

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.Ломоносова

на правах рукописи

Пахомов Александр Филиппович

РОЛЬ МАГНИТНОГО КОМПАСА И МАГНИТНОЙ КАРТЫ В ОПРЕДЕЛЕНИИ
МИГРАЦИОННОГО НАПРАВЛЕНИЯ У МЕЛКИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Огурцов Сергей Викторович

Москва, 2016

Содержание

I. Введение	4
1.1. Актуальность проблемы.....	4
1.2. Цель и задачи работы.....	6
II. Обзор литературы	8
2.1. Навигационные способности птиц. Природа навигационной карты.....	8
2.1.1. Магнитная карта. Магнитоцептор на основе соединений железа и его роль в работе навигационной карты мигрирующих птиц.....	10
2.1.2. Ольфакторная карта	19
2.1.3. Навигация по астрономическим ориентирам.	21
2.1.4. Навигация с использованием инфразвука. Гравитационная карта.....	22
2.2. Ориентация птиц. Компасные системы мигрирующих птиц.....	23
2.2.1. Магнитный компас мигрирующих птиц. Модель бирадикальных реакций.....	23
2.2.1.1. Свойства магнитного компаса мигрирующих птиц	23
2.2.1.2. Модель бирадикальных реакций.....	26
2.2.2. Положение солнца и поляризованный свет как ориентиры.....	32
2.2.3. Звезды и созвездия как ориентиры	35
2.3. Взаимоотношения между компасными системами мигрирующих птиц.....	39
2.3.1. Методика изучения иерархии компасных систем мигрирующих птиц: эксперименты по конфликту компасов	39
2.3.2. Иерархия компасных систем в премиграционный период.....	40
2.3.3. Иерархия компасных систем во время миграции.....	43
2.3.3.1. Доминирование магнитного компаса над астрономическими при калибровке компасных систем	44
2.3.3.2. Доминирование астрономических компасов над магнитным при калибровке компасных систем.....	44
2.3.3.1. Простое доминирование одного из компасов.....	51
III. Материалы и методы (общие положения).....	54
IV. Физическая и сенсорная основа навигационной карты мигрирующих птиц	56
4.1. Природа навигационной карты и ее связь с тройничным нервом.	57

4.1.1. Материалы и методы	57
4.1.2. Результаты и обсуждение	61
4.1.2.1. Магнитная карта воробьиных птиц существует	61
4.1.2.2. Участие тройничного нерва в работе навигационной карты воробьиных мигрантов.....	64
4.2. Компоненты навигационной карты.....	67
4.2.1. Материалы и методы	71
4.2.2. Результаты и обсуждение.....	72
V. Механизм работы магнитного компаса птиц.....	78
5.1. Влияние слабых осциллирующих магнитных полей на работу магнитного компас.....	78
5.2. Материалы и методы	80
5.3. Результаты и обсуждение	82
VI. Положение магнитного компаса в иерархии компасных систем мигрирующих птиц.....	86
6.1. Материалы и методы	86
6.2. Результаты и обсуждение.....	89
VII. Общее заключение	100
VIII. Выводы.....	103
IX. Благодарности	104
VI. Список работ, опубликованных по теме диссертации	105
Статьи в рецензируемых журналах ВАК и других изданиях.....	105
Публикации в сборниках и материалах конференций.....	105
IX. Список литературы.....	107

I. Введение

1.1. Актуальность проблемы

Миллионы птиц каждый год совершают миграции на сотни и тысячи километров с мест гнездования и обратно. Для того, чтобы найти дорогу и достичь гнездовых территорий или зимовок, птицы должны обладать ориентацией и навигацией. Под ориентацией подразумевается способность определять направление движения относительно сторон света, а под навигацией – способность определять свое местоположение относительно цели без сенсорного контакта с ней (Кишкинев, Чернецов, 2014). В 50-е гг. XX века Густавом Крамером была предложена концепция «карты и компаса» (Kramer, 1953). Согласно этой идее, птицы во время миграции (или хоминга) должны сначала определить свое местоположение относительно цели движения (этап карты, навигация), а потом выбрать и поддерживать выбранное направление к ней (этап компаса, ориентация). Иными словами, птицы обладают компасом и навигационной картой. Густав Крамер впервые разделил вопрос «а как же птицы находят дорогу?» на два принципиально разных вопроса, которые могут иметь не связанные друг с другом решения: как устроена навигационная карта и как устроена компасная система птиц. Иными словами, механизм работы и карты, и компаса у разных видов может быть основан на разных принципах: карта может быть магнитной, а компас – звездным или же компас может быть магнитным, а карта – ольфакторной (Чернецов, 2016).

Какие источники информации используют птицы при ориентации и навигации? На данный момент принято считать, что птицы при определении сторон света используют информацию из трех различных источников: 1) положение солнца и поляризованный свет (Kramer, 1950, 1952; Muheim et al., 2006b); 2) положение звезд и созвездий (Emlen, 1967a, 1967b) и 3) параметры магнитного поля (Wiltschko, Wiltschko, 1972). При этом вопрос о природе навигационной карты птиц остается открытым: на данный момент накоплены данные, косвенно указывающие, что навигационная система может иметь как магнитную, так и ольфакторную (запаховую) природу. Гипотеза ольфакторной карты имеет ряд убедительных доказательств, полученных на хомингующих голубях и морских птицах (Wallraff et al., 1995; Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009; Wikelski et al., 2015). В свою очередь, гипотеза о магнитной навигационной карте мигрирующих птиц неоднократно высказывалась и проверялась рядом исследователей (Fischer et al., 2003; Henshaw et al., 2010; Deutschlander et al., 2012), однако на данный момент она так и не доказана. В свою очередь, даже если бы наличие у мигрирующих птиц магнитной карты имело бы

неоспоримые экспериментальные доказательства, то встает вопрос, а какие параметры геомагнитного поля (напряженность, наклонение, склонение) используют птицы при навигации. Наклонение и напряженность в грубом приближении меняются от экватора к полюсам (и могут маркировать широту) и в некоторых районах Земли образуют бикоординатную сетку, которая теоретически может быть использована птицами (Boström et al., 2012). Но во многих районах встает проблема определения долготы, которую птицы могут решить, используя для этого склонение (угол между направлениями на магнитный и географический севера). Однако на данный момент нет экспериментальных доказательств того, что птицы способны воспринимать склонение.

Способность птиц воспринимать магнитное поле в настоящее время можно считать доказанной, однако местоположение и механизмы работы магниторецепторов вызывают множество вопросов. На данный момент наиболее распространена точка зрения, что птицы обладают двумя магниторецепторными системами, одна из которых основана на бирадикальных реакциях, локализована в сетчатке глаза и используется в качестве компасной системы (Zapka et al. 2009), а другая связана с намагниченными частицами оксида железа. Недавно было высказано предположение, что существует третья магниторецепторная система во внутреннем ухе птиц (Harada et al., 2001; Harada, 2008; Wu, Dickman, 2011, 2012), однако ее природа и функции неизвестны. Локализация второй системы в точности неизвестна, но предполагается, что она находится в надклювье и иннервируется глазничной ветвью тройничного нерва. Считается, что вторая магниторецепторная система, основанная на намагниченных частицах железа, возможно, принимает участие в работе магнитной навигационной карты мигрирующих птиц (Kishkinev et al., 2013), однако строгих экспериментальных доказательств этого факта на данный момент нет.

Модель бирадикальных реакций, лежащая в основе первой магниторецепторной системы (отвечающей за работу магнитного компаса птиц), имеет множество фактов, говорящих в ее пользу (см обзоры: Кишкинев, Чернецов, 2014; Liedvogel, Mouritsen, 2009). Но, несмотря на это, она сталкивается с рядом теоретических проблем. Согласно расчетам (Kavokin, 2009), слабые осциллирующие поля (влияние которых рассматривается как диагностический метод для выявления наличия в изучаемой системе бирадикальных реакций) столь малой амплитуды, которая использовалась в ряде экспериментальных работ (Thalau et al., 2005; Ritz et al., 2009), не могут воздействовать на принятую в настоящий момент модель работы магнитного компаса. Это связано с тем, что 1) время жизни

радикальной пары должно быть не менее 1 с, в то время, как время жизни бирадикальной пары колеблется от 10^{-9} до 10^{-2} с; 2) магнитные поля, создаваемые окружающими радикальную пару атомами, в среднем в несколько раз сильнее осциллирующего поля, используемого в поведенческих экспериментах (Thalau et al., 2005; Ritz et al., 2009). Поэтому данная модель нуждается в дальнейшей разработке, а также в независимом подтверждении влияния слабых осциллирующих полей на способность птиц ориентироваться по магнитному полю.

Как уже упоминалось выше, птицы имеют три независимые компасные системы (солнечную, звездную и магнитную), что указывает на избыточность информации, получаемой от них, и, соответственно, существование иерархии между компасами. Не исключено, что иерархические связи между компасными системами могут различаться у разных видов (Chernetsov, 2015) и, может быть, у разных популяций одного вида. Однако полученные в настоящее время данные о взаимоотношении компасов у разных видов не позволяют выявить какие-либо закономерности данного явления, что требует дополнительных экспериментов на разных видах и в разных условиях.

1.2. Цель и задачи работы

Цель работы состоит в изучении роли магнитного поля в навигации и ориентации у воробьиных мигрантов. Как было показано выше, в этом комплексе вопросов есть целый ряд недостаточно изученных аспектов.

Для достижения поставленной цели нами были сформулированы следующие задачи исследования:

- 1) Проверить гипотезу о магнитной природе навигационной карты воробьиных птиц.
- 2) Проверить гипотезу об использовании птицами магнитного склонения для определения долготного смещения.
- 3) Установить возможное функциональное значение магнитной информации, передаваемой по системе тройничного нерва от гипотетического магниторецептора в надклювье.
- 4) Изучить влияние осциллирующего магнитного поля на способность птиц к ориентации с использованием магнитного компаса.

- 5) Изучить взаимоотношения магнитного компаса с астрономическими компасами (звездным, солнечным) и его положение в иерархии компасных систем.

II. Обзор литературы

2.1. Навигационные способности птиц. Природа навигационной карты

В пользу существования у птиц способности к истинной навигации свидетельствуют факты возврата мигрирующих птиц на следующий год после зимовки к местам размножения, находящимся в сотнях и тысячах километров от зимовочных территорий

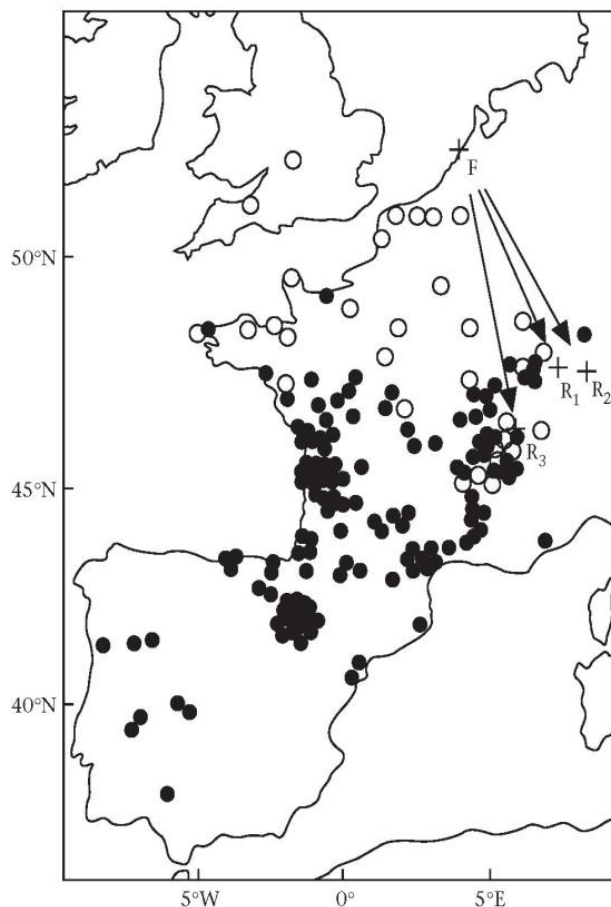


Рис. 1. Опыты Пердека по перемещению скворцов во время осенней миграции. F – место отлова на пролёте, R₁, R₂, R₃ – места выпуска в Швейцарии. ● – молодые птицы, ○ – взрослые (по: Perdeck, 1958).

(Соколов, 1991). Возвраты птиц к местам размножения нельзя отнести к случайным явлениям, так как в этом случае они были бы единичными за долгий период наблюдений, а не составляли бы у дальних мигрантов в среднем до 13% у молодых (Bushuev et al., 2012) и 30–40% у взрослых особей (Соколов, 1991).

Тот факт, что навигационные способности мигрирующих птиц не являются врожденными, а развиваются в процессе первой миграции, впервые был продемонстрирован в работах Пердека на обыкновенных скворцах *Sturnus vulgaris* (Perdeck, 1958). Пердек отлавливал молодых и взрослых скворцов из восточной Прибалтики во время осенней миграции на территории Голландии и отвозил птиц на самолете в Швейцарию, где затем выпускал. Места зимовок этой популяции скворцов находятся в северо-западной Франции и на Британских островах, т. е.

они мигрируют на Ю-ЮЗ. Оказалось, что взрослые смогли определить это смещение и, изменив направление миграции на С-З, достигли популяционно-специфических мест зимовки (т.е. проявили навигацию и ориентацию), а молодые особи зимовали на территории южной Франции и Испании, т.е. показали только ориентацию (рис. 1). Позже это было подтверждено на других видах воробьиных мигрантов: беловенечных зонотрихиях *Zonotrichia leucophrys gambelii* в Северной Америке (Thorup et al., 2007) и тростниковых

камышевках *Acrocephalus scirpaceus* в России (Chernetsov et al., 2008). Однако не во всех работах по физическому перемещению птиц с путей миграции наблюдалась компенсация смещения взрослыми птицами. Беловенечные и чернобровые зонотрихии *Zonotrichia atricapilla* не смогли вернуться в США после перемещения на 9000 км в Южную Корею (Mewaldt et al., 1973), несмотря на то, что на тех же самых видах при перемещении на более близкие расстояния, на 3800 и 2900 км в Мэриленд и Луизиану (США), были получены противоположные результаты (Mewaldt, 1963, 1964). В более поздних работах Пердека скворцы при перемещении в Испанию (более 2000 км) не смогли вернуться к популяционно-специфичным местам зимовки (Perdeck, 1967).

В данное время принято считать, что молодые особи, в отличие от взрослых, не обладают навигационными способностями и не могут компенсировать смещение с трассы во время первой миграции (Perdeck, 1958; Thorup et al., 2007). Согласно классическим представлениям, молодые птицы достигают мест зимовки, используя поведенческую программу, по которой молодая особь должна лететь определенное время в определенном направлении, чтобы достигнуть популяционно-специфических мест зимовки - концепция «часов и компаса». Несмотря на то, что в пользу данной концепции свидетельствуют результаты множество работ (Gwinner, Wiltschko, 1978; Berthold, Querner, 1981; Beck, Wiltschko, 1982a; Mouritsen, Larsen, 1998; Кишкинев et al., 2006a), есть данные, которые она не может объяснить (Gschweng et al., 2008, Willemoes et al., 2014), либо было показано, что молодые птицы способны к компенсации смещения (Thorup et al., 2011). Поэтому данная концепция нуждается в дальнейшей разработке.

Если наличие навигационных способностей у мигрирующих птиц не вызывает сомнений (что доказывают многочисленные примеры верности территории, как гнездовой, как и негнездовой, см. обзор: Соколов, 1991), то природа навигационной карты до сих пор остается невыясненной. В разное время выдвигались различные гипотезы о том, какие естественные ориентиры используют птицы при навигации: астрономические (солнце и звездное время), инфразвук, гравитационное поле, запаховые ориентиры (ольфакторная карта) и параметры геомагнитного поля (магнитная карта).

Навигационная карта птиц представляет в своей сути когнитивную карту по Толману (Tolman, 1948; O'Keefe, Nadel, 1978; см. обзор Jacobs, Menzel, 2014). Когнитивная карта предполагает, что животное обладает ментальной репрезентацией геометрических параметров пространства и может прокладывать новые маршруты между отдельными точками этого пространства (Чернецов, 2016). На данный момент существует две

концепции относительно того, как может быть устроена карта: концепция мозаичной и градиентной карты (Wallraff, 1974). Согласно первой, птицы запоминают мозаику ориентиров на местности, которые могут помочь им вернуться в нужный район. Данная карта имеет ограничение по масштабу использования: она может работать только в пределах десятков километров. Градиентная карта подразумевает, что птицы измеряют градиент того или иного показателя (например, параметров геомагнитного поля или распределения летучих веществ в воздухе), которые закономерно изменяются в пространстве. Градиентная карта может быть использована при перемещениях на сотни и тысячи километров. При этом карта мигрирующих птиц должна быть бикоординатной (Mouritsen, 2003), в которой присутствуют как минимум два градиента, определяющие широту и долготу и образующие сетку.

Рассмотрим вкратце каждую из вышеописанных гипотез и остановимся подробнее на наиболее вероятных, а именно на ольфакторной и магнитных картах.

2.1.1. Магнитная карта. Магниторецептор на основе соединений железа и его роль в работе навигационной карты мигрирующих птиц

О существовании магнитного поля вокруг Земли люди не знали вплоть до 1600 года, когда английский ученый Уильям Гильберт, придворный врач королевы Елизаветы I, впервые показал, что Земля является магнитом, ось которого не совпадает с осью вращения Земли. Свои наблюдения и выводы он описал в книге «О магните» («De Magnete»). Следовательно, вокруг Земли, как и около любого магнита, существует магнитное поле. По наиболее популярной в настоящее время гипотезе, магнитное поле нашей планеты создается в результате движения вещества жидкого внешнего слоя ядра вокруг его твердой сердцевины. В состав ядра входит железоникелевый сплав с примесью других сидерофильных элементов (обладающих сродством к железу). Кроме земного ядра, в создании магнитного поля участвуют и геологические процессы в земной коре (Скайлс, 1989).

Геомагнитное поле характеризуется тремя величинами: напряженностью, склонением и наклонением. Напряженность магнитного поля изменяется от 60000 - 65000 нТл на магнитных полюсах до 25000-30000 нТл на магнитном экваторе, достигая минимального значения в 25000 нТл на побережье Бразилии (Wiltshko, Wiltshko, 2015). В среднем же магнитное поле изменяется от 3 до 5 нТл/км, если двигаться от экватора к полюсу (Rozhok, 2008). При этом следует учитывать, что магнитные и географические

полюса и экваторы не совпадают. Магнитные полюса находятся в Арктике и в Антарктиде (координаты - $75^{\circ},6$ с. ш., 101° з. д. и $66^{\circ},3$ ю.ш., 141° в.д), но в **северном** географическом полушарии находится **южный** магнитный полюс, на который указывает северная стрелка компаса.

Второй характеристикой геомагнитного поля является склонение. Под этим термином понимают угол между местным географическим меридианом (направление на географический север) и горизонтальной проекцией силовых линий поля (направление на магнитный север). Третий параметр – это наклонение, угол между силовыми линиями и земной поверхностью. Максимального значения оно достигает на полюсах ($\pm 90^{\circ}$), а минимален на экваторе (0°) и изменяется на $0,01^{\circ}/\text{км}$ при движении от магнитного полюса к экватору (Rozhok, 2008).

На данный момент существуют лишь косвенные доказательства, что навигационная карта мигрирующих птиц может быть основана на информации от магнитного поля. Это работы по «виртуальному магнитному смещению», показавшие, что взрослые птицы, в отличие от молодых, при тестировании в поле места, которое находится севернее или южнее мест зимовки или размножения (Fischer et al., 2003; Henshaw et al., 2010; Deutschlander et al., 2012), были дезориентированы. Данные перечисленных исследований нельзя назвать убедительными, несмотря на то, что результаты экспериментов, по мнению авторов, указывают на способность птиц использовать магнитное поле при навигации. Убедительным доказательством могут быть данные, полученные в результате экспериментов с «виртуальным магнитным смещением», когда птиц помещают в искусственное магнитное поле, соответствующее параметрам естественного поля в удалённых районах, и получают предсказуемый ориентационный ответ в круговых аренах – например, ориентацию, направленную на компенсацию виртуального смещения. При этом магнитное поле должно быть единственным изменённым параметром, все остальные возможные источники навигационной информации (запахи, фотопериод, доступ к астроориентирам и т.д.) должны остаться неизменными. Дезориентация птиц в результате магнитного смещения, наблюдавшаяся в некоторых экспериментах (Fischer et al., 2003; Deutschlander et al., 2012), является неспецифическим ответом и не может считаться строгим доказательством использования магнитной карты. Другими косвенными доказательствами магнитной природы навигационной карты мигрирующих птиц считаются опыты, в которых было показано наличие «реперных точек» у молодых особей. Эти точки маркируют различные участки на миграционной трассе: если симулировать магнитное поле

перед географическим барьером, например, Сахарой в Египте, то это приводит к усиленному жиронакоплению у птиц по сравнению с птицами, которых содержали в естественном для места проведения эксперимента магнитном поле в Швеции; (Fransson et al., 2001; Kullberg et al., 2003; Henshaw et al., 2010). Если же содержать птиц в магнитном поле, характерном для мест зимовки, например, юг Испании для зарянки *Erithacus rubecula*, то птицы перестают увеличивать свой вес и жировые запасы по сравнению с контрольными птицами (Kullberg et al., 2007).

