（左图）或仅改变极性（右图）（Grob *et al.*，2024）。

Ants performed learning walks on the experimental table under natural GMF conditions (black line). After the test ant performed at least one pirouette, the coil was switched on and the ant continued its learning walk (red line). The different behavioral responses under experimental conditions are highlighted in red below. In the experiments, either the horizontal component of the magnetic field, or the vertical component, or both were inverted, resulting in different experimental magnetic conditions: Altered direction (middle), or only altered inclination (left), or only altered polarity (right) (Grob *et al.*, 2024).

蚁的实验设置，如通过该设置探究布冈夜蛾的磁定向是否基于磁极性罗盘实现（Dreyer *et al.*, 2018）。

3 地磁定向的生物物理学实验

地磁定向的生物物理学实验旨在阐明动物感知与利用地磁场进行定向和导航的物理基础及信号转导机制。鸟类、昆虫等多类动物的地磁感应能力相继得到验证（Wiltschko and Wiltschko，1972；王毅男等，2005；Dreyer *et al.*，2018；Mouritsen，2018；Grob *et al.*，2024）。随着学科交叉的不断深入，涉及定向行为的磁倾角罗盘和磁极性罗盘表型被广泛纳入磁感应生物物理学机制研究，通过进一步结合基于自由基对机制、磁颗粒机制及 CRYs/MagR 蛋白复合体机制假说的鉴别方法（Shaw *et al.*, 2015；Pan *et al.*, 2016；Chang *et al.*，2018；Tong *et al.*，2022；Leberecht *et al.*，2023），从宏观到微观，共同构成了地磁定向生物物理学实验的常用方法体系。由于目前 CRYs/MagR 蛋白复合体机制假说在昆虫磁感应研究中主要基于 MagR 的反向遗传学实验进行验证，且其罗盘性质尚不明确，故此处围绕另外两种磁感应假说介绍。

3.1 磁倾角罗盘涉及的自由基对机制探究实验

夜间迁飞鸣禽依赖光的磁罗盘感知易受微弱射频电磁噪音的影响，该发现支持了基于自由基对的磁感应机制，CRY 是目前被证实的最可能介导基于该机制的关键磁感应蛋白（Xu *et al.*, 2021）。覆盖 kHz 至 MHz 频段的微弱射频电磁噪音可特异性干扰自由基对体系中自旋态间跃迁的量子相干过程，从而影响其磁感应功能，而该类干扰对基于磁颗粒的磁感应机制几乎无效。因此，可通过施加该类射频电磁噪音处理，进行基于磁倾角罗盘表型的自由基对磁感应机制验证和探究（Leberecht *et al.*，2022，2023）。

射频电磁噪音干扰处理主要涉及时变电磁场的产生与测量，以 Leberecht 等（2022）利用欧歌鸽 *Sylvia atricapilla* 磁定向表型开展的射频电磁噪音处理实验为例：每日在测量亥姆霍兹线圈产生的静磁场后，利用校准的有源环形天线（150 kHz-400 MHz）和有源双锥天线（9 kHz-300 MHz）分别检测实验舱内射频场的磁场与电场分量，并通过信号与频谱分析仪记录 1 min 的谱线（分为“平均值”和“最大保持”两种模式）。实验所用的宽带噪声由信号发生器（9 kHz-6 GHz）产生，频谱范围为 75-85 MHz（中心频率约 80 MHz，带宽 10 MHz）。在射频场处理条件下输出 RMS 电压 37 mV 作为处理组，对照组 RMS 设置为 15 nV。需特别注意不同物种所需的射频频谱范围不同（Leberecht *et al.*，2023）。信号经宽带功率放大器放大至约 45 dB 增益，并通过墙板引入实验舱，随后传递至定制带通滤波器和功率分配器，再通过同轴电缆绕制的单匝环形线圈作为天线施加到实验装置（如 Emlen 漏斗）中心。此单环磁线圈有效地在实验环境中产生宽带电磁噪音。对比自然静磁场条件与射频电磁噪音干扰条件下的待测对象的定向行为表型，可以检测磁罗盘是否为依赖光激发的自由基对机制。该方法不仅可用于鉴定自由基对磁感应机制，同时反映了电磁干扰对动物迁徙（迁飞）行为的潜在生态影响。

