

DOI: 10.20103/j.stxb.202404080750

高勇勇, 徐焕, 雷忻, 黄求应. 动物磁定向行为与磁感应机制研究进展. 生态学报, 2024, 44(24): 11512-11522.

Gao Y Y, Xu H, Lei X, Huang Q Y. Research progress on magnetic orientation behavior and magnetoreception mechanisms in animals. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(24): 11512-11522.

## 动物磁定向行为与磁感应机制研究进展

高勇勇<sup>1,2,3</sup>, 徐 焕<sup>1,2,3</sup>, 雷 忻<sup>2</sup>, 黄求应<sup>1,3,\*</sup>

1 华中农业大学昆虫资源利用与害虫可持续治理湖北省重点实验室, 武汉 430070

2 延安大学陕西省黄土高原菌产业生态循环发展工程技术研究中心, 延安 716000

3 华中农业大学水利部白蚁防治重点实验室, 武汉 430070

**摘要:**自然界中有许多动物(昆虫、鱼类、鸟类和啮齿类等)都可以感应地磁场并利用地磁场信息进行定向导航。然而,动物在定向导航过程中是如何感应地磁场信息目前尚无定论。目前科学家们也提出了一系列的磁感应假说,尽管每种磁感应假说都有相应的理论数据和实验数据的支持,但是没有任何一种磁感应假说可以很好地回答动物在磁感应过程中的所有问题。这主要归因于物种的多样性,不同动物可能会演化出不同的磁感应机制和定向导航策略。为了加深对动物磁定向行为与磁感应机制的理解,着重阐述了目前得到普遍认可的光依赖自由基对磁感应假说和非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说,以及基于Cryptochrome/MagR蛋白复合体的磁感应假说和电磁诱导磁感应假说;分析了不同动物在磁定向过程中磁感应机制差异的原因,以及磁感应行为在动物迁徙、觅食、归巢等生态行为中的作用;讨论了动物在不同环境中如何切换磁感应机制来进行定向导航;提出了动物在磁定向过程中需要磁感应系统与其他感官系统(如视觉、嗅觉、听觉等)的协同作用。研究不仅增强了对动物磁定向行为及磁感应机制的理解,还提高了对动物在复杂的自然环境中如何利用地磁场信息进行定向导航的认知。此外,研究深入剖析了动物磁定向行为及磁感应机制研究领域所面临的问题与挑战,并据此提出磁感应研究应加强跨学科合作,尤其是与动物行为学、分子生物学、生物电磁学、生物物理学、神经生物学和系统生物学等多学科多领域的交叉融合,将有助于推动磁感应行为与机制研究的深入与拓展。同时,通过不断探索与创新,有望揭示更多关于动物定向导航的奥秘,并为生态保护、生物导航技术等领域的发展提供新的思路与方法。

**关键词:**动物;地磁场;磁定向行为;磁感应机制

## Research progress on magnetic orientation behavior and magnetoreception mechanisms in animals

GAO Yongyong<sup>1,2,3</sup>, XU Huan<sup>1,2,3</sup>, LEI Xin<sup>2</sup>, HUANG Qiuying<sup>1,3,\*</sup>

1 Hubei Insect Resources Utilization and Sustainable Pest Management Key Laboratory, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

2 Research and Development Centre of Ecological and Sustainable application of Microbial Industry of the Loess Plateau in Shaanxi Province, Yan'an University, Yan'an 716000, China

3 Key Laboratory of Termite Control of Ministry of Water Resources, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

**Abstract:** Many animals (insects, fish, birds, rodents, etc.) can sense the geomagnetic field and use this information to orient and navigate in the natural world. However, the precise mechanisms by which animals sense the geomagnetic field information during magnetic orientation and navigation remain unclear. At present, scientists have also proposed a series of hypotheses of magnetoreception. While each hypothesis is supported by corresponding theoretical and experimental data, there is no hypothesis which can fully answer all the questions about animals in the process of magnetic orientation and

**基金项目:**国家自然科学基金项目(32170500);陕西省自然科学基金基础研究计划项目(2023-JC-QN-0204);延安大学博士启动项目(YAU202213077)

**收稿日期:**2024-04-08; **采用日期:**2024-10-17

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qyhuang2006@mail.hzau.edu.cn

navigation. This is mainly due to the diversity of species, and so animals may have evolved different magnetoreception mechanisms and orientation and navigation strategies. In order to deepen our understanding of animal magnetic orientation behaviors and magnetoreception mechanisms. First of all, we mainly elaborated on the widely recognized hypotheses of light-dependent radical-pair-based magnetoreception and light-independent magnetic particle-mediated magnetoreception, as well as the magnetite hypothesis based on blue light receptor protein Cryptochrome/iron-sulfur cluster assembly protein MagR magnetosensor protein complex and electromagnetic induction. In the second place, we analyzed the factors contributing to variations in magnetoreception mechanisms among different animal species during orientation and navigation, and the role of magnetic orientation and navigation in ecological behaviors such as animal migration, foraging and homing. Moreover, we discussed deeply how animals switch magnetoreception mechanisms to orient and navigate in different environments. Finally, we proposed the synergistic effect of the magnetoreception system and other sensory systems (such as visual, olfactory, auditory, etc.) in the process of magnetic orientation and navigation in animals. The purpose of this review is not only to enhance our understanding of animal magnetic orientation behavior and magnetoreception mechanisms, but also to improve our cognition of how animals utilize the geomagnetic field information for orientation and navigation in complex natural environments. Furthermore, we performed an in-depth analysis of the problems and challenges faced by the research field of animal magnetic orientation and navigation behavior and magnetoreception mechanisms. Based on this, we propose that the further research should strengthen interdisciplinary cooperation, especially the interdisciplinary integration with animal behavior, molecular biology, bioelectromagnetic, biophysics, neurobiology, and systems biology. This will help to promote the in-depth exploration and expansion of researches on magnetic orientation behavior and magnetoreception mechanisms. Simultaneously, through continuous exploration and innovation, it is expected to unveil more mysteries about animal orientation and navigation, and provide new ideas and methods for the development of ecological protection, biological navigation technology, and other fields.