Структура, функциональная роль и связь с тройничным нервом гипотетического магниторецептора, расположенного в области надклювья, до сих пор остается невыясненной. Его работа предположительно основана на намагниченных частицах железа, наподобие того компаса, который используется людьми. В качестве таких частиц могут выступать магнетит (оксид железа Fe_3O_4) и/или магемит (Fe_2O_3). Магнитные свойства частиц зависят от их размера: крупные частицы (больше 100 нм) состоят из нескольких магнитных доменов, каждый из которых обладает магнитным моментом, которые компенсируют друг друга, поэтому сами частицы обладают слабой намагниченностью в отсутствии внешнего магнитного поля. Частицы размером от 10 до 100 нм обладают только одним магнитным доменом с постоянным магнитным моментом, направленным вдоль оси кристалла, поэтому при приложении внешнего магнитного поля кристаллики выстраиваются вдоль силовых линий поля. Более мелкие частицы, называемые суперпарамагнитными, имеют магнитные моменты, но они не направлены вдоль осей кристаллов и поэтому при приложении внешнего магнитного поля эти частицы не могут выстраиваться вдоль силовых линий поля.

Впервые частицы магнетита в биологических объектах были найдены в радулах хитонов *Polyplacophora* (Löwenstam, 1962). Позднее внутриклеточные скопления магнетита были обнаружены в так называемых магнетосомах бактерий *Spirochaeta plicatillis* (Blakemore, 1975). Однодоменный магнетит в птицах впервые был обнаружен в голубях в 70-е гг. XX века (Walcott et al., 1979), между мозговыми оболочками и костями черепа. Однако такое расположение железосодержащих клеток вызывает сомнения по поводу их участия в магниторецепции. Позднее однодоменные частицы магнетита были найдены в клетках носовой полости у мигрирующих рисовых трупялов *Dolichonyx oryzivorus* (Beason, Nichols, 1984; Beason, Brennan, 1986) и голубей (Williams, Wild, 2001). По мнению авторов, обнаруженные частицы могут играть роль магниторецепторов у птиц и иннервироваться глазничной ветвью тройничного нерва, что послужило толчком к электрофизиологическим

исследованиям активности нейронов данной ветви при изменении параметров магнитного поля. Пионерами в исследовании этого направления считаются Бисона и Семма (Beason, Semm, 1987). Бисон и Семма считали, что смогли получить электрофизиологический ответ от нейронов глазничной ветви тройничного нерва и тройничных ганглиев у рисового трупяла при изменении интенсивности и направления внешнего магнитного поля (рис. 2; Beason, Semm, 1987, Semm, Beason, 1990). На основании этого было сделано предположение, что по данной ветви тройничного нерва идет информация о параметрах магнитного поля от гипотетических магниторецепторов, которые могут находиться в срединной обонятельной кости (Semm, Beason, 1990). Однако впоследствии оказалось, что для анализа авторы выбирали ответы на воздействие стимула (изменения параметров магнитного поля)

только от тех нейронов, которые показывали желаемый результат (Кишкинев, Чернецов, 2014), что подвергает сомнению полученные ими данные. Несмотря на то, что работы Бисона и Семма вызывают скептическое отношение научного общества ввиду вышеописанных методических ошибок, однако они были правы в том, что по тройничному нерву переносится информация о магнитном поле. Данный факт был позже подтвержден в работах по

изучению возбуждения ядер тройничного нерва (при изменении магнитного поля) при помощи генов ранней экспрессии в нейронах ядер (Heyers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014).

Кроме срединной обонятельной кости и тканей между мозговыми оболочками и костями черепа, в качестве местоположения гипотетического магниторецептора, иннервируемого тройничным нервом, стали рассматривать небо птиц. При помощи метода трансмиссионной электронной микроскопии в них были обнаружены скопления магнетита в виде суперпарамагнитных частиц (Hanzlik et al., 2000; Winklhofer et al., 2001).

В лаборатории супругов Фляйснер были проведены гистологические (прокраска тканей берлинской лазурью на железосодержащие клетки) и иммуногистохимические (прокраска при помощи антител на нейрофиламенты) исследования срезов надклювья голубей. Было

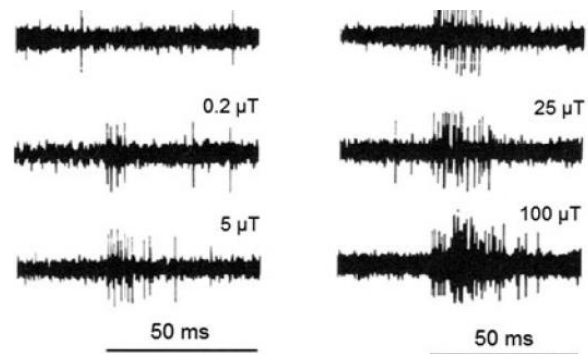


Рис. 2. Электрофизиологический ответ, полученный от глазной ветви тройничного нерва при изменении напряженности вертикальной компоненты магнитного поля (по: Semm, Beason, 1990, с изменениями).

показано, что железосодержащие структуры из суперпарамагнитных частиц ассоциированы с дендритами нейронов (Fleissner et al., 2003). Основываясь на данных упомянутых выше прокрасок и световой микроскопии, авторы предположили, что найденные ими магниторецепторы располагаются в 6 областях (зона концентрации магнетита) по краю надклювья голубя (рис. 3, А).

Частицы магнетита расположены в концевых участках дендритов, лишенных оболочки из шванновских клеток, входящих, как предполагается, в состав глазничной ветви тройничного нерва (рис. 3, В). Предполагалось, что они представлены в виде трех структур (рис. 4): кластеров магнетита, которые покоятся на чашеобразном образовании из микрофибрилл и матрикса, пластинок магнетита, располагающихся в виде цепочек внутри окончания, и вакуолей, покрытых этими пластинками. Кластеры

соединены при помощи фибрилл с механочувствительными ионными каналами, которые

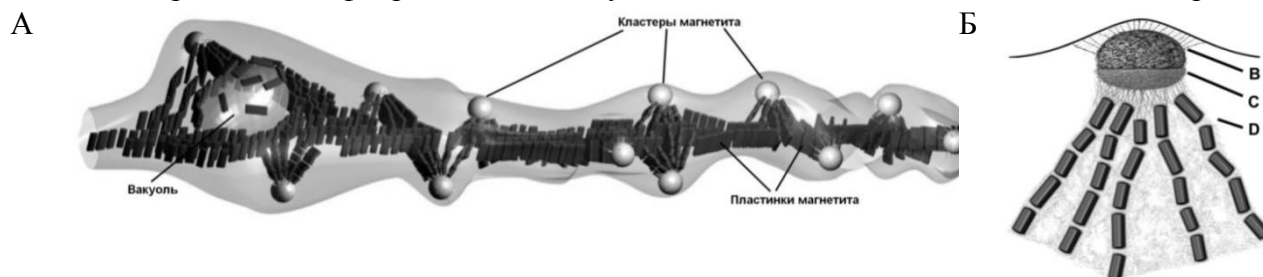


Рис. 4. Схема предполагаемого строения магниторецептора (А) и связи кластеров с мембраной и пластинками магнетита (Б): кластер и отходящие к мембране фибриллы (В), чашеобразное образование матрикса (С), пластинки магнетита (D, no: Fleissner et al., 2003, с изменением).

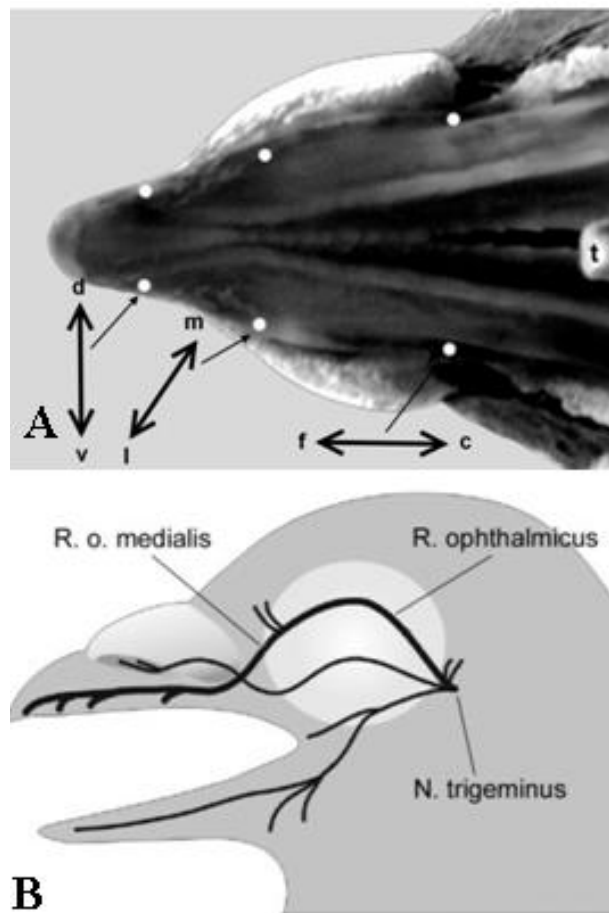


Рис. 3. Местоположение предполагаемых магниторецепторов в клюве голубя. А: нижняя часть надклювья (пояснения в тексте). В: схема расположения нервов в клюве (no: Fleissner et al., 2003, с изменениями).

открываются под действием магнитного поля, вызывая поляризацию/деполяризацию и генерируя рецепторный потенциал (рис. 5). Вакуоли и цепочки пластинок магнетита, скорее всего, используются в усилении слабых изменений магнитного поля (Fleissner et al., 2003). В более поздних работах (Fleissner et al., 2007) было показано, что дендриты в 6 зонах располагаются в определенном порядке (рис. 3,А): на конце клюва в дорзовентральном направлении (d - v), в основании клюва в каудоростральном (f - c), а посередине – в латеромедиальном (m - l). Кроме магнетита, оксида железа Fe_3O_4 (железо в степенях окисления 2 и 3, Fe II и Fe III), в них присутствует и более окисленная форма – магемит Fe_2O_3 (Fe III), то есть предполагаемый магниторецептор может является магнитно-магемитным. Помимо голубей, подобные структуры были найдены как у мигрирующих птиц (садовая славка *Sylvia borin* и зарянка), так и у немигрирующих домашних куриц (Falkenberg et al., 2010).

Эта хорошо разработанная теория строения магниторецептора в клюве птиц, иннервируемого глазничной ветвью тройничного нерва, была поставлена под сомнение опубликованной в 2012 году в журнале Nature работой Трайбера и коллег (Treiber et al., 2012). Основываясь на большом количестве проанализированных срезов надклювья голубей (n = 172 птиц), авторы данной работы пришли к выводу, что 1) скопления железосодержащих клеток не образуют шесть билатерально симметричных четко оформленных кластеров, а более или менее равномерно распределены в тканях надклювья; 2) путем сопоставления выявленных при помощи берлинской лазури железосодержащих клеток и иммуногистохимического прокрашивания нейрофиламентов они показали, что скопления суперпарамагнитных частиц не ассоциированы с нейронами. Данные анализа структуры железосодержащих клеток, полученные при помощи электронномикроскопического метода дифракции электронов (SAED), и выявленные на их поверхности при помощи антител комплексы гистосовместимости II класса говорят о том, что они на самом деле являются макрофагами (Treiber et al., 2012). Таким образом, к этой вполне сформированной модели строения предполагаемого магниторецептора в надклювье птиц научное общество стало относиться с сомнением, и вопрос о его строении и вообще существовании остается открытым. В одной из последних работ, выполненных в лаборатории Дэвида Киза, в который и были проведены вышеописанные исследования, было показано, что при анализе различных тканей голубей, в которых теоретически могут

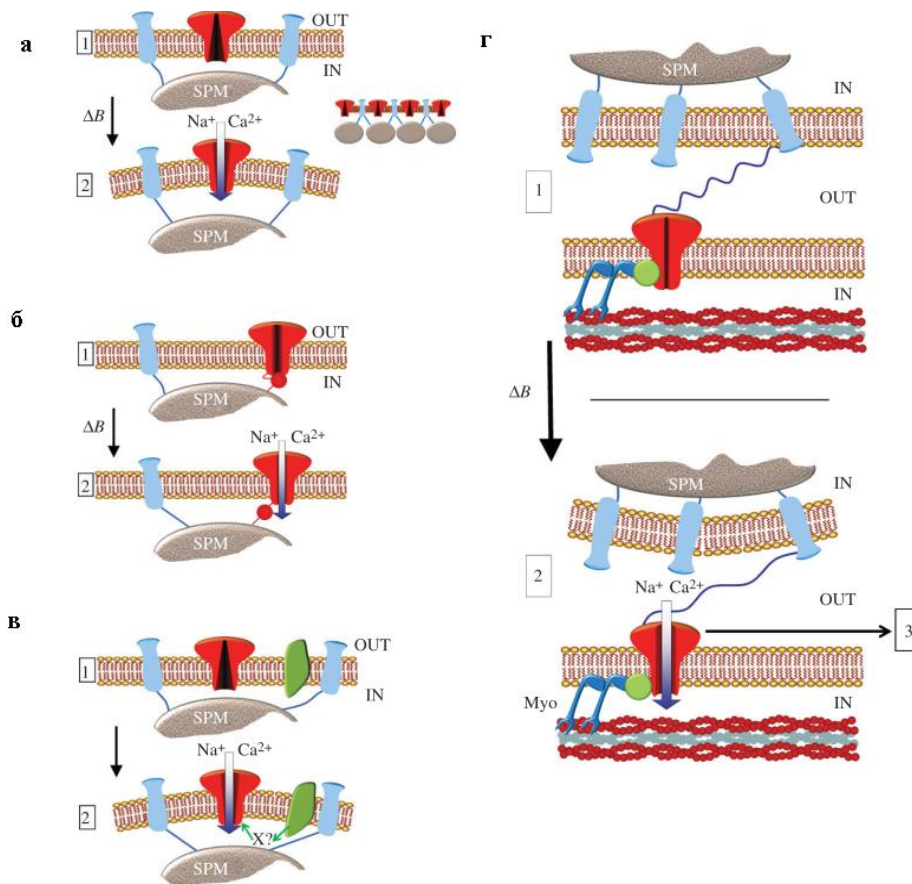


Рис. 5. Возможные сценарии работы магниторецептора на основе магнетита. а) ионные каналы в клеточной мембране физически не связаны с частицами магнетита. Изменение магнитного поля (ΔB) приводит в движение кластер или цепочек кластеров (справа) суперпарамагнитных (SPM) частиц, которое приводит к деформации мембраны. Это вызывает открытие ионных каналов и приводит к возникновению потенциала действия; б) ионные каналы в клеточной мембране физически связаны с частицами магнетита. В состоянии покоя ионные каналы закрыты. Изменение магнитного поля (ΔB) снимает блокаду и позволяет ионам натрия и кальция проникать в клетку через мембрану; в) движение SPM частиц приводит к выбросу вторичного мессенджера (X), напрямую или через создание напряжения в мембране. Мессенджер связывается с ионными каналами и открывает их. (г) механизм, основанный на механотрансдукции в стереоцилиях. Магнетитсодержащая клетка связана с нервным окончанием при помощи филаментов. Ионные каналы связаны с актиновыми филаментами через белок миозин (Myo). Движение SPM частиц натягивает филаменты и открывает ионные каналы (по: Cadiou, McNaughton, 2010, с изменениями).

находиться магниторецепторы, было показано, что все магнитные частицы, обнаруженные в них, имели внеклеточное расположение и, скорее всего, попали в них из окружающей среды (Edelman et al., 2014).

Несмотря на противоречивые данные электрофизиологических и гистохимических исследований относительно местоположения и структуры гипотетического магниторецептора, предположение, что он может быть локализован в клюве птиц и иннервироваться глазничной ветвью тройничного нерва, имеет косвенные доказательства в виде данных нейробиологических и поведенческих экспериментов. При стимуляции зарянок меняющимся магнитным полем обнаружено повышение экспрессии генов раннего ответа ZENK в ядрах тройничного нерва (ядра поверхностной и глубокой чувствительности; Heyers et al., 2010). Эти гены служат маркерами активации нейронов в ответ на стимуляцию. При тестировании птиц в нулевом магнитном поле или при билатеральном пересечении данного нерва экспрессия ZENK резко понижается. Аналогичные результаты позднее были получены на голубях (Wu, Dickman, 2011; Lefeldt et al., 2014). Эти данные говорят о том, что по глазничной ветви тройничного нерва проходит магнитная информация от гипотетических магниторецепторов, находящихся в надклювье птиц.

В пользу того, что в надклювье птиц есть магниторецептор, иннервируемый глазничной ветвью тройничного нерва, свидетельствуют и данные поведенческих экспериментов. В первую очередь это опыты Кордулы Моры и коллег, в которых голубой учили распознавать наличие или отсутствие магнитной аномалии (Mora et al., 2004). Эти эксперименты впоследствии были повторены на домашних утках *Anas platyrhynchos* f. *domestica* (Freire et al., 2012). Птицы теряли способность находить аномалию при обработке клюва лидокаином (местный анестетик) и пересечении ранее упомянутой ветви тройничного нерва. Помимо этого, взрослые тростниковые камышевки, которые в отличие от молодых особей способны к компенсации физического смещения с естественных путей миграции (Perdeck, 1958; Thorup et al., 2007; Chernetsov et al., 2008), при билатеральном пересечении тройничного нерва теряют эту способность (Kishkinev et al., 2013).

Если гипотетический магниторецептор имеет в своей основе железосодержащие частицы, то сильное пульсирующее магнитное поле (силой 0,1 Гс и продолжительностью менее 5 мс) должно нарушать его работу путем перемагничивания однодоменных частиц и выстраивания их вдоль направления действия пульса. Этот эффект должен наблюдаться и с цепочками, и кластерами из суперпарамагнитных частиц (Davila et al., 2005). Первые

работы по влиянию пульсирующего поля были проведены на австралийских белоглазках *Zosterops lateralis*: после пульсации птицы меняли направление своей активности в круговых аренах на 90 градусов (Wiltschko et al., 1994, 1998). В опытах на рисовых трупялах было показано, что в зависимости от направления пульсации птицы меняли ориентацию в разном направлении (Beason et al., 1995). Похожую картину наблюдали и при пульсации поля в параллельном или антипараллельном направлении у тростниковых камышевок и зярянок, а при перпендикулярной пульсации был показан поворот направления активности в круговых аренах по часовой стрелке (Holland, 2010). Влияние пульсирующего поля обнаружено как в клеточных экспериментах, так и на свободнолетающих птицах (Beason et al., 1997; Holland, 2010; Holland, Helm, 2013), и эффект воздействия пульсирующего поля может быть устранен при помощи местной анестезии клюва лидокаином (Wiltschko et al., 2009).

Как мы видим, прямых доказательств существования так называемого надклювного органа магниторецепции, связанного с намагниченными частицами железа и иннервируемого глазничной ветвью тройничного нерва, до сих пор нет. Нет и четких представлений о том, какова его роль. Считается, что он может участвовать в работе навигационной карты птиц, хотя, как уже упоминалось выше, природа карты на данный момент остается неясной. На то, что она может быть магнитной, указывают лишь косвенные данные, связанные с виртуальным смещением (Fischer et al., 2003; Henshaw et al., 2010; Deutschlander et al., 2012) и с наличием врожденных «реперных точек», влияющих на скорость жиронакопления (Fransson et al., 2001, Kullberg et al., 2003, 2007). Результаты экспериментов по влиянию пульсирующего магнитного поля, в которых было показано, что оно воздействует только на взрослых птиц (Munro et al., 1997a,b; Holland, Helm, 2013), и опытов по физическому перемещению птиц с пересеченным тройничным нервом (Kishkinev et al., 2013) позволяют лишь предположить, что навигационные способности мигрирующих птиц, возможно, могут быть связаны с магниторецептором, состоящим из частиц оксида железа, и ассоциированным с ним тройничным нервом.