3.2 磁极性罗盘涉及的磁颗粒机制探究实验

磁颗粒机制认为磁铁矿颗粒为动物响应磁感应提供了物理基础（Kirschvink *et al.*，2001）。迄今为止，已有研究在多种动物组织中检测到磁颗粒的存在（Walker *et al.*，1997；Diebel *et al.*，2000；Wiltschko *et al.*，2002；Pan *et al.*，2016），并有越来越多的证据表明昆虫触角可能富含磁颗粒并参与磁感应（Grob *et al.*，2024）。除显微观察外，目前验证磁颗粒机制的经典行为学方法主要是瞬时强磁脉冲实验（Kirschvink *et al.*，2001；Shaw *et al.*，2015），该方法理论上对自由基对机制无效（Wiltschko *et al.*，2002），但可以通过沿特定方向施加强磁脉冲重新取向单畴磁铁矿晶体的磁偶极矩（Kirschvink，1983；Kirschvink and Walker，1985），从而可能向神经系统传递错误的磁信息并引发定向行为的改变。已有实验证实，磁脉冲能够改变多类动物的定向行为，包括海龟（Irwin and Lohmann，2005）、

龙虾（Ernst and Lohmann，2016）、蝙蝠 *Eptesicus fuscus* 和鼹鼠 *Fukomys anselli* 等（Holland *et al.*，2008）。因此，磁脉冲实验被视为检验磁极性罗盘的有效方法，理论上亦可推广应用于迁飞昆虫磁颗粒机制的验证研究。

磁脉冲实验中使用到的仪器主要是脉冲磁化仪，以白喉石鹏*Oenanthe oenanthe* 的实验为例，脉冲磁化仪的线圈（直径 50 mm）固定在泡沫块中。使用脉冲磁力计在每个实验日检查脉冲磁场的功能及其特征强度。实验中，脉冲的磁场线与鸟喙垂直，在鸟喙位置产生的磁场大概在 1.5 ms 内上升到峰值 100 mT，并在 8 ms 内衰减。对于对照组，实验构建了一个类似的泡沫块，通过手指敲击泡沫块模拟充磁的声音（Karwinkel *et al.*，2022），或可使用双缠绕的线圈产生相反的可自我抵消的“假场”。基于磁定向实验判定磁脉冲是否对受试对象定向行为产生影响，以判定该受试对象磁定向行为是否基于磁颗粒磁感应机制。

为进一步判定磁颗粒性质，可开展磁学检测实验。常用仪器包括超导量子干涉仪（Superconducting quantum interference device，SQUID）和振动样品磁强计（Vibrating sample magnetometer，VSM）（Pan *et al.*，2016；Gao *et al.*，2021）。以褐飞虱为例，使用 SQUID（MPMS-7，Quantum Design，USA）进行磁性测量，测量范围为 1×10^{-10}-0.3 Am^2，绝对灵敏度为 1×10^{-10}（场强 0.8 MA/m）和 5×10^{-10} Am^2（场强 4.0 MA/m）。实验可分别获得温度依赖的退磁曲线（T = 10-300 K）和低温条件下的磁滞回线（T = 10 K）。由于环境磁颗粒极易造成污染，实验前必须严格进行样品预处理。除了 SQUID 测量方法以外，还可用 VSM 对样品进行磁性测量与定量分析。以白蚁（*Reticulitermes chinensis* 与 *Odontotermes formosanus*）为例，Gao 等（2021）首先将工蚁个体充分洗涤并保存于 75%（v/v）乙醇中，实验前在 35 ℃下干燥 10 h，再在 39 ℃下干燥 21 h。随后，将个体置于 1.5 mL 离心管内研磨成粉末，并转移至纤维素胶囊中。利用 VSM（Lakeshore Model 8600，USA）在室温下测定其磁滞回线，扫描范围为+20- - 20 kOe，再返回至+20 kOe。实验分别对每个待试种进行 3 次重复测量，并在相同条件下进行空胶囊背景测量，随后扣除本底信号。通过对比处理后样品的磁滞回线，可有效检测和确认白蚁体内磁颗粒的存在与磁性特征。