**Key Words:** animals; geomagnetic field; magnetic orientation behaviour; magnetoreception mechanisms

磁定向行为通常是指动物通过感应地磁场信息来调整确定它们的运动方向,从而到达目的地的行为<sup>[1]</sup>。在自然界中有许多动物都可以通过感应地磁场信息来进行定向导航,例如,具有迁徙行为的龙虾 *Panulirus argus*、黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus*、澳大利亚博贡蛾 *Agrotis infusa*、粘虫 *Mythimna separata*、海龟 *Caretta caretta*、斑尾塍鹬 *Limosa lapponica*、知更鸟 *Erithacus rubecula* 和海鸟 *Sterna paradisaea* 等都可以通过感应地磁场信息进行定向导航<sup>[2-11]</sup>。此外,一些非迁徙的昆虫、鱼类、鸟类和啮齿类等也可以感应地磁场。例如,家鸽 *Columba livia*、鼯鼠 *Spalax ehrenbergi* 和猎犬可以利用地磁场信息进行归巢定向<sup>[12-14]</sup>;外出觅食的沙漠蚂蚁 *Cataglyphis noda* 和切叶蚁 *Atta colombica* 可以利用地磁场信息确定它们巢穴的方向<sup>[15-16]</sup>;一种无刺蜜蜂 *Tetragonisca angustula* 可以利用地磁场信息确定出巢的飞行角度<sup>[17]</sup>;澳洲磁白蚁 *Amitermes meridionalis* 在筑巢过程中巢穴的方向也会受到地磁场的影响<sup>[18]</sup>。由此可见,迁徙类和非迁徙类的动物都可以通过感应地磁场来进行定向。

尽管在行为学上已经证明许多迁徙类和非迁徙类的动物都可以感应地磁场并利用地磁场进行定向导航,但是它们依靠什么机制来感应地磁场信息目前尚无定论<sup>[19]</sup>。目前科学家们也提出了不同的磁感应假说,尽管每种磁感应假说都有相应的理论数据和实验数据的支持,但是没有任何一种磁感应假说可以很好地回答动物在磁感应过程中的所有问题。当然,由于物种的多样性,它们可能会演化出不同的磁感应机制和定向导航策略。为了加深对动物磁定向行为与磁感应机制的理解,本文阐述了目前得到普遍认可的光依赖自由基对磁感应假说和非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说,以及科学家 2016 年提出基于 Cry/MagR 蛋白复合体的磁感应假说和电磁诱导假说;分析了不同物种磁感应机制的差异,以及磁感应在动物迁徙、觅食、归巢等生态行为中的作用;讨论了动物在不同环境中如何切换磁感应机制来进行定向导航;提出了动物在磁定向过程中需要磁

感应系统与他感官系统(嗅觉、视觉和听觉)的协同作用。论文不仅增强了对动物磁定向行为及磁感应机制的理解,还提高了对动物在复杂的自然环境中如何利用地磁场信息进行定向导航的认知。此外,本文深入剖析了动物磁定向行为及磁感应机制研究领域所面临的问题与挑战,并据此提出加强跨学科合作,特别是与动物行为学、分子生物学、生物电磁学、神经生物学和系统生物学等多学科多领域的交叉融合,将有助于推动磁感应机制研究的深入与拓展。通过不断探索与创新,有望揭示更多关于动物导航的奥秘,并为生态保护、生物导航技术等领域的发展提供新的思路与方法。

## 1 动物的磁感应假说

动物在定向导航过程中地磁场可以为它们提供稳定的位置和方向信息,而且这些信息不易受生物和非生物因素的影响<sup>[20]</sup>。地磁场的极性和倾斜角可为动物迁徙提供稳定的方向信息,而地磁场的强度和磁偏角可为动物迁徙提供稳定的位置信息<sup>[21-22]</sup>。尽管行为学研究发现昆虫(黑脉金斑蝶 *D. plexippus*)、鱼类(海水鱼 *Ostorhinchus doederleini*)、两栖类动物(蝾螈 *Notophthalmus viridescens*)、鸟类(家鸽 *C. livia*)、哺乳动物(鼯鼠 *S. ehrenbergi*)都可以利用地磁场参数(如极性、倾斜角度和磁场强度等)来确定它们迁徙的位置和方向信息<sup>[23-27]</sup>,但它们的磁感应分子机理却很少报道。目前主要有两个磁感应假说得到普遍认可,分别是“光依赖自由基对磁感应假说”(light-dependent, radical-pair-mediated magnetoreception, RPM)和“非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说”(light-independent, magnetic particle-mediated magnetoreceptor, MPM)<sup>[28-31]</sup>,这两种假说也都有一定的行为学数据和理论数据支持(表 1)。此外,对于一些生活在深海中的鲨鱼 *Raja clavata* 和鳐鱼 *Scyliorhinus canicul* 似乎存在第三种磁感应假说,即电磁诱导磁感应假说(Electromagnetic induction),但目前还缺乏直接的证据(表 1)<sup>[32-34]</sup>。

### 1.1 光依赖自由基对磁感应假说

“光依赖自由基对磁感应假说”最先由 Schulten 等提出,他们认为鸟类的磁感应行为依赖于其视网膜上的光感应蛋白产生的自由基化学变化来感应磁场的方向信息<sup>[35]</sup>。随后, Ritz 等人经过理论计算和实验模拟显示,鸟类视网膜上的光依赖磁感应分子吸收一定的能量后,可以转化为激发态的电子供体,此供体向受体分子转移一个电子产生单重激发态自由基对,该自由基对在磁场的作用下发生单重激发态与三重激发态之间的相互转化。最后,单重激发态与三重激发态分别转化为相应激发态的产物,用于消除中间反应产生的自由基对(图 1)<sup>[36]</sup>。由于鸟类视网膜上的隐花色素蛋白(Cryptochrome, Cry)具有感受蓝光刺激产生自由基对的重要性质,因此隐花色素蛋白 Cry 被推测为“自由基对反应”中的磁感应器<sup>[36]</sup>。

隐花色素蛋白 Cry 是一种对蓝光敏感的黄素蛋白,它主要吸收紫外光(320—400 nm)和蓝光(400—500 nm),而且 Cry 在植物、昆虫、鱼类、两栖类动物、鸟类和哺乳动物中都广泛存在<sup>[31, 37-38]</sup>。目前,隐花色素蛋白 Cry 在动物磁感应过程中作为磁感应器已得到了普遍认可,同时 Cry 也被认为是唯一的磁感应分子,它可以接受蓝光刺激从而来应对磁场方向的变化<sup>[27, 39-41]</sup>。通常,动物隐花色素蛋白 Cry 主要分为两类,一类是以黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 为代表的果蝇型 Cry1,另一类是以小鼠 *Mus musculus* 为代表的哺乳动物型 Cry2<sup>[42-43]</sup>,目前,在绝大多数昆虫体内仅有果蝇型 Cry1,但在一些昆虫(如黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus*、黑胸散白蚁 *Reticulitermes chinensis*、德国小蠊 *Blattella germanica* 和黑脉金斑蝶 *D. plexippus*)体内则

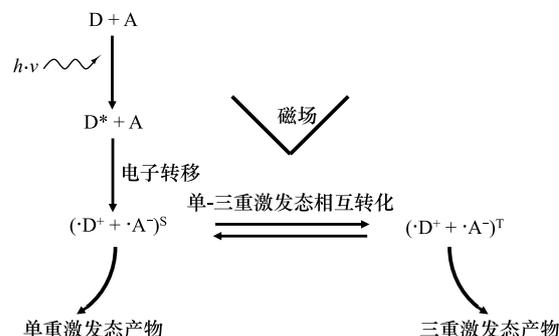


图 1 光依赖自由基对磁感应假说(修改自 Ritz 等<sup>[36]</sup>)

Fig.1 Light-dependent radical-pair-based magnetoreception (form Ritz et al<sup>[36]</sup>)