Ограниченный успех экспериментов по «виртуальному магнитному смещению» мигрирующих птиц, в которых птицы показывали круговую ориентацию в тестовых аренах при изменении параметров магнитного поля, мог быть результатом методических ошибок. Авторы данных работ помещали птиц в изменённое магнитное поле только на время теста (Fischer et al., 2003; Henshaw et al., 2010). Единственное исключение – работа Deutschlander et al. (2012), но и эти авторы переносили птиц из изменённого магнитного поля, в котором

они содержали птиц, в тестовый аппарат, через естественное поле, в котором птицы находились как минимум 10 мин. Таким образом, все авторы до сих пор имитировали множественные перемещения птиц между точками, находящимися в сотнях и тысячах километров друг от друга. Для получения убедительных доказательств магнитной природы навигационной карты мигрирующих птиц необходимо, во-первых, виртуально смещать их в те районы, ответом на смещение в которые была бы компенсация у взрослых особей (а не дезориентация), а во-вторых, необходимо, чтобы птицы всегда находились в одном и том же магнитном поле во время тестов и между ними, чего не было сделано в выполненных на данный момент экспериментах по виртуальному магнитному смещению.

В свою очередь, даже если было бы показано, что взрослые птицы используют магнитное поле в работе своей навигационной карты, встает вопрос, а значения каких параметров магнитного поля (напряженность, наклонение и склонение) лежат в основе этой карты. Согласно исследованиям шведских ученых (Boström et al., 2012), изолинии напряженности поля (изодинамы) и наклонения (изоклины) образуют бикоординатную сетку, но не во всех районах Земли. Во многих районах (Северная Америка, Австралия, Западная Европа), относительно которых известно, что птицы проявляют филопатрию, эти два параметра магнитного поля либо не образуют бикоординатную сетку, либо же пересекаются под маленьким углом, что затрудняет их использование для определения местоположения. С другой стороны, наклонение и напряженность геомагнитного поля могут быть использованы во многих районах для определения широты, потому что эти два параметра поля изменяются при движении от экватора к полюсам. Проблема определения долготы (Chernetsov et al., 2008; Gould, 2009) имеет решение в том случае, если птицы могли бы использовать для этого склонение. Но (1) на данный момент способность птиц воспринимать склонение не показана в экспериментах; (2) навигационная карта в таком случае окажется не чисто геомагнитной, а магнитно-астрономической (ввиду использования астрономических компасов для определения направления на географический север); (3) измерение склонения является непростым делом с когнитивной точки зрения. Однако это перспективное направление исследований.

2.1.2. Ольфакторная карта

Гипотеза ольфакторной карты вызывает в научном обществе оживленные дебаты. Это связано с тем, что, несмотря на наличие экспериментальных данных в пользу существования ольфакторной карты, до сих пор неизвестно, какие химические вещества

могут образовывать устойчивые градиенты в атмосфере, которые птицы могли бы использовать при навигации на сотни и тысячи километров.

Эксперименты, результаты которых, по мнению сторонников ольфакторной навигации, являются доказательством рассматриваемой теории, связаны с нарушением обоняния. Для этого используется либо транспортировка птиц к месту выпуска (при хоминге голубей *Columba livia f. domestica*) с использованием отфильтрованного воздуха, либо нарушение работы ольфакторной системы путем закупорки ноздрей (Papi et al., 1972), промывания сульфатом цинка $ZnSO_4$ (приводит к гибели клеток эпителия в ольфакторных луковицах (Benvenuti, Gagliardo, 1996)) или билатерального (двустороннего) или унилатерального (одностороннего) пересечения ольфакторного нерва (Gagliardo et al., 2006, 2009; Wikelski et al., 2015). Многие из этих экспериментов связаны с хомингом голубей, когда воздействие на ольфакторную систему приводило к нарушению их способности возвращаться к родной голубятне с мест выпусков на неизвестной птицам территории. Первые работы были проведены итальянскими исследователями из университета Пизы в 70-х гг. XX века (Papi et al., 1972, 1974). В дальнейшем аналогичные результаты были получены другими исследователями (Wiltschko et al., 1987; Benvenuti, Brown, 1989; Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009, 2011; см обзоры: Wallraff, 2004; Gagliardo, 2013; Kishkinev, 2015).

Кроме голубей, нарушение навигационных способностей при воздействии на ольфакторную систему было показано для трубконосых (Gagliardo et al., 2013), которые ищут свои гнездовые норы при помощи запахов (Grubb, 1974; Benvenuti et al., 1993; Bonadonna, Bretagnolle, 2002), клуш *Larus fuscus fuscus* (Wikelski et al., 2015), скворцов (Wallraff et al., 1995) и кошачих пересмешников *Dumetella carolinensis* (Holland et al., 2009).

Однако, несмотря на наличие экспериментальных доказательств, большая часть которых получена при изучении хоминга голубей, гипотеза ольфакторной навигации во время миграций птиц имеет ряд слабых сторон. Во-первых, как уже упоминалось выше, до сих пор не найдены химические вещества, которые могут образовывать на суше стабильные градиенты на протяжении сотен и тысяч километров, а только в пределах 200 км (Wallraff, Andreae, 2000). При этом в океанах наблюдается иная картина: химические вещества, например, формальдегид и 1-пентил нитрат, изменяют свою концентрацию с севера на юг в Атлантике (Weller et al., 2000), а диметилсульфид, выделяемый фитопланктоном и служащий меткой кормовых территорий для морских птиц (Nevitt et al., 1995, Nevitt, 2008), может быть использован ими для создания навигационной карты (Nevitt, Bonadonna, 2005).

Однако в целом стоит признать, что механизм бикоординатной карты на основе летучих пахучих веществ не вполне понятен и нет уверенности в том, что такая карта может существовать. Нужно не просто "узнать знакомый запах", а необходимо наличие как минимум двух независимых градиентов, пересекающихся под углом, отличающемся от 0° .

Во-вторых, нарушение работы ольфакторной системы птиц в вышеупомянутых экспериментах может приводить к потере навигационных способностей ввиду воздействия на поведение птицы: понижение мотивации ввиду стресса, нарушение пищевого поведения, особенно у морских птиц, использующих обоняние для поиска пищи, и тд. Например, в одной из работ по обучению голубей поиску магнитных аномалий (Mora et al., 2004) было высказано предположение, что промывка ноздрей сульфатом цинка приводит не только к гибели обонятельного эпителия, но и воздействует на находящуюся рядом глазничную ветвь тройничного нерва, предположительно участвующую в иннервации гипотетического магниторецептора в надклювье птиц, ответственного за работу магнитной карты (Heyers et al., 2010; Kishkinev et al., 2013; Lefeldt et al., 2014).

2.1.3. Навигация по астрономическим ориентирам

Для использования солнца и звездного неба птицы должны, во-первых, быть способны к очень точному измерению углов движения солнца и звезд по небу ($< 1^\circ$), что является нетривиальной задачей даже для технических средств человека. Во-вторых, обладать компенсаторным механизмом, рассчитывающим положение солнца или звезд и сравнивающим их с тем, каким он будет в другом месте и связанным с внутренними часами. Предположение, что птицы при навигации могут использовать положение солнца на небе, появилось сразу же, как было открыто наличие солнечного компаса у птиц (Matthews, 1953). Метьюз был сторонником гипотезы солнечной дуги (эклиптики). Эклиптика — большой круг небесной сферы, по которому происходит видимое годовое движение Солнца. В основе гипотезы лежит тот факт, что солнце на разных широтах в полдень всегда занимает самое высокое положение, а угол между плоскостью эклиптики и плоскостью земной орбиты остается постоянным. Ввиду того, что Земля движется вокруг своей оси и вокруг солнца, в различных широтах максимальная высота солнца над горизонтом в зените различна. Поэтому, согласно этой гипотезе, птицы сравнивают высоту солнца в той местности, в которой они оказались, с домашней, и если она окажется меньше, чем дома, то значит, что они находятся севернее и им следует лететь на юг. Если же выше — то на север. При этом положение солнца на плоскости эклиптики может подсказать птице её смещение

по направлению запад-восток: чем восточнее от дома, тем раньше солнце достигнет своей максимальной высоты и наоборот. Д. Гриффин очень удачно в своей книге описал рассуждения птицы о выборе направления с человеческой точки зрения: «Судя по моим биологическим часам, сейчас раннее утро, но солнце что-то слишком высоко; либо они увезли меня на юг, где солнце в это время стоит выше, либо на восток, где оно раньше встает» (Гриффин, 1966). То есть птица «предполагает», что её местоположение где-то между востоком и югом, поэтому ей стоит лететь на северо-запад.

Наиболее простое предположение на этот счёт высказал английский орнитолог Танмор: «Если солнце находится выше, чем мы привыкли его видеть в это время дома, то надо лететь от него; если же оно ниже ожидаемого – надо лететь по направлению к нему» (Цит. по: Гриффин, 1966).

Однако работы по смещению внутренних часов, проведенных на голубях и мигрирующих птицах (Schmidt-Koenig, 1960, 1990a; Able, Cherry, 1986; Wiltschko, Wiltschko, 2001; Muheim et al., 2002; однако см. также Munro, Wiltschko, 1993), показали, что птицы используют положение солнца, но только для работы своего солнечного компаса, а не для солнечной навигации.

Идея звездной навигации была предложена и показана Зауэром на славках в планетарии (Sauer, 1957, Sauer, Sauer, 1960), однако эти эксперименты были проведены на небольшой выборке, состоящей из нескольких птиц, что заставляет сомневаться в результатах данных опытов. В более поздних экспериментах на других видах было показано, что звездный компас птиц не обладает компенсаторным механизмом (Mouritsen, Larsen, 2001), который характерен для солнечного компаса (см ниже в разделе по компасам птиц). А наличие компенсаторного механизма является условием использования звездного неба для навигации.

На данный момент нет прямых и четких доказательств использования птицами астроориентиров при навигации, а результаты работ, в которых это было показано (Sauer, 1957, Rabøl, 1998), вызывают сомнения.

2.1.4. Навигация с использованием инфразвука. Гравитационная карта

Инфразвуковые волны с частотой 0,1–10 Гц способны распространяться на многие сотни и тысячи километров и могут маркировать такие природные ландшафтные ориентиры, как побережье морей и океанов, реки. Поэтому теоретически могут быть использованы птицами при навигации. Однако в настоящий момент существуют лишь

косвенные доказательства, которые показывают нарушение способности голубей определять дорогу к голубятне во время хоминга при инфразвуковом шуме от пролетающих самолетов (Hagstrum, 2000, 2001). Инфразвук не может являться основным источником навигационной информации для дальних мигрантов (он не образует бикоординатной сетки), но его использование как одного из местных ландшафтных ориентиров вполне возможно.

Другая гипотеза о природе навигационной карты птиц связана с гравитацией. По мнению некоторых исследователей (Lednor, Walcott, 1984; Blaser et al., 2013, 2014), у голубей при пролете через гравитационные аномалии должна нарушаться способность к хомингу. Однако эта гипотеза и её экспериментальное доказательство имеет ряд слабых сторон: во-первых, не во всех полевых экспериментах было показано влияние аномалий на хоминг голубей (Lednor, Walcott, 1984), а те, которые утверждают о наличии этого эффекта, имеют претензии со стороны научного общества к методике проведения эксперимента (Kishkinev, 2015). Во-вторых, параметры гравитационного поля не создают бикоординатной сетки, а в-третьих, птицам необходимо иметь два типа гравитационных рецепторов, один из которых анализирует параметры гравитационного поля «дома» и не реагирует на параметры поля в других местах, а второй анализирует параметры поля в новом месте. Потом эта информация сравнивается, и птица делает вывод, где относительно цели она находится. Данный принцип работы аналогичен двойным часам (Kishkinev et al., 2010). Однако на данный момент такие рецепторы в птицах не найдены (Kishkinev, 2015).

2.2. Ориентация птиц. Компасные системы мигрирующих птиц

2.2.1. Магнитный компас мигрирующих птиц. Модель бирадикальных реакций

2.2.1.1. Свойства магнитного компаса мигрирующих птиц

Предположения о том, что птицы могут использовать магнитное поле для ориентации и навигации во время миграций, впервые были высказаны во второй половине XIX века (Middendorf von A., 1859; Viguier C., 1882). Но до 50-60 годов XX века это не было доказано экспериментально. Первое экспериментальное подтверждение, что птицы способны воспринимать информацию от магнитного поля Земли, было получено в 60-х годах XX века Ф. Меркелем и В. Вильчко на зарянке. Авторы показали, что птицы обладают способностью ориентироваться в круговых аренах в закрытом помещении без доступа к астроориентирам (Merkel, Wiltschko, 1965). Сомнения по поводу того, что в этом

эксперименте зарянки использовали именно магнитное поле, были развеяны в результате дальнейших экспериментов супругов Вильчко (Wiltschko et al., 1971; Wiltschko, Wiltschko, 1972). В опытах на зарянках они изменяли горизонтальную и вертикальную составляющие искусственного магнитного поля, созданного при помощи магнитных колец системы Гельмгольца. Результаты показали, что изменение величины угла между силовыми линиями магнитного поля и вектором силы тяжести используется птицами для определения направления «север-юг». Измерение этого угла позволяет определить только направление к магнитному полюсу, который находится там, где величина угла минимальна, но не дает информации о том, какой это полюс, северный или южный. Таким образом, супруги Вильчко не только впервые доказали само наличие у птиц магнитного компаса, но и продемонстрировали, что у зарянок он имеет инклинационную природу, а не представляет собой полярный компас, аналогичный техническому компасу человека или компасу готтентотских пескороев *Cryptomys hottentotus* (Marhold et al., 1997). Птицы не могут определить направление к южному или северному полюсу, а только направление к магнитному полюсу или магнитному экватору. При пересечении магнитного экватора во время осенней миграции дальним мигрантам необходимо изменить направление своего полета с направления «к экватору» на направление «к полюсу», чтобы достичь популяционно-специфических мест зимовки, лежащих к югу от Сахары. Что и было показано в лабораторных экспериментах на садовых славках, где симулировали пересечение магнитного экватора (Wiltschko, Wiltschko, 1992). Позже существование инклинационного компаса было показано и на других мигрирующих видах (Beck, Wiltschko, 1982a; Beason, 1989). Однако некоторые исследователи не согласны с такой схемой работы магнитного компаса птиц (Rabøl et al., 2002). В настоящее время магнитный компас выявлен у более чем 20 видов воробьиных и неворобьиных птиц, среди которых есть как мигрирующие (садовые славки, мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, зарянки и др.), так и немигрирующие виды (почтовый голубь, домашняя курица *Gallus gallus*; Wiltschko, Wiltschko, 2007).

Для магнитного компаса птиц характерно наличие функционального окна по интенсивности магнитного поля, в пределах которого он работает. Если в экспериментах изменить напряженность поля на 20-30 %, то птицы оказываются дезориентированными (Wiltschko, Gwinner, 1974; Wiltschko, 1978). Однако это функциональное окно не имеет четко зафиксированных границ: если птиц перед ориентационными тестами держать в магнитном поле, которое больше или меньше естественного поля, то птицы через

некоторое время восстанавливают свою способность ориентироваться по магнитному полю: уже через час в магнитном поле с напряженностью, равной 92 000 нТл, что в два раза больше естественного поля, характерного для места проведения экспериментов на зарянках в окрестностях Франкфурта-на-Майне или через 17 часов в искусственном поле с напряженностью в 10 раз меньше напряженности геомагнитного поля (Wiltshko, 1978; Winklhofer et al., 2013). Такая пластичность в работе магнитного компаса необходима для мигрирующих птиц, которые во время миграций сталкиваются с увеличением или уменьшением данного параметра магнитного поля (Wiltshko, Wiltshko, 2015).

Магнитный компас птиц является светозависимым. Предположение о светозависимой природе магнитного компаса косвенно было подтверждено на молодых голубях, которых транспортировали к месту выпуска в полной темноте (Wiltshko, Wiltshko, 1981) и которые оказались дезориентированными после выпуска, в отличие от контрольных птиц, имевших доступ к свету во время транспортировки. Позже на мигрирующих воробьиных было выявлено, что в круговых аренах во время миграций птицы ориентировались в миграционном направлении при тестировании в условиях освещенности светом коротковолновой части спектра - синим, бирюзовым и зеленым, и были дезориентированы в желтом и красном свете. Это справедливо как для ближних мигрантов - зарянок (Wiltshko et al., 1993, 1999, 2014a; Wiltshko, Wiltshko, 1995, 2001; Muheim et al., 2002), так и для дальних - садовых славков (Rappl et al., 2000). Позже была показана способность австралийских белоглазок и зарянок к ориентации в ультрафиолетовом свете (Wiltshko et al., 2014c). Если же тестировать птиц в условиях полной темноты, то они не ориентируются в миграционном направлении, а показывают так называемое «фиксированное направление», что было продемонстрировано на зарянках (Stapput et al., 2008).

Способность к восприятию магнитного поля и использованию его для ориентации имеет врожденный характер. Об этом говорят результаты экспериментов на молодых садовых славках (Wiltshko, Gwinner, 1974). Авторы забрали из гнезда птенцов в возрасте 4–5 дней, с закрытыми глазами, и держали их сначала в вольере, стены которого пропускали дневной свет (но без доступа к солнцу и звездам), а потом в помещении при искусственном фотопериоде и в естественном магнитном поле. В период осенней миграции были проведены ориентационные тесты в домике при естественном магнитном поле, показавшие, что молодые садовые славки, никогда не видевшие солнца и звезд, ориентировались в характерном для них популяционно-специфическом миграционном направлении.

2.2.1.2. Модель бирадикальных реакций

Впервые предположение о том, что в основе магниторецепции могут лежать химические реакции, было сделано в 80-ых гг XX века (Schulten et al., 1978). В начале 2000-ых гг. Торстен Ритц вместе с коллегами предложили модель бирадикальных реакций в качестве основы для восприятия птицами магнитного поля (Ritz et al., 2000). Согласно этой модели, при возбуждении молекулы-донора светом определенного спектра (т.е. обладающего определенной энергией) происходит перенос электрона от донора к молекуле-акцептору, что приводит к образованию радикальной пары, имеющей неспаренные электроны (рис. 6).

Эти электроны некоторое время взаимодействуют друг с другом за счет магнитного сверхтонкого взаимодействия (англ. «hyperfine interaction»). В зависимости от спинов неспаренных электронов радикальная пара может находиться либо в синглетном (спины электронов антипараллельны, $\uparrow\downarrow$), либо в триплетном состоянии (спины электронов параллельны, $\uparrow\uparrow$). При этом происходит переход пары радикалов из одного состояния в другое и наоборот, называемый синглет-триплетной интерконверсией. Скорость данного процесса и процентное содержание синглетных и триплетных продуктов бирадикальной реакции зависит



Рис. 6. Упрощенная схема бирадикальных реакций: AB – исходные молекулы, $A\cdot B\cdot$ – радикальная пара, SP и TP – синглетные и триплетные продукты реакции, соответственно (по: Solov'yov, Greiner, 2013, с изменениями).

от напряженности внешнего магнитного поля и его ориентации по отношению к оси радикальной пары (Ritz et al., 2000). Считается, что магниторецептор, основанный на бирадикальных реакциях, должен быть прикрепленным к мембранным структурам клетки для фиксации оси радикальной пары, а не находиться в цитозоле, хотя часть биофизиков не считают это условие необходимым (Lau et al., 2012).