在 SQUID 与 VSM 宏观磁性测量之后，可在微观水平上直观定位昆虫体内的磁颗粒分布。常用方法是普鲁士蓝染色结合透射电镜观察。普鲁士蓝通过铁离子（Fe^{3+}）与亚铁氰化物反应生成蓝色的铁氰化亚铁沉淀，在透射电镜下进行观察，普鲁士蓝染色区可见高对比度的深色颗粒团簇，从而在组织或细胞切片中实现磁颗粒的可视化定位（谢殿杰等，2021）。然而，需注意普鲁士蓝染色存在假阳性的可能（Curdt *et al.*，2022），且目前尚缺乏关于细胞内磁颗粒具备明确磁感应功能的直接证据（Edelman *et al.*，2015）。这不仅提示在结果解释上需谨慎，也对发展更高分辨率和高特异性的原位磁学检测技术提出了挑战。

4　地磁定向研究的潜在干扰因素及解决方案

昆虫的磁定向行为极易受到多种环境因素的干扰，这些干扰可能导致实验结果出现偏差，甚至造成错误解读（Mouritsen，2018）。首先，昆虫自身的发育阶段（生理状态等）可能会影响其导航能力（Li *et al.*，2023）。其次，在自然环境中，迁飞昆虫通常通过整合地磁、天体、偏振光等多重线索完成高精度导航（图 1），但在实验室条件下模拟这一复杂过程具有较大挑战，即使是微小的外界环境波动，也可能导致定向行为受到影响（Wiltschko and Wiltschko, 1995；Engels *et al.*，2014）。此外，实验装置的完好性与操作规范性亦直接影响数据的可重复性与解读准确性。

昆虫的迁飞导航能力与其发育阶段密切相关，因此实验过程中必须严格控制测试个体的日龄与生理状态。以草地贪夜蛾为例，这种农业重大害虫具备出色的长距离夜间迁飞能力。雷达观测与生理研究显示，其迁飞能力在羽化后 48-72 h

达到峰值，此时飞行肌发育成熟、脂质储备最充足，最适宜进行长距离飞行（Jiang *et al.*，2011；Westbrook *et al.*，2016；Li *et al.*，2023）。对于帝王蝶而言，其迁飞定向行为的改变依赖于更长的适应时间，其典型的春季北迁行为需对环境光、温变化进行特定时长的适应性感应（Zhan *et al.*，2011；Guerra and Reppert，2013），相匹配的磁罗盘机制亦可能在这一过程中逐步“就位”。

电子设备干扰与光源波长差异也是影响昆虫磁定向的重要因素。在实验环境中，电子设备普遍会产生 50 Hz-10 kHz 频率范围的电磁噪音，强度可能跨越不同数量级。而在特定波长范围内的电磁噪音，即使强度在 nT 级别，也足以干扰动物的磁感应行为。其中，尤其要注意 kHz 到 MHz 波段的射频波段电磁噪音（Leberecht *et al.*，2023）。因此，实验设计需充分考虑电磁屏蔽措施以确保数据可靠性。在磁屏蔽室构建中，通常采用高磁导率材料（如坡莫合金）屏蔽低频磁场干扰，同时结合高电导率材料（如铜或铝）接地以有效抑制高频电磁扰动。前者通过导引磁力线实现低频屏蔽，后者则主要依靠涡流效应和趋肤效应削弱高频变化磁场对屏蔽腔体内部的影响，从而在宽频范围内实现对电磁噪音的隔离。在候鸟磁定向研究中，采用接地的铝制屏蔽间进行电磁屏蔽，宽波段射频电磁场强度可降低至 0.01 nT 及以下水平，候鸟季节性定向行为表型显著（Engels *et al.*，2014）。光源波长与磁定向密切相关。如帝王蝶磁感应研究证实，其对磁场方向性信息变化的响应具有明确的光源波长特异性，这与其体内的光敏磁感应蛋白 CRY1 密切相关（Guerra *et al.*，2014；Wan *et al.*，2021）。因此，在开展磁定向行为研究时应严格控制光照条件：建议设立黑暗及全光谱、有效波长、无效波长光源实验组，同时排除环境中的任何潜在光污染。