A: 电子受体, D: 光电子供体

有哺乳动物型 Cry2 或者两种类型 Cry 都存在<sup>[41, 43-44]</sup>。此外,最新研究发现鸟类视网膜中发现另一种隐花色素蛋白 Cry4 对磁场敏感,因此 Cry4 很可能发挥了“磁罗盘”的作用,让迁徙鸟类能够利用地球磁场信息进行定向导航<sup>[38]</sup>。

由于昆虫遗传操作相对简单,目前关于磁感应机制研究大部分是以昆虫为研究模型。行为学研究表明,黑腹果蝇 *D. melanogaster* 在全光谱条件下(300—700 nm)具有明显的磁感应行为,但紫外光或蓝光(< 420 nm)被屏蔽后,黑腹果蝇的磁感应行为会消失<sup>[40]</sup>。将黑腹果蝇 *D. melanogaster* 的 Cry 基因突变后,黑腹果蝇则无法感应磁场方向的变化,但是将人类 Cry2 基因转入 Cry 突变体果蝇后,突变体果蝇可以恢复磁感应能力<sup>[45]</sup>。此外,在黑腹果蝇 *D. melanogaster* 中过表达 Cry 蛋白后,果蝇对磁场的响应能力会加强<sup>[46]</sup>。黑脉金斑蝶 *D. plexippus* 可以利用地磁场迁徙到达越冬地点,研究发现敲除黑脉金斑蝶的 Cry1 基因后,其将无法感应地磁场倾斜角的变化<sup>[27]</sup>。美洲大蠊 *Periplaneta americana* 和德国小蠊 *B. germanica* 在紫外光条件下可以响应磁场方向的变化,但敲减美洲大蠊和德国小蠊的 Cry2 基因后,它们在紫外光条件下无法响应磁场方向的变化<sup>[41]</sup>。黑翅土白蚁 *O. formosanus* 和黑胸散白蚁 *R. chinensis* 在光照和黑暗条件均可以感应地磁场的变化,在光照条件下敲减两种白蚁的 Cry2 基因后磁定向行为消失,但在黑暗条件下敲减两种白蚁的 Cry2 基因后,它们依然具有稳定的磁定向行为<sup>[47]</sup>。这些结果表明 Cry 基因参与昆虫的磁感应行为,而且它们磁感应过程需要可见光(300—700 nm)的参与,这也支持“光依赖自由基对磁感应假说”。

2016 年科学家们在黑腹果蝇 *D. melanogaster* 中报道了一个全新的磁感应受体蛋白 MagR,学者们认为 MagR 与 Cry 可结合形成 MagR/Cry 复合物来感应磁场的变化,其中 Cry 的作用只是感光或者将光能转化为电化能,感应磁场则由磁感应受体蛋白 MagR 来实现,这为探索生物磁感应机制提供了新的线索<sup>[48-49]</sup>。同时,目前研究发现 MagR 基因在多种动物中都有表达,而且在同一物种(如黄地老虎 *Agrotis segetum*)中迁飞种群 MagR 基因表达水平显著高于非迁飞种群<sup>[50]</sup>,迁飞的候鸟体内 MagR 的磁感应能力显著高于家鸽,这些从侧面支持 MagR 基因可能参与动物的迁飞行为<sup>[51-52]</sup>。同时,最近在迁飞的粘虫 *M. separata* 中发现,通过基因编辑技术敲减粘虫 MagR 导致粘虫的磁定向行为消失<sup>[53]</sup>,这说明 MagR 很可能参与动物磁定向行为。

## 1.2 非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说

“非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说”是指生物体利用体内的磁铁矿颗粒( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ )作为磁感应受体来响应地磁场方向,而且它们的磁感应过程不需要可见光的参与<sup>[54-55]</sup>。磁铁矿颗粒感应地磁场最早是在趋磁细菌中发现,磁铁矿颗粒通常排成链状构成一种“磁小体”结构,该结构可使趋磁细菌沿地磁场方向有序的排列<sup>[56-58]</sup>。由于磁铁矿颗粒可以响应外界磁场的变化,因此它被认为是一种理想的磁感应受体<sup>[55]</sup>。从理论上讲,动物组织内磁铁矿颗粒的大小是影响它们磁感应行为的主要因素。目前在动物体内发现的磁铁矿颗粒主要有超顺磁铁矿颗粒和单畴磁铁矿颗粒<sup>[54]</sup>。通常来说,单畴磁铁矿颗粒粒径相对较大(大约 60 nm),而且具有较大的矫顽力和一个相对稳定的磁矩。当外加磁场的强度大于其矫顽力时,单畴磁铁矿颗粒的磁矩方向会和外加磁场的方向一致<sup>[54]</sup>。超顺磁铁矿颗粒粒径相对较小(一般小于 30 nm),其矫顽力较小,而且没有稳定的磁矩,但添加外加磁场后,超顺磁铁矿颗粒的磁矩方向会和外加磁场的方向保持一致。因此,从理论上讲这两种磁铁矿颗粒都可以感应磁场方向和磁场强度的变化,这暗示了磁铁矿颗粒很有可能作为磁感应受体来感应地磁场的变化。

关于磁铁矿颗粒介导的磁感应行为,科学家们对包括昆虫在内的许多动物进行了研究。采用超导量子干涉仪(SQUID)对意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 不同组织部位样品测量发现,它们的腹部存在明显闭合的磁滞回线,从而推测意大利蜜蜂腹部存在磁铁矿颗粒<sup>[59-60]</sup>。由于意大利蜜蜂 *A. mellifera* 在完全黑暗条件下仍然存在磁响应行为,而“光依赖自由基对磁感应假说”在黑暗条件下几乎不发挥作用,因此意大利蜜蜂很可能利用腹部的磁铁矿颗粒感应磁场。为了验证这个结论,研究者将意大利蜜蜂腹部和胸部之间的腹神经锁切断后,意大利蜜蜂将失去磁感应行为,从而证实意大利蜜蜂腹部的磁铁矿颗粒可能作为磁感应受体参与蜜蜂的磁感应行为<sup>[61]</sup>。在鸟类中,组织学普鲁士蓝染色和光学显微镜研究发现家鸽 *C. livia* 的喙部富含磁铁矿颗粒,同

时该部位还有大量的神经细胞<sup>[62]</sup>,这让研究者联想到家鸽很可能利用喙部的磁铁矿颗粒感应地磁场信息后,然后通过神经细胞传入大脑后对磁场变化做出反应。行为学研究发现在家鸽的喙部绑上磁铁后,家鸽的磁感应能力丧失,这暗示家鸽喙部的磁铁矿颗粒参与其磁感应行为<sup>[63]</sup>。此外,在蚂蚁 *Pachycondyla marginata* 的触角、切叶蚁 *A. colombica* 的头部、褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的腹部也都检测到磁铁矿颗粒的存在<sup>[64-67]</sup>。