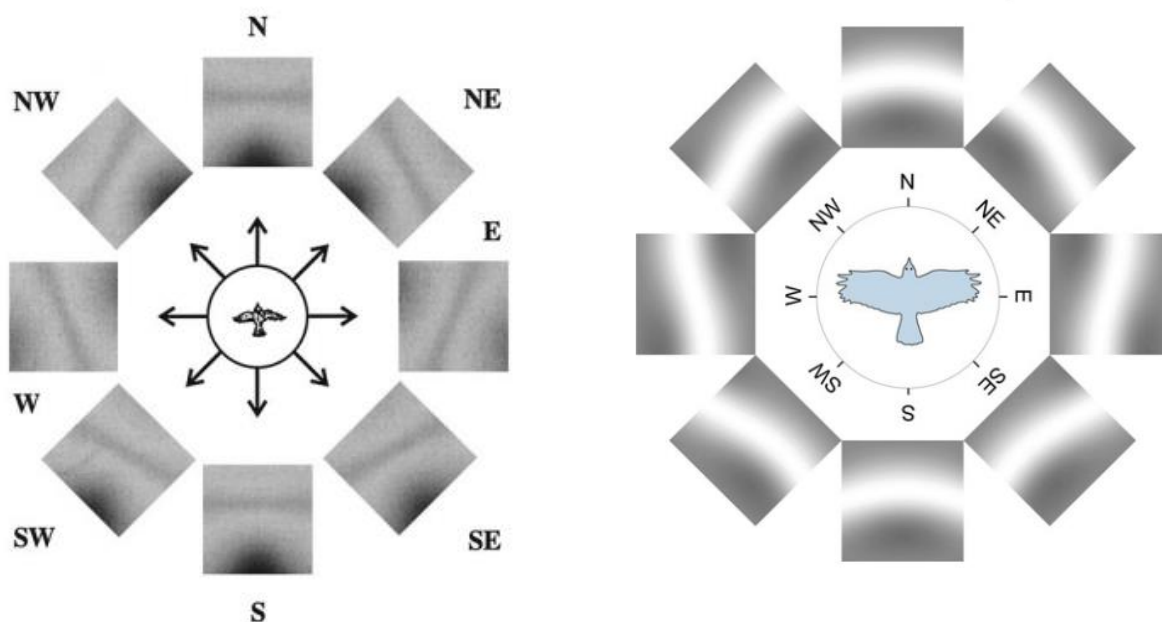


Рис. 7. Изображение зрительного образа, которое птица может видеть согласно модели бирадикальных реакций. N, NE, E, SE, S, SW, W, NW – стороны света (по: Ritz et al., 2000; Solov'yov, Greiner, 2013).

Согласно этой модели, синглетные и триплетные продукты данной реакции могут по-разному влиять на чувствительность фоторецепторов глаза птиц, в которых они образуются (Ritz et al., 2000). Например, синглетные продукты могут усиливать их чувствительность, а триплетные – снижать, или наоборот. Поэтому в разных частях сетчатки будет наблюдаться разная картина в зависимости от того, как ориентированы линии магнитного поля к оси предполагаемого магниторецептора. Если при расположении фоторецептора параллельно вектору магнитного поля сигнал, получаемый мозгом, будет, предположим, усиливаться, то в случае перпендикулярного расположения вектора по отношению к фоторецептору зрительный сигнал будет максимально подавлен (Кишкинев, Чернецов, 2014). При промежуточных положениях вектора сигнал будет градиентно повышаться или понижаться в зависимости от величины угла между вектором и осью фоторецептора. Таким образом, птицы будут как бы видеть магнитное поле в виде темных или светлых пятен (рис. 7).

По мнению Т. Ритца и коллег, на роль магниторецептора лучше всего подходит белок криптохром, который локализован в сетчатке глаза (Ritz et al., 2000). Поскольку светочувствительные молекулы белка родопсина, основного зрительного пигмента позвоночных животных, закреплены на внутренних мембранах колбочек и палочек, это

теоретически может быть справедливо и для криптохрома сетчатки. Криптохромы относятся к светочувствительным белкам со спектром поглощения в синем и ультрафиолетовом диапазоне (Cashmore et al., 1999; Chaves et al., 2011), близким к бактериальным фотолиазам (участвующим в процессе репарации нуклеотидных димеров в ДНК). Вместе с фотолиазами они входят в одно суперсемейство фотолиаз/криптохромов (Lin, Todo, 2005). Криптохромы широко распространены среди эукариот и прокариот, но не встречаются у архей (Lin, Todo, 2005). Впервые эти светочувствительные белки были открыты у «лабораторной крысы растительного мира» - резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana*) в 90-х гг. прошлого столетия (Ahmad, Cashmore, 1993). С тех пор они были обнаружены у многих представителей растительного мира (Ahmad, Cashmore, 1993; Xu et al., 2009), а также у насекомых (Todo et al., 1996; Zhu, Green, 2001), амфибий (Zhu, Green, 2001), птиц (Möller et al., 2004; Mouritsen et al., 2004) и млекопитающих (Griffin et al., 1999). Основной ролью криптохромов в растениях и животных является участие в регуляции суточных ритмов (Cashmore, 2003). Криптохромы были выбраны в качестве основного кандидата на роль магниторецептора в глазу птиц в связи с тем, что являются единственными белковыми молекулами, способными образовывать радикалы при поглощении фотонов (Liedvogel et al., 2007b; Biskup et al., 2009). Кроме этого, в пользу участия криптохромов в магниторецепции говорят ещё несколько фактов:

1) они были найдены в сетчатке глаза птиц. Всего у птиц было обнаружено 4 типа криптохромов: CRY1 (CRY1a и CRY1b), CRY2 и CRY4. CRY1a был выявлен как у мигрирующих птиц (садовая славка и зарянка (Möller et al., 2004; Liedvogel et al., 2007b), так и у немигрирующих – домашних куриц (Nießner et al., 2011). При этом у зарянок и домашних куриц CRY1a локализован в ультрафиолетовых колбочках в сетчатке глаза (Nießner et al., 2011). Ген CRY1a у садовой славки (тип gwCRY1) экспрессируется в ганглионарных клетках, расположенных в ганглиозном слое сетчатки, больших смещенных ганглиозных клетках зернистого слоя и в фоторецепторах, которые больше всего подходят для локализации магниторецептора ввиду упорядоченного расположения мембран (Liedvogel, Mouritsen, 2009). В работе Х. Моуритсена и коллег было показано, что CRY1 имеет цитоплазматическую локализацию (Mouritsen et al., 2004).

2) экспрессия криптохромов у ночных мигрирующих (садовая славка) и немигрирующих птиц (зебровая амадина) держится на достаточно высоком уровне в течение дня, но ночью экспрессия у амадин значительно падает, а у славков остается на высоком уровне (Mouritsen et al., 2004). Уровень экспрессии криптохромов ночью (CRY1a

и CRY1b у славки-черноголовки *Sylvia atricapilla*) у птиц, которые проявляют ночное беспокойство (*Zugunruhe*), выше, чем особей, у которых ночное беспокойство искусственно подавлено (Fusani et al., 2014).

3) спектр возбуждения молекул криптохрома сходен со спектром света, который необходим для нормальной ориентации мигрирующих птиц в поведенческих экспериментах с использованием конусов Эмлена. Как уже было сказано выше, птицы способны показывать видоспецифичное миграционное направление, в круговых аренах, если в процессе эксперимента освещать их белым, синим и зеленым светом (Wiltschko et al., 1993, 1999; Wiltschko, Wiltschko, 1995; Muheim et al., 2002), а также ультрафиолетом. И оказываются дезориентированы, если тестируются при желтом или красном свете (Wiltschko et al., 1993, 1999; Rappl et al., 2000). Изолированные из клетки молекулы криптохрома поглощают свет в коротковолновой части спектра (ультрафиолет, синий, бирюзовый и зеленый; Liedvogel et al., 2007b, Nießner et al., 2013), но практически не поглощают при длинноволновой части спектра (Liedvogel et al., 2007b). Криптохромы относятся к белкам, чувствительным к свету с максимумом спектра поглощения в синем диапазоне (ультрафиолет и синий свет; Cashmore et al., 1999; Chaves et al., 2011).

Способность птиц ориентироваться при зеленом свете, что было показано в поведенческих опытах на мигрирующих видах, например, зарянках (Wiltschko, Wiltschko, 1995, 2001), можно объяснить следующим образом. Флавин (в виде ФАД), входящий в состав криптохрома, участвует в так называемом флавиновом окислительно-восстановительном цикле (рис. 8). По мнению авторов статьи (Nießner et al., 2014), цикл начинается при возбуждении ФАД светом коротковолнового спектра (синим или ультрафиолетом). ФАД при этом превращается в радикал ФАДН[•], который, передав электрон молекуле-акцептору (Трп), образует с ним радикальную пару ФАДН[•] - Трп[•]. Эта радикальная пара чувствительна к внешнему магнитному полю и предположительно может быть составной частью модели бирадикальных реакции, хотя некоторые биофизики считают, что в этой паре вторым участником является не триптофан а другая молекула, например, радикал аскорбиновой кислоты (Lee et al., 2014). Следующая стадия цикла, как и первая, также является фотозависимой, но протекает уже при поглощении не только ультрафиолета, синего и бирюзового света, но и зеленого. ФАДН[•] переходит в восстановленную форму ФАДН⁻. Далее цикл через две стадии переходит снова в окисленную форму ФАД, но уже без участия света. Цикл замкнулся.

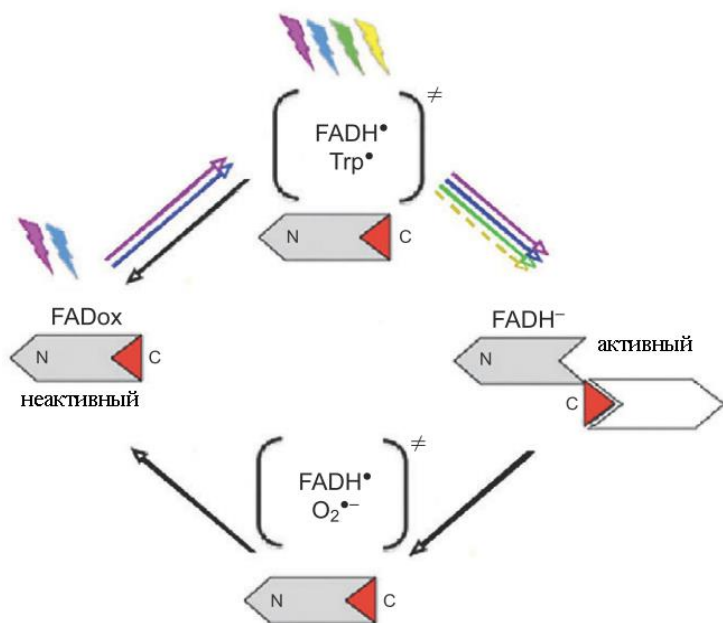


Рис. 8. Схема окислительно-восстановительного цикла флавинадениндинуклеотида (по: Nießner et al., 2014, с изменениями).

Известно, что зеленый свет способствует ориентации птиц в миграционном направлении, не участвуя первой стадии цикла. По мнению авторов статьи (Nießner et al., 2014), это может быть связано с тем, что птицы, которые до эксперимента содержались в нормальных условиях с доступом к естественному свету, успели накопить некоторое количество ФАДН[•], который потом используется в этом цикле, когда птицы содержатся при зеленом свете. Это предположение получило экспериментальное

подтверждение в опытах на зарянках: если птиц до эксперимента содержать при белом свете, то зарянки, которые во время эксперимента были помещены под зеленый свет, были ориентированы в миграционном направлении (Wiltshko et al., 2014b). Если содержать до опытов в полной темноте в течение часа, а потом в тестировать в клетках Эмлена под зеленым светом, то они будут дезориентированы. Аналогичная картина наблюдается, если птиц тестировать два раза подряд по часу при зеленом свете: в течение первого часа птицы будут ориентированы, так же, как при синем и бирюзовом свете, а во второй час – дезориентированы, хотя при других длинах волн они ориентировались в миграционном направлении.

4) время жизни радикальной пары. Согласно модели Ритца и коллег (Ritz et al., 2000), для того, чтобы внешнее магнитное поле смогло повлиять на синглет-триплетную интеркорверсию, время жизни радикальной пары должно быть весьма долгим - больше 100 нс (Ritz et al., 2000), или приблизительно 1 мкс (Rodgers, Hore, 2009). При исследовании криптохрома садовых славков (CRY1) *in vitro* было показано, что время жизни образующихся радикальных пар приблизительно равно 10 мкс (Liedvogel et al., 2007b), что удовлетворяет вышеупомянутому условию. Ритц и коллеги на основании результатов

поведенческих опытов по влиянию слабых осциллирующих полей предполагают, что примерное время жизни радикальной пары составляет от 2 до 10 мкс (Ritz et al., 2009).

Согласно одному из предположений, лежащих в основе модели бирадикальных реакций, воздействие слабых осциллирующих магнитных полей (частотой 1-100 МГц) может влиять на соотношение синглетных и триплетных продуктов реакции за счет явления парамагнитного резонанса (Timmel, Hore, 1996). Это должно нарушать работу предполагаемого магниторецептора, расположенного в глазу у птиц, и приводить к дезориентации птиц в поведенческих экспериментах. Данный эффект слабых осциллирующих полей считается диагностическим тестом на наличие радикальных пар, потому что намагниченные частички (например, магнетит) размера, необходимого для работы в качестве магнитного компаса, не успевают переориентироваться при частоте внешнего осциллирующего поля больше 1 МГц (Kirschvink, 1996; Weiss et al., 2004). Данный эффект наблюдается в поведенческих экспериментах на мигрирующих и немигрирующих видах птиц. Так, зарянки теряли способность к ориентации при воздействии осциллирующих полей в широком (0,1-10 МГц при напряженности 85 нТл и 0,1-10 МГц при напряженности 470-480 нТл) и узком диапазонах (1,315 МГц и 7 МГц при 470-480 нТл; Ritz et al., 2004, 2009; Thalau et al., 2005). Это справедливо и для дальних мигрантов, в частности, для садовой славки (Kavokin et al., 2014). Эффект от воздействия осциллирующих полей пропадает при малых значениях как частоты, так напряженности поля: зарянки продолжали нормально ориентироваться при частотах 0,01 и 0,03 МГц и напряженности внешнего осциллирующего поля 5 нТл (Ritz et al., 2004, 2009). При этом он не имеет «постэффекта»: если птиц предварительно перед поведенческим экспериментом в клетках Эмлена держать в осциллирующем поле при тех значения поля, при которых птицы дезориентированы (1,315 МГц при 480 нТл; Thalau et al., 2005), а потом тестировать в нормальном магнитном поле, то птицы продолжают ориентироваться в миграционном направлении (Wiltschko et al., 2015). Если же их тестировать при тех же значения поля без предварительного выдерживания перед экспериментом или же содержать в течение нескольких часов в нормальном магнитном поле, а потом тестировать в осциллирующем с частотой 7 МГц и 1,315 МГц и силой 480 и 15 нТл соответственно, то птицы оказываются дезориентированы (Wiltschko et al., 2015).

Эффект нарушения ориентации в слабых осциллирующих полях был продемонстрирован и на немигрирующих видах – зебровых амадинах (Keary et al., 2009).

У мигрирующих ночных и сумеречных видов, таких, как зарянка, садовая славка и луговой конек *Anthus pratensis*, была обнаружена специальная область переднего мозга, обладающая повышенной нейронной активностью ночью – кластер N, которая может отвечать за обработку информации от магниторецептора, находящегося в глазу (Mouritsen et al., 2005; Liedvogel et al., 2007a; Zapka et al., 2010). У немигрирующих видов (зебровая амадина *Taeniopygia guttata*, канарейка *Serinus canaria*) эта область в ночное время характеризуется пониженной активностью по сравнению с дневными часами (Mouritsen et al., 2005). У некоторых оседлых видов (сардинская славка *Sylvia sarda*) кластер N активен ночью, что, по мнению авторов статьи, связано с тем, что в недавнем прошлом данный вид совершал миграции и у оседлых популяций сохранилась активность в данной области в ночное время (Liedvogel et al., 2007a). В состав кластера N входят несколько областей переднего мозга (Mouritsen et al., 2005), но при этом сама эта область не имеет четко выраженных гистологических границ. Было показано, что кластер N анатомически связан с сетчаткой через таламофугальный путь (Heyers et al., 2007). При разрушении этой зоны зарянки теряли способность ориентироваться с использованием магнитного поля и при отсутствии доступа к компасной информации от астроориентиров (солнца и звезд), а при наличии солнца и звезд показывали нормальную ориентацию (Zapka et al., 2009).

На данный момент, несмотря на наличие косвенных доказательств бирадикальной природы магнитного компаса, данная модель магниторецепции птиц вызывает жаркие споры в научной среде и вызывает сомнения биофизиков (Kavokin, 2009) в том виде, в котором она была предложена Т. Ритцем и его коллегами.

2.2.2. Положение солнца и поляризованный свет как ориентиры

Предположение о том, что птицы могут ориентироваться по солнцу, высказывалось ещё в начале XX века. Но экспериментальные доказательства были получены Г. Крамером только в 50-е гг (Kramer, 1950). В качестве модельного вида он выбрал обыкновенных скворцов. В первых своих опытах, весной, он использовал птиц, выращенных в неволе. Помещая их в придуманную им круглую клетку (клетку Крамера), сделанную из металлической сетки, с круглой жёрдочкой в центре, Крамер наблюдал за ними через дно из прозрачного пластика. В результате он обнаружил, что один из скворцов перемещается с центральной жёрдочки к стенке и обратно преимущественно в северо-западном направлении, что соответствовало направлению миграции этого вида в окрестностях Вильгельмсхафена (Нижняя Саксония, Германия). При этом птица выбирала это

направление, даже когда клетка поворачивалась вокруг своей оси, её закрывали светонепроницаемой ширмой, оставив только доступ к значительному участку неба над ней, или же переносили с места на место.

Так как птица не видит никакие местные ориентиры, кроме участка неба с солнцем, то, скорее всего, оно и является тем ориентиром, что позволяет скворцу выбрать нужное ему направление. Для проверки этой гипотезы Г. Крамер поместил клетки с птицами в вольеру, в котором были прорезаны шесть окошек, через которое скворец мог видеть небо и солнце. Когда же окошки были оборудованы специальными дверцами с зеркалами, которые отклоняли направление солнечных лучей на 90°, то направление прыжков сместилось на данный угол и стало юго-западным. При облачной же погоде скворец был дезориентирован и совершал прыжки в разных направлениях.

В настоящее время существование солнечного компаса показано для некоторых мигрирующих и немигрирующих видов - домашних голубей, зябликов *Fringilla coelebs*, юрков *Fringilla montifringilla*, домашних уток, австралийских белоглазок, луговых коньков *Anthus pratensis*, североамериканских соек (западноамериканская сойка *Gymnorhinus cyanocephalus* и североамериканская ореховка *Nucifraga columbiana*) и черношапочных гаечек *Parus atricapillus* (Matthews, 1963; Schmidt-Koenig, 1990b; Munro, Wiltschko, 1995; Berthold, 1996; Wiltschko et al., 1999), а также у ночного мигранта – зарянки (Helbig, 1991).

Многое из того, что мы сейчас знаем о солнечном компасе птиц, было получено в экспериментах на немигрирующих голубях во время хоминга. Во-первых, работа солнечного компаса связана с внутренними часами для точной оценки положения солнца во время его движения по солнечной дуге. Для того, чтобы проверить связь солнечного компаса с внутренними часами, необходимо содержать птиц на фотопериоде, отличном от естественного, например, на 6 или 12 часов (смещение внутренних часов, англ «clock-shift»), что приведет к тому, что птицы изменят направление своего полета к голубятне в соответствии с тем, на сколько был изменен их естественный фотопериод. Данный эффект наблюдался в большом количестве экспериментов (Schmidt-Koenig, 1960, 1990a; Walcott, 1972; Füller et al., 1983; Neuss, Wallraff, 1988; Wiltschko et al., 1994, 1999; Wiltschko, Wiltschko, 2001).

Во-вторых, солнечный компас, в отличие от магнитного, не является врожденным. Об этом говорят эксперименты на голубях, в которых птенцы в 3-месячном возрасте (более 12 недель) следили за траекторией солнца и вырабатывали механизмы для правильного использования информации, полученной от него (Wiltschko, Wiltschko, 1980). При этом

птенцам необходимо видеть большую часть траектории движения солнца по солнечной дуге. Если подвергнуть процедуру смещению внутренних часов птенцов в возрасте 8-10 недель, то это не приведет к видимому эффекту на их способность ориентироваться по солнечному компасу, как это было бы, если содержать в подобных условиях взрослых голубей. Это намекает на существование чувствительного периода в течение первых трех месяцев жизни, когда птенцы должны следить за движением солнца для полноценного развития солнечного компаса. Однако если дать возможность голубям до 3-недельного возраста совершать короткие тренировочные полеты, то это приведет к развитию способности птиц ориентироваться по солнцу (Wiltschko, Wiltschko, 1981).

Кроме самого диска солнца информацию о его положении и, следовательно, о положении сторон света может дать поляризованный свет. Под поляризованным светом (плоскополяризованным) обычно подразумевается световые волны, в которых вектор напряженности электрического поля колеблется только в одном направлении. Обычно поляризованный свет получают при помощи специальных поляризационных светофильтров, но и в природе существует частичная поляризация света (когда существуют дополнительные направления вектора напряженности). Поляризованный свет создаёт определённую картину освещённости неба, которая зависит от положения солнца. Но при этом в течение дня она достаточно сложная, поэтому наиболее вероятно, что птицы пользуются её только на закате и восходе, когда возникает так называемая полоса максимальной поляризации, которая представляет собой дугу, проходящую через зенит и пересекающую горизонт в точках, отстоящих на 90° от точки захода или восхода солнца.