在使用配有光学编码器的飞行模拟器进行行为实验时，也应注意关键部件的优化与维护。例如，碳纤维连接杆不宜过粗、应保证轴承润滑良好、需确保码盘安装精确，以减少机械阻力和角度测量误差。此外，在行为学实验中，建议采取双盲设计以排除观察者主观偏差，以确保数据的客观性与可重复性。综上，对已知干扰因素进行细致、客观、系统的控制或排除是成功开展昆虫磁定向行为与机制研究的必要条件。

5 展望

昆虫磁定向行为研究作为生物导航机制探索的重要分支，近年来在实验方法与技术手段方面取得了显著进展。本文系统梳理了迁飞性昆虫磁感应研究的主要关键技术体系，在举例经典研究成果所使用方法的同时，结合本团队在昆虫磁生物学研究中的具体实践，对若干关键实验环节提供了额外技术说明。当前昆虫磁定向研究仍面临一系列亟待解决的核心问题，如：磁颗粒机制与自由基对机制之间是否协同作用尚无定论；CRYs/MagR 蛋白复合体机制在磁定向方法框架下的活体验证以及涉及的磁罗盘性质仍需进一步研究；磁感应在昆虫体内的具体作用部位及其信号转导路径仍需深入解析；此外，当前缺乏可在同一生理状态下并行探究多种磁感应系统相互作用的统一实验框架。随着研究的深入，已发现不同昆虫类群在磁感应策略上展现出一定的特异性分化，如帝王蝶的磁倾角罗盘（Wan *et al.*，2021）和布冈夜蛾基于地磁-视觉信息的多线索整合定向策略（Dreyer *et al.*，2018），为探索动物磁感应的普适规律与演化逻辑提供了重要线索和机遇。

综上，迁飞昆虫凭借其轻量化神经系统、迁飞生物学意义、高效反向遗传学工具、较短的世代周期和强大的生殖力，将有望成为磁定向及磁感应机制研究的理想模型。本文为该领域研究者提供了较为系统的方法学借鉴。伴随相关技术与实验精度的持续提升、神经分子工具的不断发展，以及跨学科合作的不断深化，基于迁飞昆虫的磁定向和磁感应机制研究有望在机制解析、模型构建，甚至仿生学应用等方面实现新的突破：这不仅有望为生物磁感应涉及的量子生物学理论提供重要实验生物学证据；同时，也将在生物多样性保护、农业害虫监测与智慧农业及仿生学等领域展现出广阔的应用价值（Wan *et al.*，2025）。

参考文献 (References)

Alken P, Thébault E, Beggan CD, Amit H, Aubert J, Baerenzung J, Bondar TN, Brown WJ, Califf S, Chambodut A, Chulliat A, Cox GA, Finlay CC, Fournier A, Gillet N, Grayver A, Hammer MD, Holschneider M, Huder L, Hulot G, Jager T, Kloss C, Korte M, Kuang W, Kuvshinov A, Langlais B, Léger JM, Lesur V, Livermore PW, Lowes FJ, MacMillan S, Magnes W, Mandea M, Marsal S, Matzka J, Metman MC, Minami T, Morschhauser A, Mound JE, Nair M, Nakano S, Olsen N, Pavón-Carrasco FJ, Petrov VG, Ropp G, Rother M, Sabaka TJ, Sanchez S, Saturnino D, Schnepf NR, Shen X, Stolle C, Tangborn A, Tøffner-Clausen L, Toh H, Torta JM, Varner J, Vervelidou F, Vigneron P, Wardinski I, Wicht J, Woods A, Yang Y, Zeren Z, Zhou B, 2021. International geomagnetic reference field: The thirteenth generation. *Earth Planets Space*, 73(1): 49.