目前,主要使用经典的脉冲磁场处理“Kalmijn-Blakemore”的方法验证动物是否依靠体内的磁铁矿颗粒进行磁定向<sup>[68-69]</sup>。因为短而强的脉冲磁场可以改变动物体内磁铁矿颗粒的磁化方向,从而证实动物体内磁铁矿颗粒是否参与其磁感应行为。行为学研究发现在灰胸绣眼鸟 *Zosterops lateralis* 在春季朝南迁飞,而秋季则朝北迁飞,但是脉冲磁场处理后它们将不会朝预测方向迁飞<sup>[70]</sup>;安塞利隐鼠 *Cryptomys anelli* 使用脉冲磁场处理后,它们筑巢的方位会发生改变<sup>[71]</sup>。此外,海龟 *C. caretta* 使用脉冲磁场处理后它们的磁定向行为消失<sup>[72]</sup>。这些行为学证据表明磁铁矿颗粒可能参与了动物的磁感应行为,而且这些行为学实验均在黑暗条件下进行,这也进一步支持“非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说”。

从传统意义上讲,上述两种磁感应假说看似相互排斥,但研究表明“光依赖自由基对磁感应假说”和“非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说”在动物导航过程中并不完全相互排斥而是可以共存,其中一些鸟类、两栖类动物和昆虫可以同时使用两种磁感应机制来进行定向导航(表1)<sup>[73-74]</sup>。例如,在知更鸟 *E. rubecula* 中,这两种磁感应机制在磁定向过程中似乎可以相互补充,即非光依赖磁铁矿颗粒磁感应机制为其提供位置信息,光依赖自由基对磁感应机制为其提供方向信息<sup>[75-77]</sup>。最近研究发现地下的白蚁在光照条件下利用自由基对磁感应机制来进行磁定向,而在黑暗条件下利用磁铁矿颗粒磁感应机制来进行磁定向<sup>[78-79]</sup>。

表1 动物界磁感应机制的行为证据

Table 1 Behavioral evidence for magnetoreception mechanisms in the animal kingdom

物种 Species	磁感应机制类型 Type of magnetoreception mechanisms	参考文献 References
龙虾 <i>P. sargus</i>	磁铁矿颗粒	[2]
黑腹果蝇 <i>D. melanogaster</i>	自由基对	[40, 45]
美洲大蠊 <i>P. americana</i>	自由基对	[41]
白蚁 <i>O. formosanu</i> 和 <i>R. chinensis</i>	自由基对和磁铁矿颗粒共存	[47]
黑脉金斑蝶 <i>D. plexippus</i>	自由基对	[27]
鲨鱼 <i>S. canicul</i>	电磁诱导	[32]
斑马鱼 <i>Danio rerio</i>	磁铁矿颗粒	[80]
蝾螈 <i>N. viridescens</i>	自由基对和磁铁矿颗粒共存	[73]
灰胸绣眼鸟 <i>Z. lateralis</i>	自由基对和磁铁矿颗粒共存	[69, 74]
知更鸟 <i>E. rubecula</i>	自由基对和磁铁矿颗粒共存	[76]
家鸽 <i>C. livia</i>	磁铁矿颗粒	[13, 38]
鼯鼠 <i>F. anelli</i>	磁铁矿颗粒	[12]
隐鼠 <i>C. anelli</i>	磁铁矿颗粒	[71]

“自由基对”指光依赖自由基对磁感应假说;“磁铁矿颗粒”指非光依赖磁铁矿颗粒磁感应假说;“电磁诱导”指电磁诱导磁感应假说

### 1.3 电磁诱导磁感应假说

电磁诱导磁感应假说是根据电磁诱导原理,一个导线在磁场中做切割磁感线的运动,在它两端就会诱导产生电压<sup>[81]</sup>。研究发现生活在深海的鱼类(鲨鱼和鳐鱼)其表皮存在一种微导线,其在游动过程中切割地磁场形成微电压,来感受地磁场的信息<sup>[33]</sup>。研究也表明,鲨鱼的表皮具有高度敏感的电感器,理论上足够检测到由地磁场诱导产生的微电压<sup>[32]</sup>。但目前没有直接的证据支持这一理论。

## 2 磁感应与其他感官系统在动物定向行为中的协同作用

虽然有很多昆虫、鱼类、鸟类和哺乳动物等都可以感应地磁场并利用地磁场进行定向导航,但是它们在精

准定向导航过程中一般还需要结合其他感官系统(嗅觉、视觉和听觉系统等)<sup>[8,82-84]</sup>。此外,动物在定向导航过程中不可能只使用一个固定的感官系统,而且单一的感官系统在变化的环境中很难提供稳定的位置和方向信息<sup>[85-86]</sup>。因此,动物在定向导航过程中可能需要结合多个感官系统协同作用。

### 2.1 嗅觉系统在动物定向行为中的作用

嗅觉信号在昆虫、鱼类、爬行类和鸟类的觅食、繁殖、筑巢、防御和归巢等行为中发挥重要的作用。在社会性昆虫中,踪迹信息素不仅可以指导它们从巢穴到达食物源区域以及返回巢穴,同时也可以通过正反馈和负反馈来调节它们招集和筑巢等复杂的社会行为<sup>[87-88]</sup>。蚂蚁作为识别踪迹信息素方向最典型的例子,可以通过释放踪迹信息素来标记蚁巢到食物之间的路线<sup>[89]</sup>。白蚁在离巢觅食过程中通常会利用踪迹信息素对食物源的方位进行相互交流,当同巢工蚁发现食物后,它们会沿最佳觅食路线释放踪迹信息素,指导其他工蚁快速到达食物源区域采集食物然后返回巢穴<sup>[90]</sup>。此外,研究发现海龟 *C. mydas* 可以利用空气中的气味来定位巢穴的位置<sup>[91]</sup>。鲨鱼 *Mustelus canis* 在远距离归巢的过程中也使用化学感应来校准它们的运动方向<sup>[92-93]</sup>。因此,昆虫、鱼类和海龟在定向导航过程中可能都需要磁感应和嗅觉感应的协同作用。

研究已证实昆虫和脊椎动物嗅觉感应主要依赖嗅觉系统。有学者发现动物(昆虫、鱼类、鸟类和啮齿类等)的嗅觉系统具有双重功能,一种功能是对气味本身的检测和辨别,另一种功能则是对气味空间分布的解码和绘制,从而引导动物进行定向导航<sup>[94]</sup>。嗅觉导航已经在鸟类的行为学中进行了广泛的研究,例如利用生理学手段(如麻醉嗅觉上皮、阻塞鼻孔和横切嗅觉神经等)破坏家鸽 *C. livia* 的嗅觉系统,即使视觉系统正常,家鸽也无法正常归巢<sup>[95]</sup>。虽然家鸽在归巢的过程中可以利用地磁场进行定向导航,但是研究发现家鸽在归巢过程中似乎主要利用嗅觉进行定向导航,地磁场定向导航只起辅助作用<sup>[3,81]</sup>。嗅觉功能正常的海鸟 *Calonectris borealis* 被释放到 800 km 之外仍然可以准确返巢,但是嗅觉功能受损的海鸟只能在当地徘徊而无法归巢<sup>[96]</sup>。嗅觉功能丧失的猫鸟 *Dumetella carolinensis* 和椋鸟 *Sturnus vulgaris* 将失去迁徙和归巢的能力<sup>[97-98]</sup>。此外,研究发现昆虫也可以使用嗅觉进行定向导航,主要是在短距离之间的归巢定向导航和同伴识别等方面<sup>[99-100]</sup>。最新研究也发现破坏白蚁的嗅觉系统,白蚁的磁定向行为消失<sup>[47]</sup>。上述行为证据表明嗅觉系统在动物迁徙和归巢定向导航过程中发挥重要作用,同时也为嗅觉导航理论提供了有力的实验证据<sup>[101]</sup>。