Беспозвоночные, например, муравьи и пчелы, могут использовать поляризованный свет для ориентации (Dacke et al., 2003; Reppert et al., 2004; Foster et al., 2014; el Jundi et al., 2014; Zeil et al., 2014). Способность к восприятию поляризованного света и, предположительно, к его использованию при ориентации выявлена лишь у некоторых видов позвоночных животных, таких как радужная форель *Oncorhynchus mykiss* и американская паalia *Salvelinus fontinalis* из лососёвых, тигровая саламандра *Ambystoma tigrinum* среди амфибий и австралийский короткохвостый сцинк *Tiliqua rugosa* среди рептилий (Taylor, Adler, 1978; Freake, 1999; Flammarique, Browman, 2001; Parkyn et al., 2003).

То, что птицы могут использовать поляризованный свет при ориентации, показано в опытах с применением поляризаторов и деполаризаторов на таких видах, как белошейная зонотрихия *Zonotrichia albicollis*, обыкновенная саванная овсянка *Passerculus sandwichensis*, воробышья овсянка *Spizella arborea*, черноголовая славка, желтолицый медосос

Lichenostomus chrysops (Horváth, Varjú, 2004). Также способность к восприятию поляризованного света обнаружена у некоторых североамериканских древесниц (Parulidae), в частности, у миртовых певунов *Dendroica coronate* (Moore, 1986; Moore, Phillips, 1988). При этом нельзя точно сказать, является ли наличие способности к восприятию поляризованного света характерной чертой для всех птиц или же только для некоторых видов, так как существуют данные о том, что у домашних голубей, обыкновенных скворцов и японского перепела *Coturnix coturnix japonica* она не выявлена (Coemans et al., 1990, 1994; Hzn et al., 1995; Greenwood et al., 2003)

2.2.3. Звезды и созвездия как ориентиры

Большинство мелких воробьиных птиц, которые в основном активны днём, совершают миграцию ночью. Поэтому логично предположить, что эти птицы для ориентации во время миграционного полёта используют информацию, которую они считают со звёздного неба.

Одной из первых работ, показавших, что птицы используют звездное небо как один из ориентиров во время миграции, были опыты Ф. и Э. Зауэр (Sauer, 1957). В этих опытах они выкармливали садовых и черноголовых славков, славков – завирушек в неволе без доступа к звёздному небу. Затем они во время весенней и осенней миграций тестировали птиц в круглых клетках, из которых им видно было только звёздное небо. Результаты этой работы были следующими: в ясную безоблачную ночь птицы показывали характерную для вида и времени года направленность своей активности (во время осенней миграции черноголовые и садовые славки летят на юго-запад, а славки-завирушки на юго-восток), а в облачную погоду они были дезориентированы. Для проверки полученных результатов были проведены опыты в планетарии г. Бремена (Германия). В первый год опыты проводили весной только на черноголовых славках. Во время опытов птицам либо демонстрировали ту картину неба, которая была характерна для данной местности, либо же выключали небосвод или включали его при рассеянном свете. В первом случае птицы показывали нормальную направленность своей активности, на северо-восток, а во втором – беспорядочную. На следующий год осенью аналогичные опыты были проведены на садовых и черноголовых славках и славках-завирушках, которые показали те же результаты, что и черноголовые славки в прошлом году, то есть при нормальном звёздном небе в планетарии активность птиц была направлена на юго-запад (черноголовые и садовые славки) или юго-восток (славки-завирушки). После этого им демонстрировали те созвездия,

которые они теоретически видят, пролетая над Средиземным морем и Северной Африкой, что привело к тому, что славки-завирушки изменили своё направление с юго-востока на юг, что и происходит в природе, когда птицы достигают данной местности. Когда птицам показывали во время весенней миграции осеннее небо, то направление их активности было характерно для осеннего периода и наоборот. Если же им показывали зимнее или летнее небо, то это приводило к их дезориентации и отсутствию характерной для данного сезона направленности их активности. Но в этой работе было лишь показано, что птицы используют карту звёздного неба для ориентации во время миграций, а вот как они это делают и какие компоненты звёздного неба им необходимы, оставалось загадкой.

Первые предположения на этот счёт были высказаны в работах С. Эмлена и В.Р. Дольника (Emlen, 1967b; Дольник, 1981). С. Эмлен свои опыты проводил на индиговых овсянках, которые гнездятся на востоке США, а зимуют на Багамских островах, в южной Мексике и Центральной Америке (до Панамы). Он использовал круглые клетки собственной конструкции, так называемые клетки Эмлена (Emlen, Emlen, 1966). Эмлен, как и Зауэр, выкармливал птиц в неволе. Когда же они начали проявлять миграционное беспокойство, он сажал их в клетки. Сначала они были установлены под открытым небом в сентябре-октябре и апреле-мае. Как и в опытах Зауэра, птицы, имея доступ только к ясному звёздному небу, в основном прыгали в тех направлениях, которые соответствовали направлениям миграций в данное время года (на юг осенью и на северо-восток весной). Если же они не видели звёзд, то это нарушало их ориентацию. После этого опыты были перенесены в планетарий. Они показали те же результаты, что и предыдущие опыты под открытым небом – если птицам показывать в сентябре и октябре осеннее небо, то они ориентируются на юг, а если весеннее в апреле и мае, то на северо-восток. Выключение проекции звёздного неба при рассеянном диффузном свете, имитирующем облачную погоду, дезориентировало птиц. При этом если положение Полярной звезды сместить на запад или восток, то птицы смещали направление своих прыжков на новые юг и северо-восток.

Эмлен предположил, птицы могут определять направление миграционного полёта по звёздному небу двумя способами (Emlen, 1967b). Первый из них основывается на том, что птицы используют положение отдельных звёзд, то есть они выбирают определённую звезду или группу звёзд и летят под определённым углом к ней. Так как все звёзды, в том числе и Солнце, при вращении Земли в течение ночи меняют своё положение с востока на запад со скоростью 15 градусов в час, птицы должны компенсировать это смещение и

лететь через некоторое время уже под другим углом. При этом им придется учитывать то обстоятельство, что звёзды, находящиеся вблизи Полярной звезды, движутся по дуге быстрее, чем те, что отдалены от неё на значительное расстояние. Это может создать трудность тем видам, что используют звёзды в различных частях небосвода. Кроме этого, движение звёзд зависит от полушария – в северном они движутся по часовой стрелке, а в южном – против. Согласно второму способу, птицы используют конфигурацию созвездий, а именно их геометрическое взаиморасположение друг относительно друга, которое является постоянным и не зависит от времени, в отличие от первого способа. Эмлен в своих опытах, в которых он смещал расположение звёзд в планетарии на 3, 6 и 12 часов вперёд и назад по сравнению с местным временем (и с внутренними биологическими часами исследуемых видов птиц), показал, что ориентация у овсянок по звёздам не зависит от внутренних биологических часов и основывается на взаиморасположении созвездий. В экспериментах по введению или устранению различных частей звёздного неба он установил, что птицы используют лишь часть звёздного неба в пределах 35° от Полярной звезды (в северном полушарии в этой области находятся Большая и Малая Медведицы, Дракон, Цефей и Кассиопея). Эта область в свою очередь является избыточной, то есть если удалить одно из созвездий, то это не приведёт к потере нормальной ориентации, характерной для данной местности и данного времени года.

Всё это было показано на взрослых индиговых овсянках. Молодые особи должны запечатлевать карту звездного неба в течение некоторого периода перед отлётом на зимовку, о чем свидетельствуют опыты Эмлена (Emlen, 1967a), в которых автор забирал несколько птенцов из гнёзд в возрасте от 4 до 10 дней и потом разделил их на 3 группы, которых затем выращивал в лаборатории. Первая группа в течение периода искусственного выкармливания никогда не видела точечных источников света, так как постоянно находились в комнате без окон с диффузным люминесцентным освещением. Вторая группа никогда не видела Солнца, но ей позволяли каждую вторую ночь видеть ночное небо, характерное для данной местности в августе и сентябре, при этом проектор совершал один оборот в течение 24 часов, что приближало экспериментальные условия к природным. Третья группа могла видеть ночное небо каждую вторую ночь, в течение 2 месяцев, но в ней в качестве Полярной звезды (и оси вращения звёздного неба) была выбрана новая звезда – Бетельгейзе (созвездие Ориона), которая показывала теперь направление на север. При этом все созвездия остались на месте, но они изменили траекторию своего движения относительно новой оси. После появления миграционного беспокойства все 3 группы

овсянок тестировали в клетках под ночным осенним небом. В итоге в первой группе птицы были дезориентированы, во второй они ориентировались в южном направлении, а в третьей овсянки прыгали в противоположном от Бетельгейзе направлении, считая её полярной звездой. Таким образом, в своих опытах Эмлен не только показал, что птицы, скорее всего, используют для ориентации геометрическое взаиморасположение созвездий вблизи Полярной звезды, но и то, что для нормальной ориентации молодым птицам необходимо запечатлеть звёздное небо и движение созвездий в первый год жизни до начала миграции. Однако, в более поздних работах, проведенных на зарянке, было показано, что птенцы, не имевшие до начала миграции возможности видеть звездное небо, в планетарии показывали миграционное направление, характерное для этого вида (Кац, 1981). Хотя разброс в индивидуальных направлениях был больше, чем в контрольной группе, что может говорить о том, что птицам в первый год необходим контакт со звездным небом для отладки звездного компаса.

Идея импринтинга звёздного неба, показанного Эмленом на овсянках, была в дальнейшем развита В.Р. Дольником (1981). Во время работ в 1964 году в Душанбе на перевезённых с Куршской косы ястребиных славках *Sylvia nisoria* он обнаружил, что птицы несколько раз в час прерывали свою ночную миграционную активность и принимали странные позы, которые были разделены на три группы: 1) обзорные повороты головы по вертикали, горизонтали и вокруг продольной оси; 2) плавные продольные движения высоко поднятой и запрокинутой головы; 3) вращение высоко поднятой или запрокинутой головы вокруг её продольной оси. Похожие позы кроме ястребиных славок были найдены и у других ночных мигрантов – садовой славки, пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus*, сорокопута-жулана *Lanius collurio*, обыкновенного соловья, мухоловки-пеструшки и садовой овсянки *Emberiza hortulana* (Дольник, 1981). Однако, скорее всего, выявленные Дольником повороты головы птицами связаны с работой не звездного компаса, а с магниторецепцией (Mouritsen et al., 2004).

В отличие от солнечного компаса, у звездного компаса нет компенсаторного механизма, который бы делал поправки на вращение звездного неба (которое вращается со скоростью 15° в час), и его работа не связана с внутренними часами птицы (Mouritsen, Larsen, 2001).

Кроме птиц, наличие ориентации по звёздам среди позвоночных выявлено у мраморных тритонов *Triturus marmoratus* и австралийских короткохвостых сцинков *Tiliqua rugosa* (Freake, 2001; Diego-Rasilla, Luengo, 2002).

2.3. Взаимоотношения между компасными системами мигрирующих птиц

Как уже было сказано выше, для выбора направления во время ночного миграционного полета птицы используют как минимум три независимых компасных системы – магнитную (Wiltschko, Wiltschko, 1972), звездную (Sauer, 1957; Emlen, 1967a, b) и солнечную (Kramer, 1950; Moore, 1978; Cochran et al., 2004). Однако одновременное получение информации от трех компасов является избыточным. Кроме этого, птицы во время миграций сталкиваются с ситуациями, когда один из компасов может предоставлять неправильную информацию о сторонах света в результате изменения условий окружающей среды (например, нахождение в области с магнитными аномалиями). Таким образом, между компасными системами должны существовать иерархические связи. Либо один из компасов должен доминировать над другими, либо должен существовать какой-нибудь другой источник информации о направлении миграции, относительно которого должна происходить калибровка остальных компасов. В этой главе мы в основном затронем взаимоотношения магнитного и солнечного компасов, вкратце рассмотрим иерархию магнитного и звездного, а также проанализируем различия в доминировании того или иного компаса в премиграционный период (во время развития птенцов) и во время миграций.

2.3.1. Методика изучения иерархии компасных систем мигрирующих птиц: эксперименты по конфликту компасов

Иерархию компасов у мигрирующих птиц изучают при помощи экспериментов по конфликту компасов (англ. «cue-conflict experiment»). В ходе такого эксперимента искусственно создается ситуация, когда одна компасная система предоставляет птице корректную информацию о сторонах света, а другая заведомо ложную. Формально, эксперименты по конфликту компасов можно разделить на две большие группы:

1. Эксперименты, в которых происходит изменение горизонтальной составляющей магнитного поля, т.е. изменение направления на магнитный север (например, поворот горизонтальной составляющей на 90° по часовой стрелке означает, теперь магнитный север находится на востоке, куда и будут показывать стрелки компаса, если мы поместим его в это искусственное магнитное поле, рис. 9, А). Информация от астрономических ориентиров не подвергается изменению.

2. Эксперименты, в которых проводится изменение информации от астрономических ориентиров (поворот плоскости поляризации света или поворот искусственного звездного неба в планетарии, рис. 9, Б). Информация от магнитного поля при этом не подвергается изменению. Данный способ создания конфликта компасов является менее предпочтительным из-за того, что при манипуляции с астрономическими ориентирами, особенно при повороте плоскости поляризации света, трудно создать близкую к естественной картину неба. При манипуляции с геомагнитным полем птицы оказываются в условиях, более приближенных к естественным.

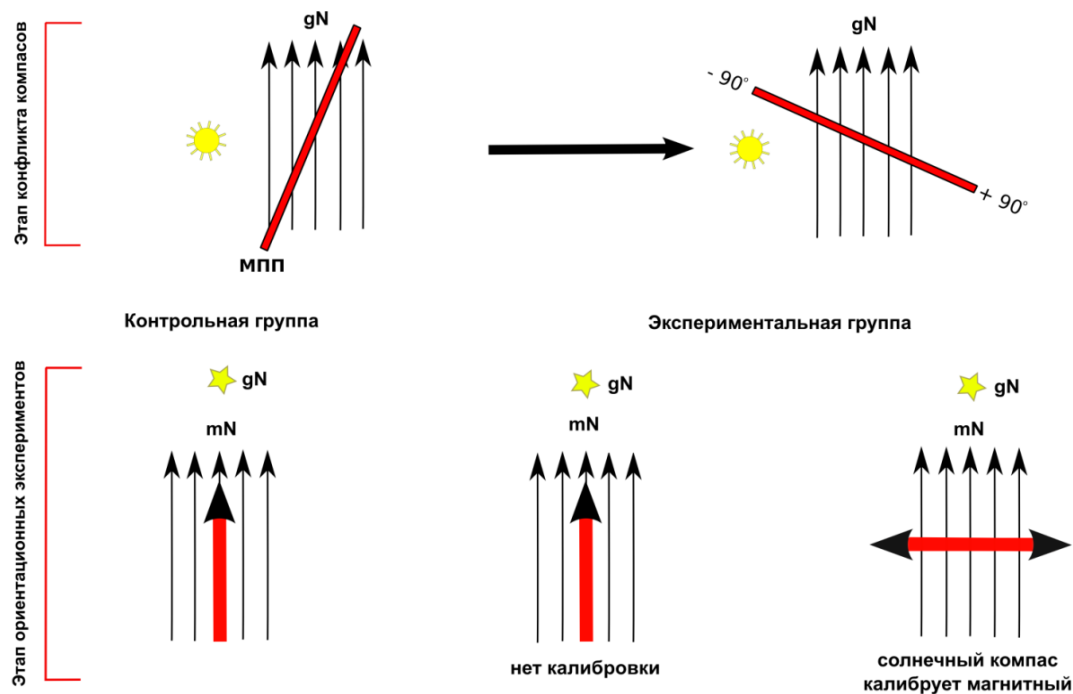
Первые работы по изучению иерархических связей компасных систем мигрирующих птиц появились ещё в 70-80-е гг XX века (Wiltschko, Wiltschko, 1975a; Bingman, 1983), и с тех пор иерархия компасов была исследована как на дальних, так и на ближних мигрантах. И хотя единой концепции пока ещё не предложено, уже можно выделить некоторые общие принципы, характерные для данного явления. Например, различие в предпочтениях птицами того или иного компаса в разные периоды жизненного цикла: в премиграционный период и во время осенней и весенней миграций.

2.3.2. Иерархия компасных систем в премиграционный период

Во время онтогенеза птицы могут получить информацию о сторонах света, используя либо магнитное поле, либо астроориентиры (например, наблюдая за вращением звездного неба или анализируя движение солнца). Солнечный компас, как и звездный, не является врожденным: птенцы должны следить за траекторией солнца по небу или за вращением звездного неба (Emlen, 1970; Wiltschko, Wiltschko, 1980). Способность к восприятию магнитного поля и использованию его для ориентации имеет врожденный характер: птицы, выращенные без доступа к астроориентирам, во время миграции в клеточных экспериментах показывают специфичное для вида миграционное направление (Wiltschko, Gwinner, 1974; Beck, Wiltschko, 1982a; Bingman, 1983; Bletz et al., 1996; no: Alert et al., 2015)

При этом астроориентиры (например, вращающееся звездное небо) в отсутствие информации от магнитного поля обеспечивают птиц лишь направлением от центра вращения (географический Север-Юг), в то время как использование магнитного компаса позволяет молодым птицам определять популяционно-специфическое миграционное направление: молодые садовые славки, выращенные в условиях наличия вращающегося звездного неба при естественном магнитном поле, во время осенней миграции под

А



Б

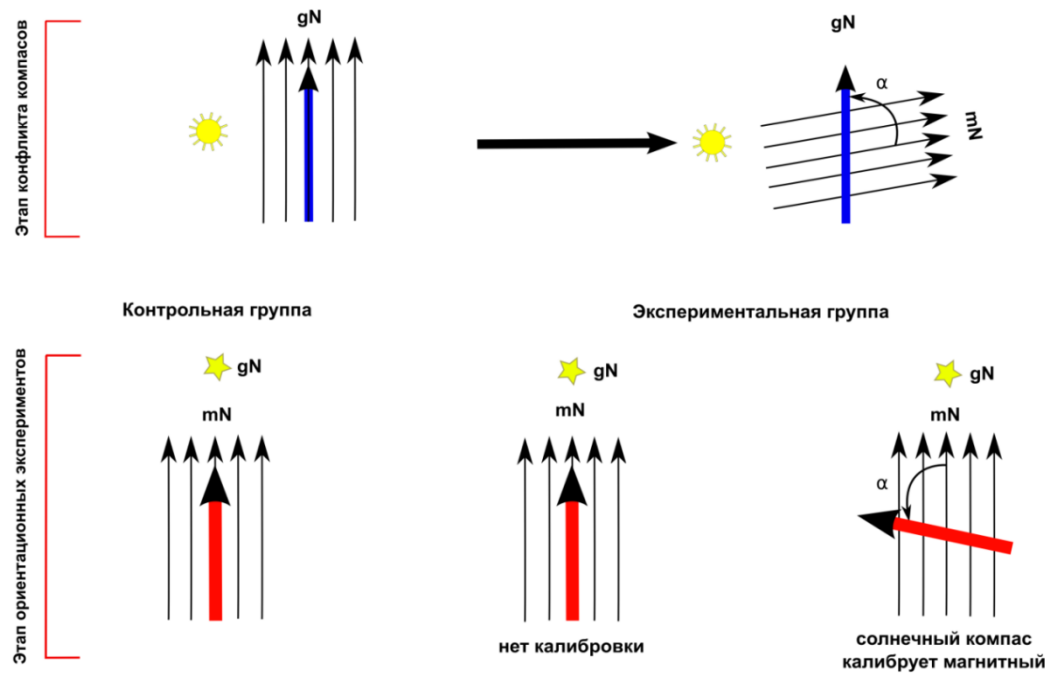


Рис. 9. Эксперименты по конфликту компасов: А) создание конфликтной ситуации путем поворота плоскости поляризации; Б) создание конфликтной ситуации путем поворота горизонтальной составляющей магнитного поля. ММП – максимальная полоса поляризации, gN – географический север. Черные стрелки – линии магнитного поля, цветные – направление ориентации птиц.