Bazalova O, Kvicalova M, Valkova T, Slaby P, Bartos P, Netusil R, Tomanova K, Braeunig P, Lee HJ, Sauman I, Damulewicz M, Provaznik J, Pokorny R, Dolezel D, Vacha M, 2016. Cryptochrome 2 mediates directional magnetoreception in cockroaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(6): 1660–1665.

Chang H, Guo JL, Fu XW, Shen XJ, Hou YM, Wu KM, 2018. Molecular characterization and expression profiles of *IscA1* gene in a long-distance migrant, *Agrotis segetum*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 21(4): 1299–1306.

Chang H, Guo JL, Fu XW, Hou YM, Wu KM, 2019. Orientation behavior and regulatory gene expression profiles in migratory *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Behavior*, 32(1): 59–67.

Chapman JW, Nesbit RL, Burgin LE, Reynolds DR, Smith AD, Middleton DR, Hill JK, 2010. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. *Science*, 327(5966): 682–685.

Chapman JW, Reynolds DR, Wilson K, 2015. Long-range seasonal migration in insects: Mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecology Letters*, 18(3): 287–302.

Chen H, Wan GJ, Li JC, Ma YB, Reynolds DR, Dreyer D, Warrant EJ, Chapman JW, Hu G, 2023. Adaptive migratory orientation of an invasive pest on a new continent. *iScience*, 26(12): 108281.

Curdt F, Haase K, Ziegenbalg L, Greb H, Heyers D, Winklhofer M, 2022. Prussian blue technique is prone to yield false negative results in magnetoreception research. *Scientific Reports*, 12(1): 8803.

Dacke M, Baird E, Byrne M, Scholtz CH, Warrant EJ, 2013. Dung beetles use the milky way for orientation. *Current Biology*, 23(4): 298–300.

Dacke M, Bell ATA, Foster JJ, Baird EJ, Strube-Bloss MF, Byrne MJ, El Jundi B, 2019. Multimodal cue integration in the dung beetle compass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(28): 14248–14253.

Diebel CE, Proksch R, Green CR, Neilson P, Walker MM, 2000. Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature*, 406(6793): 299–302.

Dreyer D, Frost B, Mouritsen H, Günther A, Green K, Whitehouse M, Johnsen S, Heinze S, Warrant E, 2018. The earth's magnetic field and visual landmarks steer migratory flight behavior in the nocturnal Australian bogong moth. *Current Biology*, 28(13): 2160–2166.

Edelman NB, Fritz T, Nimpf S, Pichler P, Lauwers M, Hickman RW, Papadaki-Anastasopoulou A, 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 of the United States of America*, 112(1): 262–267.

Engels S, Schneider NL, Lefeldt N, Hein CM, Zapka M, Michalik A, Elbers D, Kittel A, Hore PJ, Mouritsen H, 2014. Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 509(7500): 353–356.

Ernst DA, Lohmann KJ, 2016. Effect of magnetic pulses on Caribbean spiny lobsters: Implications for magnetoreception. *Journal of Experimental Biology*, 219(12): 1827–1832.

Fleischmann PN, Grob R, Rössler W, 2020. Magnetoreception in Hymenoptera: Importance for navigation. *Animal Cognition*, 23(6): 1051–1061.

Gao YY, Wen P, Cardé RT, Xu H, Huang QY, 2021. In addition to cryptochrome 2, magnetic particles with olfactory co-receptor are important for magnetic orientation in termites. *Communications Biology*, 4(1): 1121.