### 2.2 其他感官系统在动物定向行为中的作用

除了嗅觉系统影响动物定向行为之外,还有视觉和听觉系统等也影响动物的定向导航行为<sup>[77]</sup>。沙漠蚂蚁 *C. fortis* 是研究昆虫视觉定向的模式生物,当外出觅食的沙漠蚂蚁遇到食物源之后,它们将会基于路径整合的矢量方向返回巢穴。由于沙漠蚂蚁 *C. fortis* 在路径整合过程中会产生细微误差,沙漠蚂蚁利用路径整合只能到达巢穴附近位置。因此,蚂蚁为了准确到达巢穴入口,它们需要结合视觉信号进行定位巢穴的方向和位置<sup>[102-103]</sup>。黑脉金斑蝶 *D. plexippus* 作为远距离迁飞昆虫的代表,它们在远距离迁飞过程中不仅利用地磁场信息作为其迁飞方向的提示,同时也利用太阳方位角和山脉地标作为视觉提示来调整迁飞的方向<sup>[104]</sup>。蝙蝠 *Eptesicus fuscus* 在归巢过程中利用回声定位巢穴的方向也会出错,研究发现蝙蝠在夜间归巢的过程中会使用天体线索作为视觉提示来调整其归巢的方向<sup>[105-106]</sup>。室内飞行模拟器研究发现,当视觉信号与磁场方向发生冲突时,澳大利亚博贡蛾 *A. infusa* 便会迷失方向<sup>[8]</sup>。黑脉金斑蝶 *D. plexippus* 的复眼用黑色涂料覆盖之后,它们将无法感应地磁场方向<sup>[27]</sup>。一些生活在深海里的鱼类能够利用声音提示并对声音信号进行汇总,然后获得栖息地的位置和方向信息<sup>[107]</sup>。这说明昆虫、鸟类和鱼类等在定向导航过程中需要多个感官系统协同作用来进行定向导航。

目前大部分研究只关注动物利用一个特定的定向线索进行定向导航,而这种研究也一直存在一定的争议和矛盾。研究表明,许多动物在迁徙过程中需要结合不同的定向线索进行定向导航,例如迁徙的鸟类在长距离迁飞时期主要使用地磁场和天体线索进行定向导航,而在巢穴附近时它们将利用视觉和嗅觉等感官信号进行定向导航<sup>[108]</sup>。总而言之,动物在定向导航的过程中,利用单一策略或固定的定向线索很难实现精准导航。

因此,动物如何利用多个感官系统来定向将是了解动物定向导航的关键所在。

此外,由于认为活动、地球内部以及太阳活动的变化,地磁场会发生微弱的变化,这种变化很可能会影响动物利用地磁场定向导航的能力<sup>[109]</sup>。先前大量研究表明,变化地磁场严重影响候鸟迁飞路线以及家鸽的归巢行为<sup>[110-112]</sup>。最近科学家们通过 22 年监测数据表明,在变化地磁场期间迁徙的鸟类种类相对较少,特别是在秋季的阴雨天气<sup>[113]</sup>。虽然地球磁场的变化被认为会影响候鸟的导航或定向能力,但这些对鸟类迁徙的潜在的影响目前尚不清楚。

### 3 展望

虽然在行为学、分子生物学、组织学及生物物理学等方面得到了动物磁定向行为以及磁感应机制的证据,但关于动物磁定向行为的磁感应机制还有许多科学问题需要进一步研究。地磁信息如何由动物体内磁场感应器经神经通路转导到大脑中进行处理和整合是揭开动物磁感应机制的核心问题之一。目前已经在脊椎动物中发现了一些磁感应神经元参与了磁感应过程。例如,虹鳟鱼 *Oncorhynchus mykiss* 的嗅觉上皮神经元可以感应磁场的变化<sup>[114]</sup>;斑马鱼 *D. rerio* 的后脑后侧神经元也可以感受不断变化的磁场<sup>[80]</sup>;知更鸟 *E. rubecula* 的小脑和后脑神经元可以感受持续变化的磁场<sup>[115]</sup>;大鼠 *Cavia porcellus* 的松果体神经元可以响应磁场的变化<sup>[116]</sup>。以上研究表明,嗅觉上皮神经元、松果体神经元以及小脑和后脑神经元都是动物磁感应神经机制中的重要组成部分。

动物磁感应行为不仅是一个生物学问题,也是一个物理学问题。关于动物磁感应机制的问题很难单纯的依靠生物学家或者物理学家来提供答案,而是需要交叉学科的融合来取得突破。从技术层面看,动物磁感应的研究乃至磁物理学研究,很多技术方法都需要从生物样品中得到实现。比如对于一些生物样品弱磁性的测量和生物大分子的磁学特性的研究就是一个非常有挑战性的工作。尽管在生物物理学对微观磁学研究领域有许多高灵敏度的检测工具,对于弱磁性的生物样品的检测却需要在低温和特殊环境下进行探测,这无形中给科学家增加了技术难度。未来如果能将先进的磁学研究工具应用于生物学领域,那么可能给动物磁感应研究领域带来新的突破。从生物学角度看,动物磁感应行为的研究也需要动物行为学、分子生物学、生物电磁学、神经生物学和系统生物学等多学科多领域的交叉融合。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Able K P. The concepts and terminology of bird navigation. *Journal of Avian Biology*, 2001, 32(2): 174-183.
- [ 2 ] Boles L C, Lohmann K J. True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature*, 2003, 421(6918): 60-63.
- [ 3 ] Wiltschko W, Wiltschko R. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 2005, 191(8): 675-693.
- [ 4 ] Walker M M, Diebel C E, Haugh C V, Pankhurst P M, Montgomery J C, Green C R. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*, 1997, 390(6658): 371-376.
- [ 5 ] Gill R E, Tibbitts T L, Douglas D C, Handel C M, Mulcahy D M, Gottschalek J C, Warnock N, McCaffery B J, Battley P F, Piersma T. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2009, 276(1656): 447-457.
- [ 6 ] Egevang C, Stenhouse I J, Phillips R A, Petersen A, Fox J W, Silk J R D. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(5): 2078-2081.
- [ 7 ] Guerra P A, Gegeer R J, Reppert S M. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications*, 2014, 5: 4164.
- [ 8 ] Dreyer D, Frost B, Mouritsen H, Günther A, Green K, Whitehouse M, Johnsen S, Heinze S, Warrant E. The earth's magnetic field and visual landmarks steer migratory flight behavior in the nocturnal Australian bogong moth. *Current Biology*, 2018, 28(13): 2160-2166.
- [ 9 ] Xu J J, Pan W, Zhang Y C, Li Y, Wan G J, Chen F J, Sword G A, Pan W D. Behavioral evidence for a magnetic sense in the oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Biology Open*, 2017, 6(3): 340-347.
- [ 10 ] Zhan S, Merlin C, Boore J L, Reppert S M. The monarch butterfly genome yields insights into long-distance migration. *Cell*, 2011, 147(5): 1171-1185.