стационарным небом ориентировались на юг, а не в характерном для данного вида юго-западном направлении (Weindler et al., 1996, 1997). По результатам этих работ может сложиться впечатление, что поскольку использование магнитного компаса необходимо для выбора правильного направления во время первой миграции, то данная компасная система занимает более высокое положение в иерархии по сравнению с астрономическими. Однако в премиграционный период наблюдается иная картина: небесные ориентиры (звезды и солнце с поляризованным светом) доминируют над магнитным полем. Это было показано на ближних мигрантах, таких как саванновая овсянка *Passerculus sandwichensis* в Северной Америке (Bingman, 1983; Able, Able, 1990a, 1990b), так и дальних – мухоловке-пеструшке в Европе (Prinz, Wiltschko, 1992). В ходе экспериментов птенцы, выращенные в условиях наличия конфликта компасов (обычно это повернутое на 90-120° по или против часовой стрелки магнитное поле и доступ к естественным астроориентирам) при тестировании во время миграции (в условиях доступа только к магнитному полю) меняли свое направление на угол поворота поля по сравнению с контрольными птицами, которые имели доступ ко всем естественным ориентирам. Это говорит о том, что магнитный компас участвовавших в экспериментах воробьиных мигрантов был откалиброван на основе информации, полученной птицами от астроориентиров. Доминирует как солнечный компас (Able, Able, 1990b, 1993), так и звездный (Able, Able, 1990a). Также было показано, что для саванновых овсянок важную роль в калибровке магнитного компаса играет именно поляризованный свет, а не солнечный диск: если птенцов выращивать в условиях конфликта солнечного и магнитного компасов, но при этом одной группе дать доступ к поляризованному свету, а другой нет (в этом случае птицы видят солнце через деполаризаторы), а затем тестировать их в условиях наличия только магнитного поля, то магнитный компас калибруется по солнечному только у первой группы (Able, Able, 1993). Позже аналогичные результаты были получены в экспериментах по конфликту компасов на том же виде с использованием поляризационных фильтров, которые меняют плоскость поляризации на определенный угол (Able, Able, 1995a).

Доминирование небесных ориентиров над магнитным полем может быть объяснено следующим образом: в высоких широтах (при больших значениях [наклонения](#)) магнитное поле по сравнению с небесными телами не является надежным источником информации о сторонах света. Доказательством этого могут служить результаты экспериментов на черноголовых славках и мухоловках-пеструшках, проведенные в различных широтах. Было показано, что в Прибалтике (наклонение 71°), птицы,

выращенные без доступа к астроориентирам, проявляют во время миграции бимодальную ориентацию (Шумаков, Зеленова, 1988; Weindler et al., 1995, 1998a, 1998b), в то время как эти же виды, выращенные в Германии (наклонение 66°), ориентируются в естественном миграционном направлении во время осенней миграции, даже если они не видели неба днём и ночью в премиграционный период (Beck, Wiltschko, 1982b; Weindler et al., 1995; Bletz et al., 1996).

Существенную роль в корректировке работы магнитного компаса во время онтогенеза играют как вращающееся звездное небо (в планетарии, (Weindler et al., 1995, 1998b), так и дневные ориентиры (Weindler et al., 1998a).

Другим объяснением доминирования астроориентиров может являться тот факт, что многие птицы, гнездящиеся в северных областях США и Канады, сталкиваются с большими изменениями другой характеристики магнитного поля - склонения, т.е. разницы между географическим севером и магнитным. Например, у саванновой овсянки, обитающей на территориях от Новой Англии до Аляски, диапазон вариации этого параметра на протяжении всего ареала составляет от -20° до $+20^\circ$. Таким образом, из-за большого разброса параметров магнитного поля доминирование астроориентиров является функционально оправданным. С другой стороны, в отличие от магнитного поля, доступ к небесным светилам может быть сильно ограничен, например, временем суток или погодными условиями, поэтому для непосредственной ориентации птицы могут использовать магнитный компас, который периодически сверяется с астроориентирами.

2.3.3. Иерархия компасных систем во время миграции

В отличие от приоритета компасов в премиграционный период, где для разных видов птиц на разных континентах и в разное время года получены относительно непротиворечивые результаты, иерархия компасов во время миграций является более вариабельной (астрономические компаса калибруют магнитный и наоборот). Рассмотрим три возможных типа иерархических связей (рис. 10; Cochran et al., 2004; Chernetsov et al., 2011). Предположим, что выбранный нами вид во время весенней миграции в естественных условиях (естественное магнитное поле и астроориентиры) ориентируется на север. Его доминирующей компасной системой является магнитная, а астрономические компаса, например, звездный, используются птицей для поддержания выбранного направления во время ночного миграционного полета. Тогда при создании конфликтной ситуации в эксперименте путем поворота магнитного поля по часовой стрелке на восток, птицы в

первую ночь после конфликта компасов будут ориентироваться в том направлении, в котором было повернуто поле, то есть на восток (рис. 10, А). В случае если доминирующим компасом является один из астрономических, например, солнечный, а магнитный компас используется для поддержания выбранного направления, то при повороте поля по часовой стрелке на угол α во время конфликта компасов птицы в первую ночь эксперимента изменят свою ориентацию в северном направлении на угол α против часовой стрелки (рис. 10, Б). Если же между компасными системами наблюдается простое доминирование либо магнитной, либо астрономической, то птицы в первую ночь после экспозиции в конфликтных условиях будут ориентироваться аналогично тому, что они показывали в естественных условиях, то есть на север (рис. 10, В). Рассмотрим каждый тип иерархических связей между компасными системами мигрирующих птиц подробнее.

2.3.3.1. Доминирование магнитного компаса над астрономическими при калибровке компасных систем

Доминирование магнитного компаса над астрономическими было показано на нескольких видах ближних и дальних мигрантов. Информация от магнитного поля оказалась более предпочтительной, чем звезды (Wiltschko, Wiltschko, 1975a, 1975b, 1976; Bingman, 1987) или солнце с поляризованным светом (Bingman, Wiltschko, 1988; Wiltschko et al., 1998, 1999; Sandberg et al., 2000; Åkesson et al., 2002). Результаты некоторых из этих работ, проведенных на зарянках и нескольких видах славков (Wiltschko, Wiltschko, 1975a, 1975b, 1976) остаются предметом дискуссии, потому что в них наблюдается так называемая псевдорепликация, когда при анализе группового направления используются все направления, показанные птицами в клетках, а не средние значения всех тестов от каждой птицы.

С функциональной точки зрения доминирование магнитного компаса выглядит более обоснованным. Во-первых, в более низких широтах птицам, родившимся в высоких широтах, во время миграции проблематичнее использовать астрономические компаса, так как происходит постепенная смена созвездий, характерных для северного полушария, на южные и центр вращения звездного неба опускается все ниже и ниже. Солнце тоже является изменчивым ориентиром, так как его положение над горизонтом отличается в зависимости от сезона и географического местоположения. И не стоит забывать, что в пасмурную погоду астрономические компаса недоступны. Поэтому теоретически магнитный компас должен быть более стабильным источником информации о сторонах

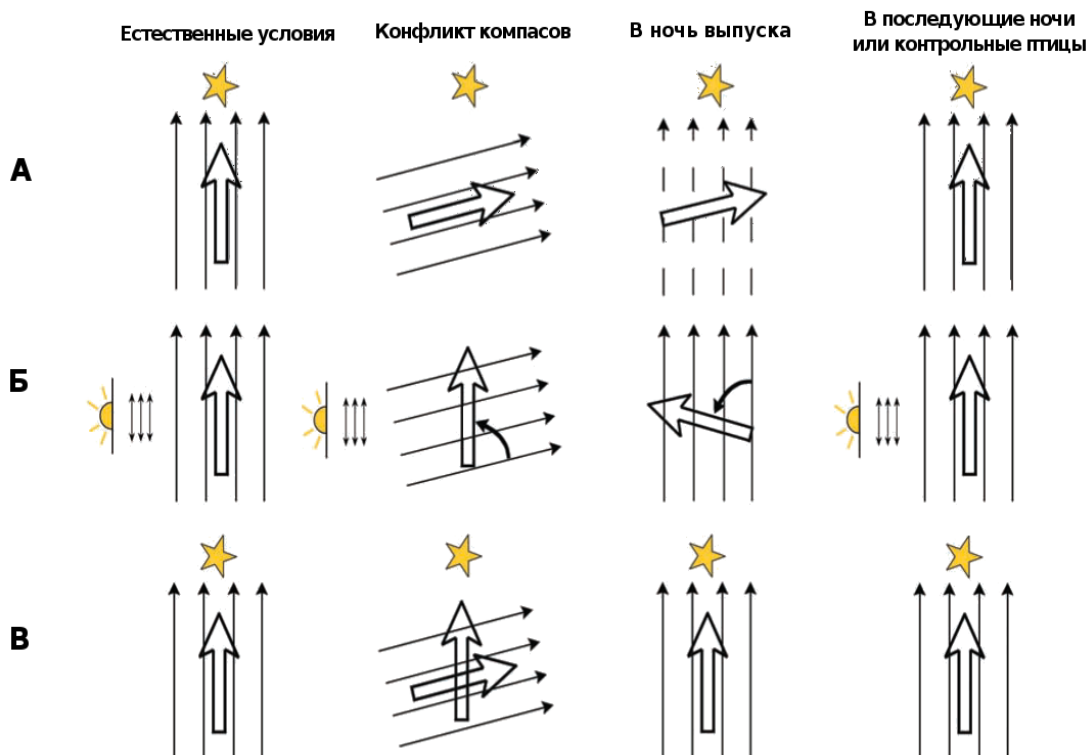


Рис. 10. Три типа иерархических связей компасных систем мигрирующих птиц: А) калибровка астрономических компасов по магнитному; Б) калибровка магнитного компаса по астрономическим; В) простое доминирование одной из компасных систем (по: Chernetsov et al., 2011, с изменениями).

света. Тем не менее, по мере накопления экспериментальных данных стало ясно, что далеко не всегда иерархия компасов устроена таким образом.

2.3.3.2. Доминирование астрономических компасов над магнитным при калибровке компасных систем

Первой работой, которая не укладывалась в классическую схему иерархических связей между магнитным компасом и солнечным, были эксперименты американских исследователей на саванновых овсянках, в которой птицы отдали предпочтение солнечному компасу (Able, Able, 1995b). Доминирование солнечного компаса над магнитным наблюдалось как у молодых, так и у взрослых овсянок. Со временем стали появляться новые свидетельства главенства астрономических ориентиров над магнитными во время миграционного периода и у других воробьиных мигрантов Северной Америки и Европы. Большая часть работ была проведена на североамериканских ближних мигрантах, таких, как свенсонов дрозд и малый дрозд (*Catharus ustulatus* и *Catharus minimus*),

белогорлая зонотрихия *Zonotrichia albicollis*, саванновая овсянка (Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006b, 2007, 2009). Доминирование солнечного компаса над магнитным компасом среди европейских видов было показано лишь для одного дальнего мигранта, мухоловки-пеструшки (Giunchi et al., 2015). В этой работе авторы опровергают результаты более ранних экспериментов на том же виде, утверждавших о наличии простого доминирования магнитного компаса (Gaggini et al., 2010).

Рассмотрим некоторые из этих работ подробнее. Наиболее показательными являются опыты Уильяма Кохрана и соавторов на североамериканских короткоклювых

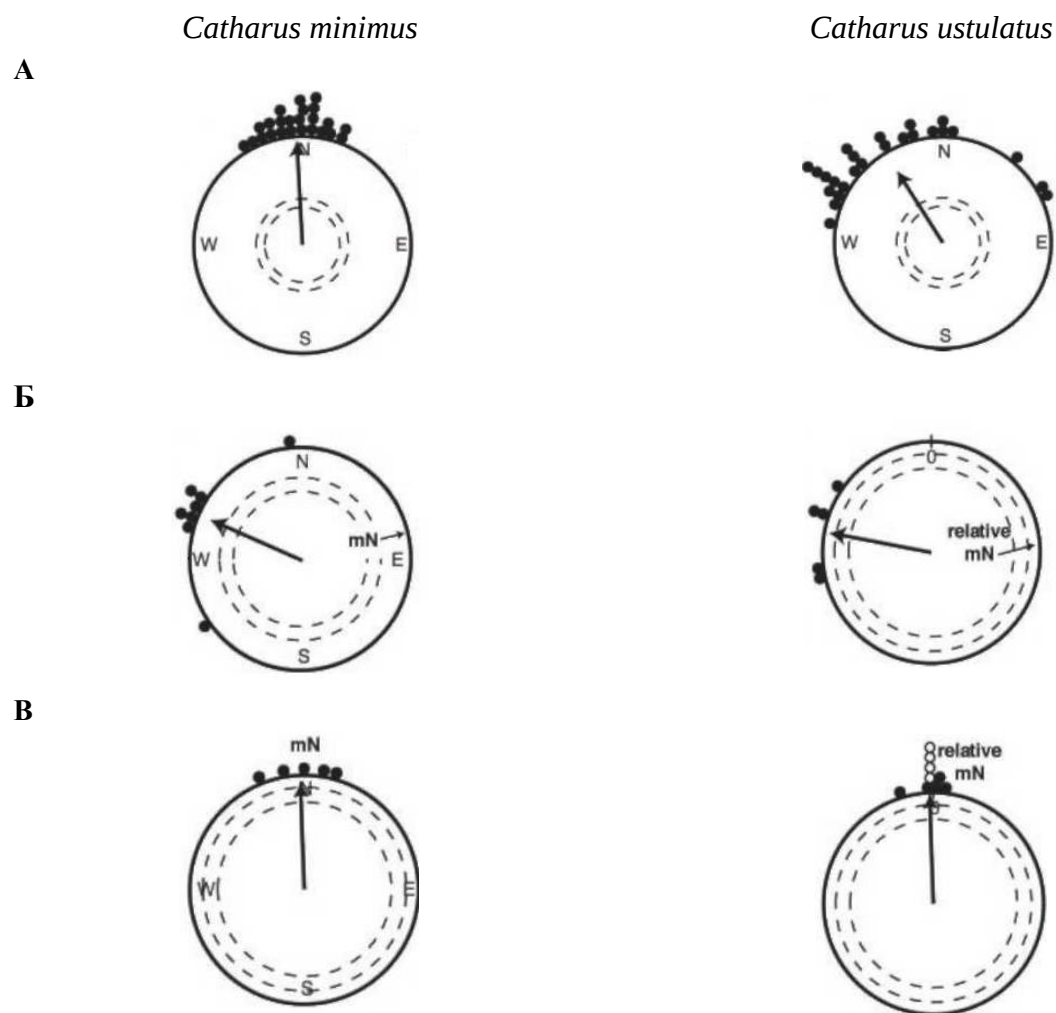


Рис. 11. Направление полёта *C.ustulatus* и *C.minimus* в естественных условиях (А), в ночь выпуска (Б) и во вторую ночь после выпуска (В), в первом столбце – контрольные птицы, mN – направление на магнитный север (по: Cochran et al., 2004, с изменениями).

дроздах рода *Catharus* (Cochran et al., 2004). В ходе экспериментов дроздов на закате и во время сумерек содержали в клетках, помещенных в повернутое в среднем на 77° по часовой

стрелке искусственное магнитное, создав таким образом конфликт между астрономическими и магнитными ориентирами. Отличительной особенностью этой работы является то, что ориентацию птиц анализировали не при помощи конусов Эмлена, а прослеживали на автомобиле в течение нескольких дней, наблюдая естественный ночной миграционный полет помеченных радиопередатчиками птиц. Выпуск птиц производился на границе навигационных и астрономических сумерек, когда солнце опускалось на 12° ниже горизонта и более. В это время исчезают все признаки солнца, в том числе поляризованный свет, что предотвращает возможность перекалибровки компасов птицами после выпуска из клеток, помещенных в повернутое магнитное поле.

Оказалось, что в первую ночь экспериментальные птицы, в отличие от контрольных, летели в направлении, соответствующем изменённому магнитному полю (повернутое в среднем на 77° по часовой стрелке; рис. 11, Б). После выпуска на волю некоторые птицы оставались на месте и покинули место проведения эксперимента в течение последующих 6 ночей, придерживаясь при этом естественного миграционного направления (рис. 12). Птицы, стартовавшие в первую ночь, в следующую ночь изменили направление своего полета на направление, характерное для данного вида во время весенней миграции (рис. 12).

Результаты рассмотренного эксперимента позволяют сделать ряд интересных выводов. Во-первых, основным компасом для поддержания выбранного направления во время ночного миграционного полета для североамериканских дроздов является магнитный, который калибруется на основании информации, полученной от астроориентиров (солнца и поляризованного света). Во-вторых, звезды, скорее всего, не играют заметной роли при определении и поддержании выбранного миграционного направления у данных североамериканских видов. В совокупности с результатами работ на других видах (Pakhomov, Chernetsov, 2014). Данные наблюдения позволяют предположить, что звездный компас может занимать нижнюю ступень в иерархии компасных систем. Вполне возможно, что птицы используют его только тогда, когда нет доступа к информации от магнитного поля и солнца (Mouritsen, 1998; Zapka et al., 2009) либо же он работает у них значительно хуже, чем остальные компасные системы (Chernetsov, 2015).

Примечательна методическая составляющая этой работы. Как уже было упомянуто выше, данная работа не проводилась с использованием конусов Эмлена. Хотя конусы Эмлена лежат в методической основе той поведенческой парадигмы, на основании которой

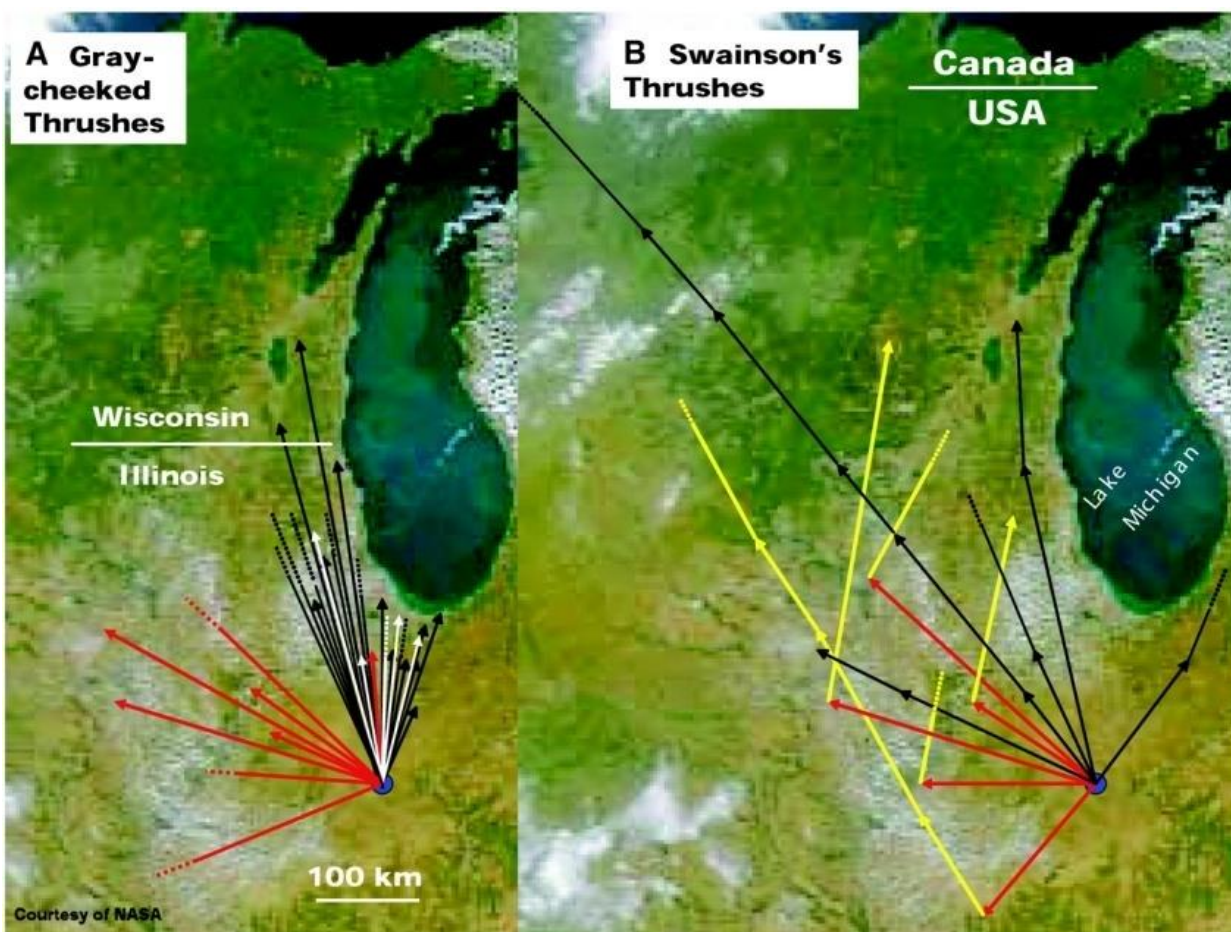


Рис. 12. Полёт малого (А) и Свенсонова дроздов (В), полученные при помощи радиотелеметрии. Черные стрелки – в естественных условиях, красные – в первую ночь после выпуска, желтые – во вторую ночь после выпуска, белые – птицы, которые продолжили миграцию в течение последующих 6 ночей после выпуска (по: Cochran et al., 2004).