Gao YY, Xu H, Lei X, Huang QY, 2024. Research progress on magnetic orientation behavior and magnetoreception mechanisms in animals. *Acta Ecologica Sinica*, 44(24): 11512–11522. [高勇勇, 徐焕, 雷忻, 黄求应, 2024. 动物磁定向行为与磁感应机制研究进展. 生态学报, 44(24): 11512–11522.]

Grob R, Wegmann JW, Rössler W, Fleischmann PN, 2024. *Cataglyphis* ants have a polarity-sensitive magnetic compass. *Current Biology*, 34(24): 5833–5838.

Guerra PA, Gegear RJ, Reppert SM, 2014. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications*, 5: 4164.

Guerra PA, Reppert SM, 2013. Coldness triggers northward flight in remigrant monarch butterflies. *Current Biology*, 23(5): 419–423.

He JL, Wan GJ, Zhang M, Pan WD, Chen FJ, 2018. Progress in the study of geomagnetic responses of organisms. *Progress in*

Biochemistry and Biophysics, 45(7): 689–704. [贺静澜, 万贵钧, 张明, 潘卫东, 陈法军, 2018. 生物地磁响应研究进展. 生物化学与生物物理进展, 45(7): 689–704.]

Holland RA, Kirschvink JL, Doak TG, Wikelski M, 2008. Bats use magnetite to detect the earth's magnetic field. *PLoS ONE*, 3(2): e1676.

Hore PJ, Mouritsen H, 2016. The radical-pair mechanism of magnetoreception. *Annual Review of Biophysics*, 45: 299–344.

Hu G, Lim KS, Horvitz N, Clark SJ, Reynolds DR, Sapir N, Chapman JW, 2016. Mass seasonal bioflows of high-flying insect migrants. *Science*, 354(6319): 1584–1587.

Huang JR, Feng HQ, Alistair Drake V, Reynolds DR, Gao BY, Chen FJ, Zhang GY, Zhu JS, Gao YB, Zhai BP, Li GP, Tian CH, Huang B, Hu G, Chapman JW, 2024. Massive seasonal high-altitude migrations of nocturnal insects above the agricultural plains of East China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(18): e2317646121.

Irwin WP, Lohmann KJ, 2005. Disruption of magnetic orientation in hatchling loggerhead sea turtles by pulsed magnetic fields. *Journal of Comparative Physiology. A Neuroethology*, *Sensory*, *Neural*, *and Behavioral Physiology*, 191(5): 475–480.

Jiang XF, Luo LZ, Zhang L, Sappington TW, Hu Y, 2011. Regulation of migration in *Mythimna separata* (Walker) in China: A review integrating environmental, physiological, hormonal, genetic, and molecular factors. *Environmental Entomology*, 40(3): 516–533.

Karwinkel T, Winklhofer M, Christoph P, Allenstein D, Hüppop O, Brust V, Bairlein F, Schmaljohann H, 2022. No apparent effect of a magnetic pulse on free-flight behaviour in northern wheatears (*Oenanthe oenanthe*) at a stopover site. *Journal of the Royal Society Interface*, 19(187): 20210805.

Kirschvink JL, 1983. Biogenic ferrimagnetism: A new biomagnetism// Kirschvink JL (ed.). Biomagnetism: An Interdisciplinary Approach. Boston, MA: Springer US. 501–531.

Kirschvink JL, Walker MM, Diebel CE, 2001. Magnetite-based magnetoreception. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(4): 462–467.

Kirschvink JL, Kobayashi-Kirschvink A, Woodford BJ, 1992. Magnetite biomineralization in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(16): 7683–7687.

Kirschvink JL, Walker MM, 1985. Particle-size considerations for magnetite-based magnetoreceptors//Kirschvink JL (ed.). Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms: A New Biomagnetism. Boston, MA: Springer US. 243–254.

Lambinet V, Hayden ME, Reid C, Gries G, 2017. Honey bees possess a polarity-sensitive magnetoreceptor. *Journal of Comparative Physiology, A Neuroethology*, *Sensory*, *Neural*, *and Behavioral Physiology*, 203(12): 1029–1036.