- [11] Romanova N, Utvenko G, Prokshina A, Cellarius F, Fedorishcheva A, Pakhomov A. Migratory birds are able to choose the appropriate migratory direction under dim yellow narrowband light. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2023, 290(2013): 20232499.
- [12] Kimchi T, Etienne A S, Terkel J. A subterranean mammal uses the magnetic compass for path integration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(4): 1105-1109.
- [13] Mora C V, Acerbi M L, Bingman V P. Conditioned discrimination of magnetic inclination in a spatial-orientation arena task by homing pigeons (*Columba livia*). *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(23): 4123-4131.
- [14] Benediktová K, Adámková J, Svoboda J, Painter M S, Bartoš L, Nováková P, Vynikalová L, Hart V, Phillips J, Burda H. Magnetic alignment enhances homing efficiency of hunting dogs. *eLife*, 2020, 9: e55080.
- [15] Riveros A J, Srygley R B. Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour*, 2008, 75(4): 1273-1281.
- [16] Fleischmann P N, Grob R, Müller V L, Wehner R, Rössler W. The geomagnetic field is a compass cue in *Cataglyphis* ant navigation. *Current Biology*, 2018, 28(9): 1440-1444.
- [17] Esquivel D M S, Corrêa A A C, Vaillant O S, de Melo V B, Gouvêa G S, Ferreira C G, Ferreira T A, Wajnberg E. A time-compressed simulated geomagnetic storm influences the nest-exiting flight angles of the stingless bee *Tetragonisca angustula*. *Naturwissenschaften*, 2014, 101(3): 245-249.
- [18] Jacklyn P M, Munro U. Evidence for the use of magnetic cues in mound construction by the termite *Amitermes meridionalis* (Isoptera: Termitinae). *Australian Journal of Zoology*, 2002, 50(4): 357.
- [19] 章鹏, 谢灿. 生物磁感应: 在质疑和希望中前行的研究领域. *科学通报*, 2021, 66(21): 2635-2648.
- [20] Granger J, Walkowicz L, Fitak R, Johnsen S. Gray whales strand more often on days with increased levels of atmospheric radio-frequency noise. *Current Biology*, 2020, 30(4): 155-156.
- [21] Lohmann K J, Cain S D, Dodge S A, Lohmann C M. Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*, 2001, 294(5541): 364-366.
- [22] Kishkinev D, Chernetsov N, Pakhomov A, Heyers D, Mouritsen H. Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement. *Current Biology*, 2015, 25(19): 822-824.
- [23] Phillips J B, Freake M J, Fischer J H, Borland C S. Behavioral titration of a magnetic map coordinate. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 2002, 188(2): 157-160.
- [24] Reppert S M, Gegeer R J, Merlin C. Navigational mechanisms of migrating monarch butterflies. *Trends in Neurosciences*, 2010, 33(9): 399-406.
- [25] Putman N F, Lohmann K J, Putman E M, Quinn T P, Klimley A P, Noakes D L G. Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in Pacific salmon. *Current Biology*, 2013, 23(4): 312-316.
- [26] Bottesch M, Gerlach G, Halbach M, Bally A, Kingsford M J, Mouritsen H. A magnetic compass that might help coral reef fish larvae return to their natal reef. *Current Biology*, 2016, 26(24): 1266-1267.
- [27] Wan G J, Hayden A N, Iiams S E, Merlin C. Cryptochrome 1 mediates light-dependent inclination magnetosensing in monarch butterflies. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 771.
- [28] Hanzlik M, Heunemann C, Holtkamp-Rötzler E, Winklhofer M, Petersen N, Fleissner G. Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biomaterials*, 2000, 21(4): 325-331.
- [29] Maeda K, Henbest K B, Cintolesi F, Kuprov I, Rodgers C T, Liddell P A, Gust D, Timmel C R, Hore P J. Chemical compass model of avian magnetoreception. *Nature*, 2008, 453(7193): 387-390.
- [30] Lohmann K J. Q&A: Animal behaviour: Magnetic-field perception. *Nature*, 2010, 464(7292): 1140-1142.
- [31] Merlin C. Insect magnetoreception: a Cry for mechanistic insights. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 2023, 209(5): 785-792.
- [32] Kalmijn A J. The electric sense of sharks and rays. *Journal of Experimental Biology*, 1971, 55(2): 371-383.
- [33] Paulin M G. Electroreception and the compass sense of sharks. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 174(3): 325-339.
- [34] Johnsen S, Lohmann K J. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*, 2005, 6(9): 703-712.
- [35] Schulten K, Swenberg C E, Weller A. A biomagnetic sensory mechanism based on magnetic field modulated coherent electron spin motion. *Zeitschrift Für Physikalische Chemie*, 1978, 111(1): 1-5.
- [36] Ritz T, Adem S, Schulten K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, 2000, 78(2): 707-718.
- [37] Damulewicz M, Mazzotta G M. One actor, multiple roles: the performances of cryptochrome in *Drosophila*. *Frontiers in Physiology*, 2020, 11: 99.
- [38] Xu J J, Jarocha L E, Zollitsch T, Konowalczyk M, Henbest K B, Richert S, Golesworthy M J, Schmidt J, Déjean V, Sowood D J C, Bassetto M, Luo J T, Walton J R, Fleming J, Wei Y J, Pitcher T L, Moise G, Herrmann M, Yin H, Wu H J, Bartölke R, Käsehagen S J, Horst S, Dautaj