в последние полвека происходит успешное изучение ориентации и навигации птиц, необходимо всегда помнить, что в клеточных экспериментах птицы находятся в неестественной и потенциально стрессовой ситуации. Разброс направлений в конусах Эмлена (и любых других круговых аренах) всегда существенно больше, чем у свободнолетающих птиц (Nievergelt et al., 1999), и возможность появления артефактов (например, фототактических реакций) достаточно велика. Поэтому в тех случаях, когда существует возможность получить данные от птиц, летящим естественным миграционным полётом, её всегда необходимо использовать. Данные, полученные таким методом, надежнее, чем клеточные, хотя некоторые исследователи придерживаются иного мнения (Wiltschko et al., 2008).

В одном из последних обзоров по данной проблематике на основе анализа предыдущих экспериментов было сделано следующее предположение: если птицы не имеют возможности видеть все небо, в том числе участок неба на линии горизонта во время экспериментов по конфликту компасов на закате, то для них доминирующей компасной системой в данном случае является магнитная. Если же им предоставлена такая возможность, то будет происходить калибровка магнитного компаса по астрономическому (Muheim et al., 2006a). Данная гипотеза ранее была упомянута в другой работе (Sandberg, 1991).

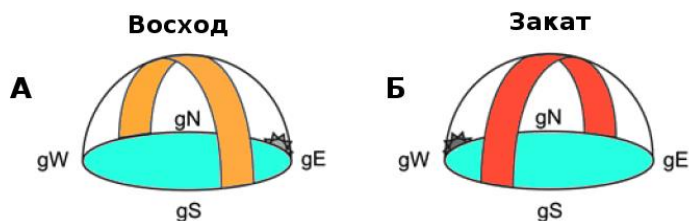


Рис. 13. Максимальная полоса поляризации на рассвете (А) и закате (Б). gN, gS, gE, gW – направления на географический север, юг, восток и запад соответственно (по: Muheim et al., 2006b, с изменениями).

С целью её проверки были проведены эксперименты на взрослых и молодых саванновых овсянках, где птиц на рассвете и на закате держали под поляризационными фильтрами, с помощью которых плоскость поляризации света была повернута на $\pm 90^\circ$ (Muheim et al., 2006c, 2007). Птицы имели полный доступ к небу во время конфликта компасов. По мнению авторов, птицы при определении сторон света могут использовать так называемую максимальную полосу поляризации (англ. «band of maximum polarization», BMP), которая во время захода и восхода солнца представляет собой дугу, проходящую через зенит и пересекающую горизонт в точках, отстоящих на 90° от точки захода или восхода солнца (рис. 13). В течение остального дня поляризационная картина является хаотичной. Считается, что птицам не нужно видеть саму точку захода или восхода солнца, они её могут вычислить по этой полосе, даже если они видят только небольшую её часть, а остальное экстраполируют. Таким образом, птицы утром и вечером запоминают расположение полосы максимальной поляризации, а потом накладывают эти две картины друг на друга. Биссектриса угла, образованного утренней и вечерней полосой поляризации, является направлением на север (рис. 14; Muheim et al., 2007). При этом птицам нет необходимости учитывать суточное движение солнца, сезон или географическое местоположение, так как биссектриса этого угла как направление «север- юг» постоянна в течение 365 дней в году в любой точке на земной поверхности.

Следует, однако, подчеркнуть, что как бы ни была красива высказанная авторами идея, вопреки их утверждениям, она не была доказана ими в экспериментах. Стоит привести несколько замечаний по данной работе: во-первых, если бы птицы усредняли свое направление ориентации в клетках на основании вышеописанной модели, то при калибровке магнитного компаса по солнечному они должны были бы повернуть на 45° , а не на 90° , подобно повороту плоскости поляризации света (Liu, Chernetsov, 2012). Во-вторых, как было правильно замечено некоторыми исследователями (Wiltschko et al., 2008), в ходе проведения эксперимента была допущена методическая ошибка – контрольная группа птиц не была ориентирована в миграционном направлении, но из этой группы были выбраны только те птицы, которые были ориентированы в юго-западном миграционном направлении (в пределах $\pm 90^\circ$ от этого направления), и с ними были проведены эксперименты по конфликту компасов. Данная процедура некорректна ввиду того, что если общая группа птиц не ориентирована в миграционном направлении, то выбор из неё птиц, которые удовлетворяют необходимым критериям и создание из неё новой группы для дальнейшей манипуляции с ней, не позволяют утверждать, что выбранные птицы при этом находятся в миграционном состоянии. А также то, что направление, показываемое ими в конусах Эмлена, приблизительно соответствует тому, что они показывают в природе. Иными словами, если мы из группы, которая оказалась дезориентированной после контрольных тестов, выбираем только тех особей, которые ориентируются в нужном нам направлении, то это не позволяет полученную таким образом новую выборку считать ориентируемой в миграционном направлении.

Другими исследователями была сделана попытка повторить опыты шведских исследователей, но уже на другом виде, австралийской белоглазке *Zosterops lateralis*, в Австралии (Wiltschko et al., 2008). Отличием этой работы от предыдущей, кроме другого вида и места проведения экспериментов (континента), было то, что конфликт компасов создавался не манипулированием поляризацией света, а изменением горизонтальной составляющей магнитного поля. Были получены противоположные результаты: при конфликте двух компасов, магнитного и солнечного (поляризованный свет) на закате и рассвете, когда птицы могли видеть всё небо, перекалибровка магнитного компаса по астрономическому не происходит. Это может быть связано с несколькими факторами: 1) иерархия компасов имеет видоспецифичный характер (разные виды калибруют по-разному); 2) на разных континентах и в разные сезоны могут доминировать разные компаса; 3) это связано с методическими различиями: в одной работе происходила манипуляция с

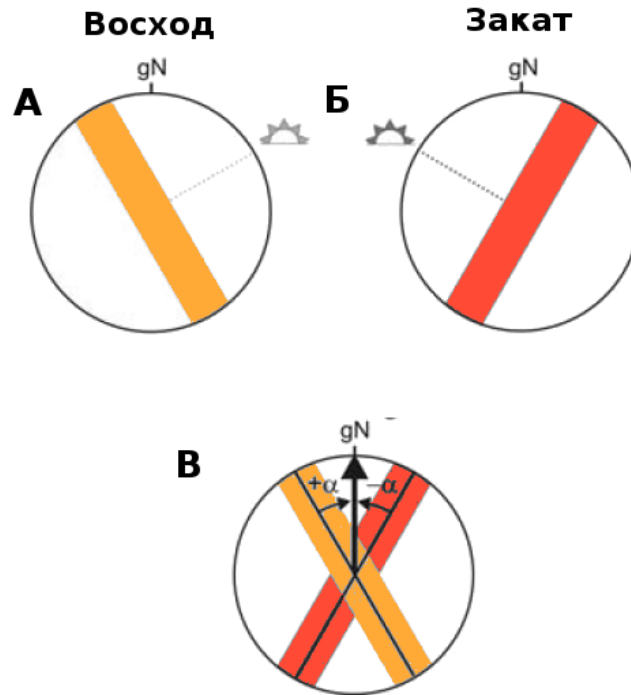


Рис. 14. Определение направления на север при помощи максимальной полосы поляризации (МПП): если запомнить положение максимальной полосы поляризации на рассвете (А) и закате (Б), то наложив эти две картины, то направлением на север будет являться биссектриса угла, образованная двумя МПП (по: Muheim et al., 2007, с изменениями).

поляризованным светом, в другой – с магнитным полем (Muheim et al., 2008; Wiltschko et al., 2008). Чтобы понять, как эти факторы могут повлиять на калибровку компасов, были проведены эксперименты на молодых и взрослых белогорлых зонотрихиях (Muheim et al., 2009). Согласно результатам, у зонотрихий магнитный компас калибруется у взрослых и молодых особей во время осенней и весенней миграции независимо от методики проведения экспериментов (изменение плоскости поляризации или поворота магнитного поля).

2.3.3.3. Простое доминирование одного из компасов

В последнее время накапливаются данные, показывающие, что у ряда мигрирующих видов воробьиных птиц калибровка компасов не происходит, а наблюдается простое доминирование одного из них. Это характерно для некоторых европейских и австралийских дальних и ближних мигрантов. Среди дальних мигрантов простое доминирование было показано на примере обыкновенной каменки *Oenanthe oenanthe* (Schmaljohann et al., 2013),

а для ближних – на певчем дрозде (Chernetsov et al., 2011) и австралийской белоглазке (Wiltshko et al., 2008). При этом работа на певчих дроздах была повторением опытов Кохрана и коллег на североамериканских дроздах (Cochran et al., 2004), но, в отличие от работы на американских видах, в этой работе помеченных радиопередатчиками птиц прослеживали на существенно меньшем расстоянии - до 15 км во время осенней и весенней миграций. В отличие от североамериканских родственников, певчие дрозды после конфликта компасов (в виде поворота горизонтальной составляющей магнитного поля при естественных астроориентирах) на закате, во время ночного миграционного полета продолжили лететь в том же направлении, что и контрольные птицы (рис. 15). Это говорит о том, что магнитный компас певчих дроздов во время осенней и весенней миграций не калибруется астрономическими, а, скорее всего, доминирует над ними.

На данный момент можно с уверенностью утверждать лишь, что астрономические ориентиры (солнце и звездное небо) являются предпочтительными при определении сторон света в премиграционный период. Как уже было сказано выше, это, скорее всего, связано с тем, что для многих видов птиц астроориентиры во время онтогенеза являются более надежным источником информации о сторонах света, чем магнитное поле, особенно для североамериканских видов. В свою очередь, сами параметры магнитного поля имеют свойство меняться во времени (Knecht, Shuman, 1972). Во время миграций наблюдается иная картина: одни виды отдают предпочтение астроориентирам, другие - магнитному полю. То, что различные компасные системы занимают разную ступень в иерархии у разных видов, может быть связано с тем, что, во-первых, иерархия компасов может иметь популяционно-специфический характер. Другими словами, разные виды и, возможно, даже разные популяции одного и того же вида по-разному калибруют свои компасные системы. Во-вторых, для птиц с разной дальностью и сложностью пути миграции (дальние и ближние мигранты) точность выбора направления имеет разное значение (Chernetsov et al., 2011). Для некоторых дальних мигрантов ошибка даже в доли градуса при выборе направления миграции может привести к фатальным последствиям, когда, например, малый веретенник *Limosa lapponica baueri*, мигрирующий с Аляски в Новую Зеландию (Gill et al., 2009), может не достичь популяционно-специфических мест зимовок и погибнет. В то же время значительно бóльшая ошибка для ближнего мигранта, например, зарянки, во время осенней миграции приведёт лишь к тому, что птица будет зимовать не в характерном для данной популяции месте, например, Испании, а не в Италии, что не скажется на выживаемости данной особи. В-третьих, доминирование одного компаса

с

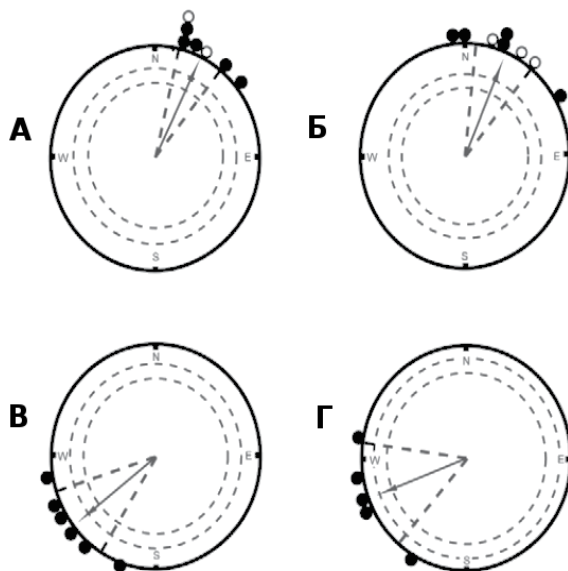


Рис. 15. Ориентация певчих дроздов во время весенней (А, Б) и осенней миграций (В, Г). А, В – контрольные птицы, Б, Г – экспериментальные птицы (по: Chernetsov et al., 2011, с изменениями).

источника, а именно от астроориентиров.

Тем не менее, несмотря на 20 лет интенсивных исследований на разных видах воробьиных мигрантов, вопрос о ключевом факторе, определяющим приоритет той или иной компасной системы, остаётся открытым. В свою очередь, разные виды и популяции на разных континентах не должны обладать единым универсальным механизмом для ориентации, работающим по одному и тому же принципу у всех птиц. Естественный отбор приводит к выработке таких механизмов ориентации и навигации, которые обеспечивают выживание популяции. Ввиду того, что перед разными популяциями встают различные по степени сложности ориентационные задачи, нет ничего удивительного в том, что сложившиеся и поддерживаемые отбором механизмы отличаются по своей точности, и, соответственно, по сложности (Чернецов, 2016).

над другими может иметь географические различия. Многие североамериканские мигранты пересекают территории с сильно меняющимися значениями магнитного поля (например, наклонение меняется с -20° до $+20^\circ$ при движении с востока на запад), что создаёт трудности в получении корректной компасной информации от магнитного поля. Поэтому для североамериканских видов, в отличие от европейских и австралийских, которые рождаются и живут в условиях с более стабильными параметрами магнитного поля, необходимо корректировать работу магнитного компаса с помощью информации, полученной от более точного

III. Материалы и методы (общие положения)

Ввиду того, что проведенные в рамках данной кандидатской диссертации эксперименты имели разную методику выполнения, подробнее они будут описаны в главах, посвященных изучению конкретной проблемы. Здесь же приводится описание положений, общих для всех проведенных экспериментов (место проведения, статистические методы, сроки проведения экспериментов).

Место выполнения работы

Работа проводилась на Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН (Калининградская область, Россия; 55°09' с.ш., 20°52' в.д.) и на расположенном в 11 км к югу от основного здания станции полевом стационаре «Фрингилла». Куршская коса является естественным коридором для мигрирующих птиц и находится вдали от крупных городов и населенных пунктов, что позволяет свести к минимуму возможное воздействие электромагнитного шума (Engels et al., 2014) и искусственных источников света на ориентацию птиц в экспериментах.

Обработка данных и статистические методы

Для регистрации ориентационного поведения использовали модифицированные конуса Эмлена (Emlen, Emlen, 1966), представляющий собой алюминиевый усеченный конус (размеры: диаметр верхней части – 34 см, нижней – 10 см, высота – 14 см, угол наклона стенок – 45°). Стенки конуса были покрыты пленкой с нанесенной на неё потолочной побелкой для регистрации царапин, оставленных птицами при прыжках от центра конуса к её краям. Продолжительность каждого теста составляла в среднем 40 мин, каждую птицу тестировали 3-5 раз. При анализе ориентации проводился подсчет количества царапин, оставленных птицами на побелке, по 36 секторам по 10° каждый, при < 40 царапинах птица считалась неактивной в этом тесте. Направление, полученное при помощи данной методики, в целом соответствует тому, что показывают свободнолетающие птицы во время ночного миграционного полета. Однако разброс в направлениях, показанных птицами конусами Эмлена, гораздо больше, чем у свободнолетающих птиц, что требует больших выборок для получения статистически значимых направлений и не

позволяет обнаружить небольшие различия между тестируемыми условиями (Nievergelt et al., 1999).

При анализе ориентации для каждой птицы высчитывались значения направления в градусах α , длины вектора r и уровень значимости p по тесту Рейли. Контрольную и экспериментальную группы птиц сравнивали при помощи непараметрического теста Мардия-Уотсон-Уилера, если каждая из сравниваемых выборок содержала не менее 10 птиц и длина вектора r была < 0.75 . Достоверность наличия выявленных периодов в ночной активности экспериментальных видов (садовых славок) определяли при помощи критерия хи-квадрат, для поиска точки перегиба между выделенными периодами использовали сегментный регрессионный анализ (segmented regression analysis). Для статистического анализа использовали программы Oriana 2.02 (Kovach Computing Services, Ангсли, Великобритания) и R 2.15.2 (www.r-project.org). Время заката и окончания навигационных сумерек рассчитывали при помощи программы Stellarium 0.10.4 (Free Software Foundation, Inc., Бостон, США).

Эксперименты проводили в период с 2010 по 2015 гг. во время осеннего и весеннего миграционных сезонов по трем основным направлениям:

- I. Изучение навигационной карты мигрирующих птиц (2012–2015 гг.):**
 1. Эксперименты по изучению природы навигационной карты мигрирующих птиц и участия глазничной ветви тройничного нерва в иннервации гипотетического магниторецептора в надклювье птиц.
 2. Эксперименты по изучению способности птиц использовать один из параметров магнитного поля, склонение, для определения долготного смещения.
- II. Механизм работы магнитного компаса мигрирующих птиц (2013–2015 гг.)**

Эксперименты по воздействию слабого осциллирующего магнитного поля на способность птиц ориентироваться в миграционном направлении в клеточных условиях, используя только магнитный компас.
- III. Иерархия компасных систем мигрирующих птиц (2010 – 2012 гг., 2014 г.)**

Эксперименты по изучению взаимоотношений компасных систем дальних мигрантов на примере садовой славки.

IV. Физическая и сенсорная основа навигационной карты воробьиных птиц

4.1. Природа навигационной карты и ее связь с тройничным нервом

Как уже было сказано в разделе Обзор литературы, на данный момент нет четких прямых доказательств существования магнитной или ольфакторной навигационной карты у мигрирующих птиц. В опытах по виртуальному магнитному смещению, проведенных на австралийских белоглазках и славках-завирушках в Австралии и Европе (Fischer et al., 2003; Henshaw et al., 2010; Deutschlander et al., 2012), было показано, что взрослые особи при смещении в «северную магнитную точку» показывали дезориентацию, в отличие от молодых. По мнению авторов, это служит доказательством наличия у тестируемых видов магнитной карты. Однако данные эксперименты вызывают скептическое отношение по ряду причин. Во-первых, дезориентация птиц является неспецифическим ответом на смещение – при имитации магнитного смещения с миграционной трассы необходимо симулировать магнитное поле такой области, в которой птицы будут показывать не дезориентацию, а компенсацию смещения, аналогично тому, что они показывают в опытах по физическому смещению (Perdeck, 1958; Thorup et al., 2007; Chernetsov et al., 2008). Во-вторых, птицы в рассматриваемых работах постоянно перемещались из естественного магнитного поля, в котором они находились до эксперимента, в искусственное магнитное поле, имитирующее точку смещения во время эксперимента, то есть птицы постоянно виртуально перемещались из одного места в другое на сотни и тысячи километров. Для убедительного доказательства наличия или отсутствия у мигрирующих воробьиных мигрантов магнитной навигационной карты необходимо провести эксперименты по виртуальному магнитному смещению, в которых будет симулироваться магнитное поле такой точки на планете, в которой птицы в случае физического перемещения будут компенсировать данное смещение. Птицы при этом должны постоянно находиться в этом магнитном поле (до и во время ориентационных экспериментов).

На данный момент показано, что интактный тройничный нерв необходим мигрирующим птицам при решении навигационных задач (Kishkinev et al., 2013). В нейробиологических (Heyers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014) и поведенческих опытах (Mora et al., 2004) было показано, что по глазничной ветви тройничного нерва проходит информация о магнитном поле. Однако на данный момент не доказано, что эта магнитная

информация используется птицами в работе навигационной карты. Для ответа на эти два главных вопроса данной области (природа навигационной карты и ее сенсорная основа) были проведены опыты по виртуальному магнитному смещению птиц с Куршской косы в Московскую область на интактных птицах и птицах, на которых была проведена операция по пересечению глазничной ветви тройничного нерва.

4.1.1. Материалы и методы

Место выполнения работы и сроки

Эксперименты проводили во время весенней миграции с начала мая по начало июня в 2012-2015 гг. на полевом стационаре «Фрингилла».