Leberecht B, Kobylkov D, Karwinkel T, Döge S, Burnus L, Wong SY, Apte S, Haase K, Musielak I, Chetverikova R, Dautaj G, Bassetto M, Winklhofer M, Hore PJ, Mouritsen H, 2022. Broadband 75-85 MHz radiofrequency fields disrupt magnetic compass orientation in night-migratory songbirds consistent with a flavin-based radical pair magnetoreceptor. *Journal of Comparative Physiology. A Neuroethology*, *Sensory*, *Neural*, *and Behavioral Physiology*, 208(1): 97–106.

Leberecht B, Wong SY, Satish B, Döge S, Hindman J, Venkatraman L, Apte S, Haase K, Musielak I, Dautaj G, Solov'yov IA, Winklhofer M, Mouritsen H, Hore PJ, 2023. Upper bound for broadband radiofrequency field disruption of magnetic compass orientation in night-migratory songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(28): e2301153120.

Li XK, Zhou Y, Wu KM, 2023. Biological characteristics and energy metabolism of migrating insects. *Metabolites*, 13(3): 439.

Liu RY, Xiao ZJ, He JL, Wan GJ, Pan WD, Chen FJ, 2018. Population fitness of the migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) in response to the change of geomagnetic field intensity. *Acta Entomologica Sinica*, 61(8): 957–967. [刘瑞莹, 肖子衿, 贺静澜, 万贵钧, 潘卫东, 陈法军, 2018. 迁飞性害虫褐飞虱对地磁强度变化的种群适合度响应. 昆虫学报, 61(8): 957–967.]

Lohmann KJ, 2010. Magnetic-field perception. *Nature*, 464(7292): 1140–1142.

Lohmann KJ, Goforth KM, Mackiewicz AG, Lim DS, Lohmann CMF, 2022. Magnetic maps in animal navigation. *Journal of Comparative Physiology*. *A Neuroethology*, *Sensory*, *Neural*, *and Behavioral Physiology*, 208(1): 41–67.

Lohmann KJ, Lohmann CMF, Putman NF, 2007. Magnetic maps in animals: Nature's GPS. *Journal of Experimental Biology*, 210(21): 3697–3705.

Massy R, Hawkes WLS, Doyle T, Troscianko J, Menz MHM, Roberts NW, Chapman JW, Wotton KR, 2021. Hoverflies use a time-compensated sun compass to orientate during autumn migration. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1959): 20211805.

Merlin C, Gegear RJ, Reppert SM, 2009. Antennal circadian clocks coordinate sun compass orientation in migratory monarch butterflies. *Science*, 325(5948): 1700–1704.

Mouritsen H, 2013. The magnetic senses//Galizia CG, Lledo PM (eds.). Neurosciences-From Molecule to Behavior: A University Textbook. Berlin, Heidelberg: Springer. 427–443.

Mouritsen H, 2018. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature*, 558(7708): 50–59.

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: 18771.

Qin SY, Yin H, Yang CL, Dou YF, Liu ZM, Zhang P, Yu H, Huang YL, Feng J, Hao JF, Hao J, Deng LZ, Yan X, Dong XY, Zhao ZX, Jiang TJ, Wang HW, Luo SJ, Xie C, 2016. A magnetic protein biocompass. *Nature Materials*, 15(2): 217–226.

Reppert SM, Guerra PA, Merlin C, 2016. Neurobiology of monarch butterfly migration. *Annual Review of Entomology*, 61: 25–42.

Ritz T, Adem S, Schulten K, 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, 78(2): 707–718.

Shaw J, Boyd A, House M, Woodward R, Mathes F, Cowin G, Saunders M, Baer B, 2015. Magnetic particle-mediated magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*, 12(110): 0499.

Tong DD, Zhang L, Wu NN, Xie DJ, Fang GQ, Coates BS, Sappington TW, Liu YQ, Cheng YX, Xia JX, Jiang XF, Zhan S, 2022. The oriental armyworm genome yields insights into the long-distance migration of noctuid moths. *Cell Reports*, 41(12): 111843.