- G, Murton P D F, Gehrckens A S, Chelliah Y, Takahashi J S, Koch K W, Weber S, Solov'yov I A, Xie C, Mackenzie S R, Timmel C R, Mouritsen H, Hore P J. Magnetic sensitivity of cryptochrome 4 from a migratory songbird. *Nature*, 2021, 594: 535-540.
- [39] Mouritsen H, Janssen-Bienhold U, Liedvogel M, Feenders G, Stalleicken J, Dirks P, Weiler R. Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(39): 14294-14299.
- [40] Gegeer R J, Casselman A, Waddell S, Reppert S M. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila*. *Nature*, 2008, 454(7207): 1014-1018.
- [41] Bazalova O, Kvicalova M, Valkova T, Slaby P, Bartos P, Netusil R, Tomanova K, Braeunig P, Lee H J, Sauman I, Damulewicz M, Provaznik J, Pokorny R, Dolezel D, Vacha M. Cryptochrome 2 mediates directional magnetoreception in cockroaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(6): 1660-1665.
- [42] van der Horst G T, Muijtjens M, Kobayashi K, Takano R, Kanno S, Takao M, de Wit J, Verkerk A, Eker A P, van Leenen D, Buijs R, Bootsma D, Hoeijmakers J H, Yasui A. Mammalian Cry1 and Cry2 are essential for maintenance of circadian rhythms. *Nature*, 1999, 398(6728): 627-630.
- [43] Zhu H, Yuan Q, Briscoe A D, Froy O, Casselman A, Reppert S M. The two CRYs of the butterfly. *Current Biology*, 2005, 15(23): 953-954.
- [44] Gao Y Y, Xu H, Jia B, Liu Y T, Hassan A, Huang Q Y. Circadian rhythms of locomotor activity mediated by *cryptochrome 2* and *period 1* genes in the termites *Reticulitermes chinensis* and *Odontotermes formosanus*. *Insects*, 2024, 15(1): 1
- [45] Foley L E, Gegeer R J, Reppert S M. Human cryptochrome exhibits light-dependent magnetosensitivity. *Nature Communications*, 2011, 2: 356.
- [46] Yoshii T, Ahmad M, Helfrich-Förster C. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila's* circadian clock. *PLoS Biology*, 2009, 7(4): 813-819.
- [47] 高勇勇. 黑翅土白蚁和黑胸散白蚁磁定向行为与磁感应机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
- [48] Qin S, Yin H, Yang C, Dou Y, Liu Z, Zhang P, Yu H, Huang Y, Feng J, Hao J, Hao J, Deng L, Yan X, Dong X, Zhao Z, Jiang T, Wang H W, Luo S J, Xie C. A magnetic protein biocompass. *Nature Materials*, 2016, 15(2): 217-226.
- [49] Xie C. Searching for unity in diversity of animal magnetoreception: From biology to quantum mechanics and back. *The Innovation*, 2022, 3(3): 100229.
- [50] Chang H, Guo J L, Fu X W, Shen X J, Hou Y M, Wu K M. Molecular characterization and expression profiles of *IscA1* gene in a long-distance migrant, *Agrotis segetum*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2018, 21(4): 1299-1306.
- [51] Zhou Y J, Tong T Y, Wei M K, Zhang P, Fei F, Zhou X J, Guo Z, Zhang J, Xu, H T, Zhang L, Wang, S, Wang J F, Cai T T, Zhang X, Xie C. Towards magnetism in pigeon MagR: Iron- and iron- sulfur binding work indispensably and synergistically. *Zoological Research*. 2023, 44(1): 142-152.
- [52] Wang S, Zhang P, Fei F, Tong T Y, Zhou X J, Zhou Y J, Wei M K, Zhang Y Q, Zhang L, Huang Y L, Zhang L, Zhang X, Cai T T, Xie C. Unexpected divergence in magnetoreceptor MagR from robin and pigeon linked to two sequence variations. *Zoological Research*. 2024;45(1): 69-78.
- [53] Tong D D, Zhang L, Wu N N, Xie D J, Fang G Q, Coates B S, Sappington T W, Liu Y Q, Cheng Y X, Xia J X, Jiang X F, Zhan S. The oriental armyworm genome yields insights into the long-distance migration of noctuid moths. *Cell Reports*, 2022, 41(12): 111843.
- [54] Shaw J, Boyd A, House M, Woodward R, Mathes F, Cowin G, Saunders M, Baer B. Magnetic particle-mediated magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*, 2015, 12(110): 20150499.
- [55] Uebe R, Schüler D. Magnetosome biogenesis in magnetotactic bacteria. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(10): 621-637.
- [56] Blakemore R. Magnetotactic bacteria. *Science*, 1975, 190(4212): 377-379.
- [57] Johnsen S, Lohmann K. Magnetoreception in animals. *Physics Today*, 2008, 61: 29-35.
- [58] 张圣姐, 潘红苗, 周克, 肖天, 吴龙飞. 多细胞趋磁原核生物研究进展. *生态学报*, 2010, 30(12): 3311-3318.
- [59] El-Jaick L J, Acosta-Avalos D, de Souza Esquivel D M, Wajnberg E, Linhares M P. Electron paramagnetic resonance study of honeybee *Apis mellifera* abdomens. *European Biophysics Journal*, 2001, 29(8): 579-586.
- [60] Lambinet V, Hayden M E, Reigl K, Gomis S, Gries G. Linking magnetite in the abdomen of honey bees to a magnetoreceptive function. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2017, 284(1851): 20162873.
- [61] Liang C H, Chuang C L, Jiang J A, Yang E C. Magnetic sensing through the abdomen of the honey bee. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23657.
- [62] Williams M N, Wild J M. Trigeminally innervated iron-containing structures in the beak of homing pigeons, and other birds. *Brain Research*, 2001, 889(12): 243-246.
- [63] Mora C V, Davison M, Wild J M, Walker M M. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, 2004, 432(7016): 508-511.