Walker MM, Diebel CE, Haugh CV, Pankhurst PM, Montgomery JC, Green CR, 1997. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*, 390(6658): 371–376.

Wan GJ, Hayden AN, Iiams SE, Merlin C, 2021. Cryptochrome 1 mediates light-dependent inclination magnetosensing in monarch butterflies. *Nature Communications* 12(1): 771.

Wan GJ, Liu RY, Li CX, He JL, Pan WD, Sword GA, Hu G, Chen FJ, 2020. Change in geomagnetic field intensity alters migration-associated traits in a migratory insect. *Biology Letters*, 16(4): 20190940.

Wan GJ, Sword GA, Du J, Huang QY, Chen WF, Warrant E, 2025. Editorial: Magnetobiology and chronobiology: New opportunities for smart phytoprotection. *Frontiers in Plant Science*, 16: 1594646.

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.]

Wang YN, Pan YX, Tian LX, 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.]

Westbrook JK, Nagoshi RN, Meagher RL, Fleischer SJ, Jairam S, 2016. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths. *International Journal of Biometeorology*, 60(2): 255–267.

Wiltschko W, Munro U, Wiltschko R, Kirschvink JL, 2002. Magnetite-based magnetoreception in birds: The effect of a biasing field and a pulse on migratory behavior. *Journal of Experimental Biology*, 205(19): 3031–3037.

Wiltschko W, Wiltschko R, 1972. Magnetic compass of European robins. *Science*, 176(4030): 62–64.

Wiltschko W, Wiltschko R, 1995. Migratory orientation of European robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. *Journal of Comparative Physiology*, *A Neuroethology*, *Sensory*, *Neural*, *and Behavioral Physiology*, 177(3): 363–369.

Xie DJ, Wang WH, Zhang L, Cheng YX, Pan WD, Jiang XF, 2021. Preliminary detection of magnetic particles in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(1): 90–95. [谢殿杰, 王伟弘, 张蕾, 程云霞, 潘卫东, 江幸福, 2021. 粘虫蛾体内磁性颗粒初探. 应用昆虫学报, 58(1): 90–95.]

Xu JJ, Jarocha LE, Zollitsch T, Konowalczyk M, Henbest KB, Richert S, Golesworthy MJ, Schmidt J, Déjean V, Sowood DJC, Bassetto M, Luo JT, Walton JR, Fleming J, Wei YJ, Pitcher TL, Moise G, Herrmann M, Yin H, Wu HJ, Bartölke R, Käsehagen SJ, Horst S, Dautaj G, Murton PDF, Gehrckens AS, Chelliah Y, Takahashi JS, Koch KW, Weber S, Solov'yov IA, Xie C, MacKenzie SR, Timmel CR, Mouritsen H, Hore PJ, 2021. Magnetic sensitivity of cryptochrome 4 from a migratory songbird. *Nature*, 594(7864): 535–540.

Xu JJ, Pan W, Zhang YC, Li Y, Wan GJ, Chen FJ, Sword GA, Pan WD, 2017. Behavioral evidence for a magnetic sense in the oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Biology Open*, 6(3): 340–347.

Zhan S, Merlin C, Boore JL, Reppert SM, 2011. The monarch butterfly genome yields insights into long-distance migration. *Cell*, 147(5): 1171–1185.

Zhang Y, Zeng LY, Wei YJ, Zhang M, Pan WD, Sword GA, Yang F, Chen FJ, Wan GJ, 2022. Reliable reference genes for gene expression analyses under the hypomagnetic field in a migratory insect. *Frontiers in Physiology*, 13: 954228.

Zhang YN, Zhang Y, Zhao JY, He JL, Xuanyuan ZJ, Pan WD, Sword GA, Chen FJ, Wan GJ, 2023. Probing transcriptional crosstalk between *Cryptochromes* and *Iron-sulfur cluster assembly 1* (*MagR*) in the magnetoresponse of a migratory insect. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(13): 11101.