- [64] Esquivel D M S, Wajnberg E, Cernicchiaro G R, Alves O C. Comparative magnetic measurements of migratory ant and its only termite prey. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*, 2004, 278(12): 117-121.
- [65] Alves O C, Srygley R B, Riveros A J, Barbosa M A, Esquivel D M S, Wajnberg E. Magnetic anisotropy and organization of nanoparticles in heads and antennae of neotropical leaf-cutter ants, *Atta colombica*. *Journal of Physics D-Applied Physics*, 2014, 47(43): 435401.
- [66] Pan W D, Wan G J, Xu J J, Li X M, Liu Y X, Qi L P, Chen F J. Evidence for the presence of biogenic magnetic particles in the nocturnal migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Scientific Reports*, 2016, 6: 18771.
- [67] 全银华. 昆虫迁飞的地磁定向与始发机制研究[D].南京: 南京农业大学, 2013.
- [68] Kirschvink J L, Gould J L. Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *Biosystems*, 1981, 13(3): 181-201.
- [69] Holland R A, Helm B. A strong magnetic pulse affects the precision of departure direction of naturally migrating adult but not juvenile birds. *Journal of the Royal Society Interface*, 2013, 10(81): 20121047.
- [70] Wiltshcko W, Munro U, Ford H, Wiltshcko R. Avian orientation: the pulse effect is mediated by the magnetite receptors in the upper beak. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2009, 276(1665): 2227-2232.
- [71] Marhold S, Wiltshcko W, Burda H. A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften*, 1997, 84(9): 421-423.
- [72] Irwin W P, Lohmann K J. Disruption of magnetic orientation in hatchling loggerhead sea turtles by pulsed magnetic fields. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 2005, 191(5): 475-480.
- [73] Phillips J B. Two magnetoreception pathways in a migratory salamander. *Science*, 1986, 233(4765): 765-767.
- [74] Wiltshcko W, Wiltshcko R. Magnetoreception in birds: two receptors for two different tasks. *Journal of Ornithology*, 2007, 148: 61-76.
- [75] Wiltshcko W, Munro U, Ford H, Wiltshcko R. Bird navigation: What type of information does the magnetite-based receptor provide? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2006, 273(1603): 2815-2820.
- [76] Stapput K, Thalau P, Wiltshcko R, Wiltshcko W. Orientation of birds in total darkness. *Current Biology*, 2008, 18(8): 602-606.
- [77] Mouritsen H. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature*, 2018, 558(7708): 50-59.
- [78] Gao Y Y, Wen P, Cardé R T, Xu H, Huang Q Y. In addition to cryptochrome 2, magnetic particles with olfactory co-receptor are important for magnetic orientation in termites. *Communications Biology*, 2021, 4(1): 1121.
- [79] 黄求应, 李刚华, 刘龙, 高勇勇, 徐焕, 孙鹏东, 贾豹, 张峰, 陈龙佳, 李明伟, 向亚红, 雷朝亮. 堤坝白蚁习性规律及其生物防治技术研究进展. *中国水利*, 2023(15): 54-59.
- [80] Myklatun A, Lauri A, Eder S H K, Cappetta M, Shcherbakov D, Wurst W, Winklhofer M, Westmeyer G G. Zebrafish and medaka offer insights into the neurobehavioral correlates of vertebrate magnetoreception. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 802.
- [81] Giancoli D C. *Physics: Principles with applications* 5th ed. Boston: Pearson, 1997: 623-624.
- [82] Gagliardo A, Ioalè P, Savini M, Wild J M. Having the nerve to home: trigeminal magnetoreceptor versus olfactory mediation of homing in pigeons. *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(15): 2888-2892.
- [83] Rastogi A, Kumari Y, Rani S, Kumar V. Phase inversion of neural activity in the olfactory and visual systems of a night-migratory bird during migration. *The European Journal of Neuroscience*, 2011, 34(1): 99-109.
- [84] Mannino G, Casacci L P, Bianco Dolino G, Badolato G, Maffei M E, Barbero F. The geomagnetic field (GMF) is necessary for black garden ant (*Lasius niger* L.) foraging and modulates orientation potentially through aminergic regulation and *MagR* expression. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(5): 4387.
- [85] Chernetsov N, Kishkinev D, Kosarev V, Bolshakov C V. Not all songbirds calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study. *Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(15): 2540-2543.
- [86] Sjöberg S, Muheim R. A new view on an old debate: type of cue-conflict manipulation and availability of stars can explain the discrepancies between cue-calibration experiments with migratory songbirds. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2016, 10: 29.
- [87] Jackson D E, Ratnieks F L W. Communication in ants. *Current Biology*, 2006, 16(15): 570-574.
- [88] Czaczkes T J, Grüter C, Ratnieks F L W. Trail pheromones: an integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, 2015, 60: 581-599.
- [89] Cronin A L. Consensus decision making in the ant *Myrmecina nipponica*: house-hunters combine pheromone trails with quorum responses. *Animal Behaviour*, 2012, 84(5): 1243-1251.
- [90] 文平. 黑翅土白蚁采食及分飞行为的化学通信机理[D].南京: 南京林业大学, 2012.
- [91] Hays G C, Akesson S, Broderick A C, Glen F, Godley B J, Papi F, Luschi P. Island-finding ability of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2003, 270(Suppl 1): 5-7.
- [92] DeBose J L, Nevitt G A. The use of odors at different spatial scales: comparing birds with fish. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(7):

- 867-881.
- [93] Gardiner J M, Atema J. The function of bilateral odor arrival time differences in olfactory orientation of sharks. *Current Biology*, 2010, 20(13): 1187-1191.
- [94] Jacobs L F. From chemotaxis to the cognitive map: the function of olfaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(Suppl 1): 10693-10700.
- [95] Wiltschko R, Nehmzow U. Simulating pigeon navigation. *Animal Behaviour*, 2005, 69: 813-826.
- [96] Gagliardo A, Bried J, Lambardi P, Luschi P, Wikelski M, Bonadonna F. Oceanic navigation in Cory's shearwaters: evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement. *Journal of Experimental Biology*, 2013, 216(15): 2798-2805.
- [97] Wallraff H G, Kiepenheuer J, Neumann M F, Streng A. Homing experiments with starlings deprived of the sense of smell. *The Condor*, 1995, 97(1): 20-26.
- [98] Holland R A, Thorup K, Gagliardo A, Bisson I A, Knecht E, Mizrahi D, Wikelski M. Testing the role of sensory systems in the migratory heading of a songbird. *Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(24): 4065-4071.
- [99] Allison J D, Cardé R T. *Pheromone communication in moths: evolution, behavior, and application*. Oakland, California: University of California Press, 2016.
- [100] Zufall F, Munger S. *Chemosensory transduction: The detection of odors, tastes, and other chemostimuli*. London: Academic, 2016.
- [101] Gagliardo A. Forty years of olfactory navigation in birds. *Journal of Experimental Biology*, 2013, 216(12): 2165-2171.
- [102] Wehner R. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 2003, 189(8): 579-588.
- [103] Steck K, Hansson B S, Knaden M. Desert ants benefit from combining visual and olfactory landmarks. *Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(8): 1307-1312.
- [104] Franzke M, Kraus C, Dreyer D, Pfeiffer K, Beetz M J, Stöckl A L, Foster J J, Warrant E J, El Jundi B. Spatial orientation based on multiple visual cues in non-migratory monarch butterflies. *Journal of Experimental Biology*, 2020, 223(12): 223800.
- [105] Stiltz W P, Schnitzler H U. Estimation of the acoustic range of bat echolocation for extended targets. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2012, 132(3): 1765-1775.
- [106] Lindecke O, Elksne A, Holland R A, Petersens G, Voigt C C. Experienced migratory bats integrate the Sun's position at dusk for navigation at night. *Current Biology*, 2019, 29(8): 1369-1373.
- [107] Radford C A, Stanley J A, Simpson S D, Jeffs A G. Juvenile coral reef fish use sound to locate habitats. *Coral Reefs*, 2011, 30(2): 295-305.
- [108] Mouritsen H, Heyers D, Güntürkün O. The neural basis of long-distance navigation in birds. *Annual Review of Physiology*, 2016, 78: 133-154.
- [109] Tonelli B A, Youngflesh C, Tingley M W. Geomagnetic disturbance associated with increased vagrancy in migratory landbirds. *Scientific Reports*, 2023, 13(1): 414.
- [110] Schiffner I, Wiltschko R. Temporal fluctuations of the geomagnetic field affect pigeons' entire homing flight. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 2011, 197(7): 765-772.
- [111] Rakhimberdiev E, Karagicheva J, Jaatinen K, Winkler D W, Phillips J B, Piersma T. Naïve migrants and the use of magnetic cues: temporal fluctuations in the geomagnetic field differentially affect male and female Ruff *Philomachus pugnax* during their first migration. *IBIS*, 2014, 156(4): 864-869.
- [112] Bianco G, Ilieva M, Åkesson S. Magnetic storms disrupt nocturnal migratory activity in songbirds. *Biology Letters*, 2019, 15(3): 20180918.
- [113] Gulson-Castillo E R, Van Doren B M, Bui M X, Horton K G, Li J, Moldwin M B, Shedden K, Welling D T, Winger B M. Space weather disrupts nocturnal bird migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(42): e2306317120.
- [114] Eder S H K, Cadiou H, Muhamad A, McNaughton P A, Kirschvink J L, Winklhofer M. Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(30): 12022-12027.
- [115] Heyers D, Zapka M, Hoffmeister M, Wild J M, Mouritsen H. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(20): 9394-9399.
- [116] Semm P. Neurobiological investigations on the magnetic sensitivity of the pineal gland in rodents and pigeons. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology*, 1983, 76(4): 683-689.