Экспериментальные птицы

В качестве модельного вида при проведении экспериментов была выбрана тростниковая камышевка (взрослые особи, $n = 51$ в экспериментах по исследованию природы навигационной карты и $n = 34$ в опытах по изучению участия тройничного нерва в работе навигационной карты). Тростниковая камышевка - дальний мигрант, зимующий в западной Африке (Cramp, Brooks, 1992; Bolshakov et al., 2001). Ранее было показано, что взрослые птицы этого вида способны к навигации при физическом долготном смещении с Куршской косы в Подмоскowie (Chernetsov et al., 2008), однако птицы оказывались неспособными определить смещение при пересечении глазнично ветви тройничного нерва (Kishkinev et al., 2013).

Птиц отлавливали в паутинные сети, после поимки их содержали в индивидуальных клетках (60 x 40 x 40 см) в уличной вольере на естественном фотопериоде. До начала эксперимента камышевок содержали в клетках в течение нескольких дней (минимум 3-5 дней) в естественном магнитном поле, с доступом ко всем астроориентирам (солнцу и звездному небу), используя в качестве основного корма личинок мучных хруща *ad libitum*. В питьевую воду добавляли растворимые витамины. При имитации физического смещения путем изменения параметров магнитного поля (виртуальное магнитное смещение) птиц содержали в индивидуальных клетках (30 x 30 x 30 см; рис. 16) внутри магнитного кольца (максимум 9 птиц) в течение нескольких дней для привыкания птиц к искусственному магнитному полю. Птицы при виртуальном смещении имели доступ к астрономическим, ландшафтным и запаховым ориентирам, характерным для Куршской косы.

4.1.3. Экспериментальные процедуры

Данный проект состоял из двух этапов:

- 1) Изучение природы магнитной карты мигрирующих птиц. В ходе данного этапа проводили виртуальное магнитное смещение взрослых камышевок с Куршской косы в окрестности Звенигородской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова, весна 2012-2013 гг.
- 2) Изучение участия тройничного нерва в работе навигационной карты мигрирующих птиц. В ходе данного этапа проводили операцию по пересечению глазничной ветви тройничного нерва и последующее виртуальное магнитное смещение прооперированных взрослых камышевок с Куршской косы в окрестности Звенигородской биологической станции имени М.В. Ломоносова, весна 2013-2015 гг.

I этап

В ходе первого этапа птиц тестировали в двух экспериментальных условиях: контроль и виртуальное магнитное смещение. В контрольных условиях птиц тестировали в естественном магнитном поле Куршской косы (параметры поля: напряженность 50100 нТл, склонение $+5,5^\circ$, наклонение 70°) с доступом ко всем астрономическим ориентирам. После получения значимого направления от контрольной группы птиц помещали в индивидуальные клетки, описанные выше, которые были расположены внутри магнитного кольца. Для имитации физического смещения использовали 3-осевую колечную систему Меррита (Kirschvink, 1992; рис.16), которая создает гомогенное магнитное поле (с гетерогенностью $< 1\%$) в пространстве объемом около 1 м^3 (размеры гомогенной зоны для данного типа магнитных колец рассчитываются согласно формуле $\pm 0.55d \times \pm 0.55d \times \pm 0.55d$, где d – длина стороны кольца; подробнее см. Mouritsen, 2013). Магнитная система Меррита (здесь и далее магнитные кольца) представляет собой кубоид со стороной 2 м и была изготовлена в Ольденбургском университете (Германия). Конструкция данной системы аналогична кольцам, которые ранее использовались в экспериментах по изучению магниторецепции у птиц (Zapka et al., 2009; Lefeldt et al., 2014). При проведении контрольных опытов птиц тестировали в естественном магнитном

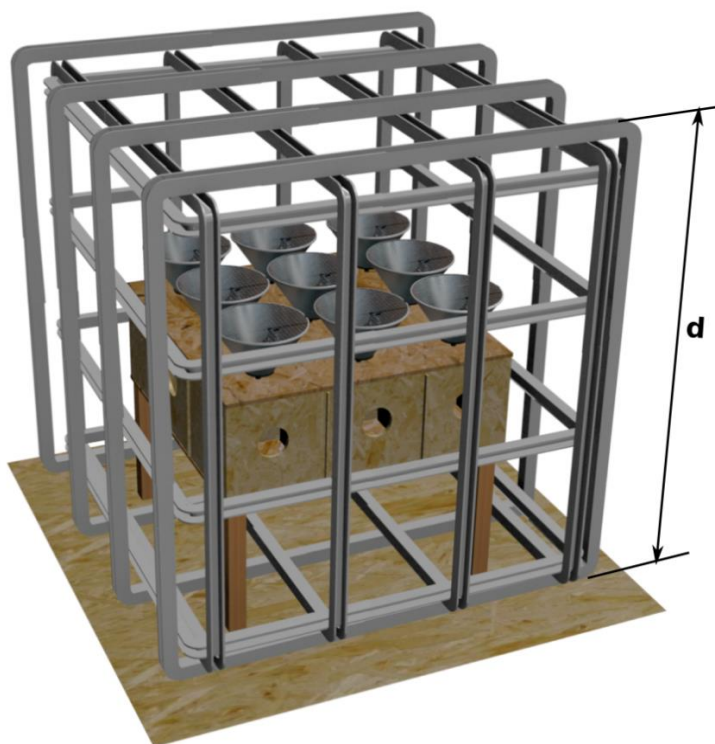


Рис. 16. *Магнитное кольцо системы Меррита и его макет (с схемой расположения конусов Эмлена с птицами во время ориентационных экспериментов). d – длина стороны, равная 2 м.*

поле Куршской косы при включенных кольцах. При проведении виртуального смещения в Подмосковье во время весенних экспериментов по изучению природы навигационной карты имитировалось магнитное поле, характерное для окрестностей Звенигородской

биостанции МГУ имени М.В. Ломоносова (напряженность 52200 нТл, склонение + 10°, наклонение 71,2°).

II этап

В ходе второго этапа птиц тестировали в двух экспериментальных условиях, которые были описаны выше. Отличие второго этапа проекта от первого состояло в том, что птиц после контрольных тестов подвергли операции по пересечению глазничной ветви тройничного нерва. Данная операция проводилась на тростниковых камышевках в весенний миграционный период по протоколу, описанному в ранее опубликованных работах (Zapka et al., 2009; Heyers et al., 2010; Kishkinev et al., 2013). После контрольных тестов птиц разделили на 2 группы. На птицах из первой группы (оперированные птицы, $n = 18$) проводили операцию по пересечению глазничной ветви тройничного нерва под общей анестезией с применением внутримышечных инъекций 0,1%-ого медетомидина (в составе препарата Domitor©, с расчетом 0.1 мл/кг массы тела птицы). Для уменьшения времени действия анестезии использовали антагонист медетомидина, 0,5%-ый атипамезол (в составе препарата Antisedan©, с расчетом 0.1 мл/кг массы тела птицы) в конце процедуры. Во время операции у птиц билатерально удаляли (с двух сторон) отрезок глазничной ветви тройничного нерва размером примерно 2-3 мм (для предотвращения его восстановления). Камышевок из группы ложнооперированных птиц (вторая группа, $n = 16$) подвергали аналогичным процедурам (анестезия, поиск глазничной ветви тройничного нерва), но без пересечения самой ветви. Операция проводилась Домиником Хейерсом (Dominik Heyers, Ольденбургский университет, Германия).

Для полного восстановления после операции птиц содержали в индивидуальных клетках в течение как минимум 3 дней, после чего птиц рассаживали в индивидуальные клетки (30 x 30 x 30) внутри магнитных колец и держали в условиях измененного магнитного поля (имитирующее магнитное поле в окрестностях ЗБС МГУ) как минимум сутки до начала ориентационных тестов.

Ориентационные тесты

Эксперименты по проверке ориентации проводили в конусах Эмлена после окончания навигационных сумерек, когда солнце опускалось на 12° ниже уровня горизонта и исчезали все признаки солнца (в том числе поляризованный свет) для предотвращения регистрации активности, не связанной с ориентационной (например, с калибровкой компасов, происходящей, как предполагается, на закате). Птиц тестировали внутри

магнитных колец в ясную погоду при облачности менее 50 % (большая часть тестов происходила при облачности 0 - 10 %).

Общее количество проведенных тестов в контрольных условиях во время первого этапа: 85 (2012-2013 гг.); при виртуальном магнитном смещении: 93 (2012-2013 гг.). Общее количество проведенных тестов во время второго этапа в контрольных условиях: 46 (2013 г.), 120 (2014 г.) и 69 (2015 г.); при виртуальном магнитном смещении: 109 (2013 г.), 86 (2014 г.) и 49 (2015 г.).

4.1.2. Результаты и обсуждение

Магнитная карта воробьиных птиц существует

Взрослые тростниковые камышевки во время весенней миграции были ориентированы в характерном для данного вида на территории Куршской косы северо-восточном миграционном направлении ($\alpha = 25^\circ$, $r = 0.81$, $p < 0.0001$, $n = 17$, 95%-ый доверительный интервал среднего направления группы CI равен $7^\circ - 43^\circ$; рис. 18, А). В искусственном магнитном поле, аналогичном значениям геомагнитного поля, которые наблюдаются в Московской области, в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ, птицы изменили направление ориентации в клетках Эмлена с северо-восточного на северо-

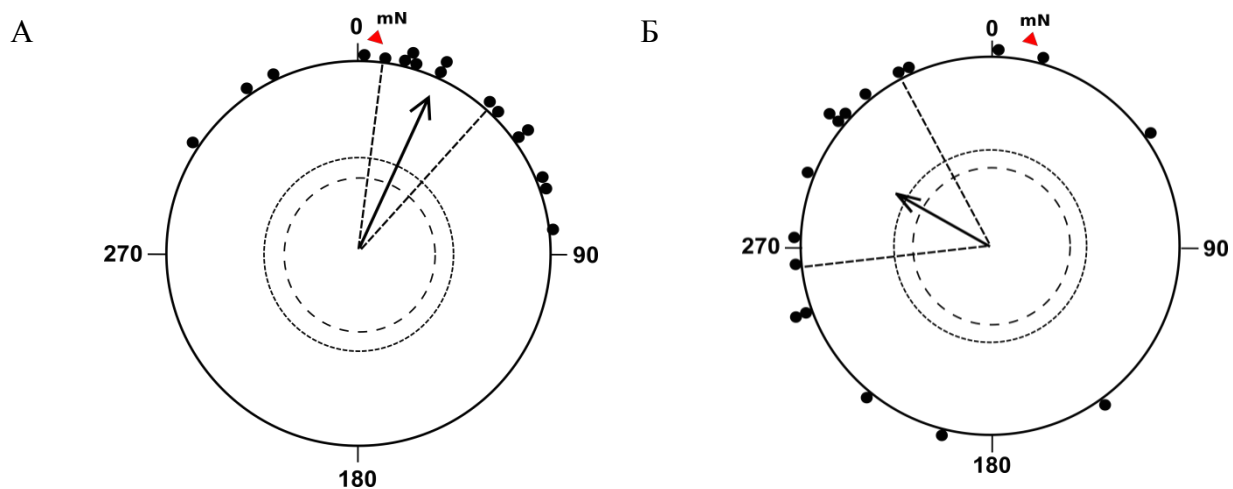


Рис. 18. Ориентация тростниковых камышевок в магнитном поле Куршской косы (А) и Звенигорода (Б) Черные кружки обозначают ориентацию каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги показывают соответственно 5 %-ый и 1 %-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии ограничивают 95 %-ый доверительный интервал, mN – направление на магнитный север, 0 – направление на географический север.

западное ($\alpha = 298^\circ$, $r = 0.52$, $p < 0.008$, $n = 17$, 95%-ый доверительный интервал среднего направления группы CI равен $264^\circ - 332^\circ$; рис.18, Б). Доверительные интервалы птиц в контрольных условиях и при виртуальном смещении не перекрываются. Ориентация птиц в магнитном поле Куршской косы значительно отличается от ориентации птиц в поле, имитирующем поле Подмосковья (критерий Мардия-Уотсона-Уилера: $W = 11.66$, $p = 0.003$; 99%-ые доверительные интервалы (99% CI) не перекрываются: 99% CI для поля Куршской косы равен $2^\circ - 48^\circ$, для поля ЗБС МГУ равен $253^\circ - 343^\circ$). При этом ориентация тростниковых камышевок в искусственном поле была неотличима от ориентации интактных птиц, которые были реально перемещены на Московскую область в рамках более ранних экспериментов (Chernetsov et al., 2008).

Результаты опытов по виртуальному магнитному смещению с Куршской косы в Подмосковье, в окрестности ЗБС МГУ, показали, что, по крайней мере, у одного вида дальнего воробьиного мигранта, тростниковой камышевки, в работе навигационной карты используются параметры магнитного поля. Эти данные согласуются с результатами ранее проведенных экспериментов на том же виде (Chernetsov et al., 2008), которые показывают, что при физическом перемещении на 1000 км с Куршской косы на восток (в Подмосковье, окрестности ЗБС МГУ) взрослые тростниковые камышевки меняют направленность своей ориентации в конусах Эмлена с северо-восточного (средний азимут 26°), что характерно для весенней миграции для данного вида на Куршской косе, на северо-западную (средний азимут 342°), компенсируя смещение. Результаты экспериментов по физическому перемещению камышевок говорят о наличии у данного вида навигационных способностей, которые были показаны и для других видов воробьиных мигрантов (Perdeck, 1958; Thorup et al., 2007). В опытах по виртуальному смещению при изменении параметров магнитного поля (напряженность: $50100 \text{ нТл} \Rightarrow 52200 \text{ нТл}$; склонение: $5,5^\circ \Rightarrow 10^\circ$; наклонение: $70^\circ \Rightarrow 71,2^\circ$) мы добились аналогичного эффекта: птицы, ориентировавшиеся в северо-восточном направлении в магнитном поле Куршской косы (средний азимут 25°), при экспозиции в магнитном поле, имитирующем магнитное поле в окрестностях ЗБС МГУ, изменили свое направление на запад-северо-западное (средний азимут 298°). При этом 95%-ые доверительные интервалы в этих двух исследованиях (виртуальное магнитное смещение и реальное физическое) в контрольных и экспериментальных (физическое и виртуальное смещение) условиях перекрываются, что также говорит в пользу того, что птиц в рассматриваемых нами экспериментах одинаково реагируют как на физическое

перемещение с миграционной трассы, так и на виртуальное путем изменения только магнитного поля.

Это первое прямое экспериментальное доказательство, что птицы могут использовать при навигации во время сезонных миграций параметры магнитного поля, то есть навигационная карта имеет магнитную природу. Ранее это было показано для лангустов *Panulirus argus*, морских черепах каррет *Caretta caretta* и тихоокеанской нерки *Oncorhynchus nerka* (Boles, Lohmann, 2003; Lohmann, Lohmann, 2006; Putman et al., 2011, 2013). Как уже отмечалось (в разделе Обзор литературы), до недавнего момента существовали лишь косвенные доказательства, что птицы при навигации могут использовать магнитное поле. К ним можно отнести наличие у молодых особей врожденных «реперных точек» на основе информации о параметрах магнитного поля мест зимовок или географических барьеров (Fransson et al., 2001; Kullberg et al., 2003, 2007), нарушение ориентации взрослых птиц при воздействии пульсирующего магнитного поля, влияющего на работу магниторецептора на основе биомagnetита, гипотетически участвующего в работе магнитной карты (Munro et al., 1997a; Holland, Helm, 2013), а также работы по виртуальному магнитному смещению (Fischer et al., 2003; Henshaw et al., 2010; Deutschlander et al., 2012;). Несмотря на то, что опыты по виртуальному смещению проводились и раньше, их результаты нельзя считать прямым доказательством наличия у птиц магнитной карты. Во-первых, во всех этих экспериментах птиц содержали в магнитных кольцах, которые были установлены внутри помещения, то есть у птиц не было доступа к другим окружающим естественным ориентирам, таким как солнце, звезды, запахи и тд. Во-вторых, в экспериментах, проведенных на австралийских белоглазках и славках-завирушках *Sylvia curruca*, птиц смещали вдоль миграционной трассы на север или юг, при этом северная точка находилась за пределами типичных для этих видов мест размножения и зимовки (Норвегия для славков-завирушек из Швеции и Папуа-Новая Гвинея для австралийских белоглазок из Тасмании). Взрослые особи были дезориентированы при смещении на север и ориентировались в миграционном направлении при экспозиции в магнитном поле, характерном для мест южнее места поимки. Молодые особи австралийских белоглазок при этом в «северной» и «южной» точках продолжали ориентироваться в миграционном направлении ввиду того, что не обладают навигационными способностями. Однако, несмотря на то, что дезориентация взрослых особей по сравнению с молодыми в «северной» точке, по мнению авторов и других исследователей (Freake et al., 2006), может указывать на наличие у птиц магнитной

навигационной карты, отсутствие именно направленной ориентации в южном направлении, которая показала бы, что птицы компенсировали смещение на север, не позволяет утверждать, что птицы в этих экспериментах использовали магнитное поле для определения смещения. В наших экспериментах тростниковые камышевки, виртуально смещенные с миграционной трассы на восток в место, находящееся за пределами ареала распространения данного вида, не были дезориентированы, и результаты ориентации в конусах Эмлена говорят о компенсации этого смещения.

Участие тройничного нерва в работе навигационной карты воробьиных мигрантов

Вопрос об участии глазничной ветви тройничного нерва в иннервации гипотетического магниторецептора, отвечающего за магнитную навигационную карту, до сих пор остается открытым. Нейробиологические исследования, проведенные на мигрирующих и немигрирующих видах, а также эксперименты по обучению поиска магнитных аномалий, указывают, что по данной ветви тройничного нерва передается информация о магнитном поле (Mora et al., 2004; Heyers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014). Поведенческие опыты, проведенные на дальнем мигранте, тростниковой камышевке и связанные с пересечением данной ветви, показали, что она необходима для определения физического смещения с миграционного пути (Kishkinev et al., 2013). Однако результаты этой работы не позволяют сказать, передача информации от каких источников, используемых птицей при навигации, прерывается при пересечении глазничной ветви.

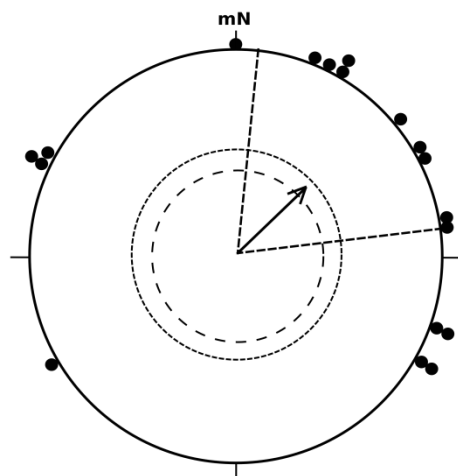
Совмещение результатов нейробиологических и поведенческих экспериментов косвенно указывают на то, что тройничный нерв может принимать участие в работе магнитной карты. С целью проверки данной гипотезы нами были проведены эксперименты по виртуальному магнитному смещению, связанные с пересечением данной ветви, аналогично тому, что было проведено ранее (Kishkinev et al., 2013). Экспериментальная группа при проведении этого исследования состояла из 34 птиц, из них 16 – ложнооперированные камышевки, а у 18 камышевок была билатерально удален небольшой участок глазничной ветви тройничного нерва (оперированные птицы). И ложнооперированные, и оперированные птицы в контрольных условиях (естественное для Куршской косы магнитное поле) ориентировались в характерном для этого вида во время весенней миграции на Куршской косе северо-восточном направлении: ложнопрооперированные птицы ($\alpha = 36^\circ$, $r = 0.64$, $p < 0.001$, $n = 16$, 95%-ый доверительный интервал среднего направления группы CI равен 8° - 63° ; рис. 19,А) и оперированные птицы

($\alpha = 43^\circ$, $r = 0.47$, $p = 0.016$, $n = 18$, 95%-ый доверительный интервал CI равен 6° - 81° ; рис. 19,B). Как мы видим, доверительные интервалы этих двух направлений пересекаются. При тестировании в условиях виртуального магнитного смещения птицы с прооперированной ветвью нерва продолжали ориентироваться в северо-восточном миграционном направлении $\alpha = 25^\circ$, $r = 0.45$, $p = 0.024$, $n = 18$, 95%-ый доверительный интервал CI равен 345° - 64° ; рис. 19, Б), а ложнооперированные птицы оказались дезориентированы ($\alpha = 326^\circ$, $r = 0.31$, $p = 0.21$, $n = 16$; рис. 19, Г).

Ложнооперированные птицы при виртуальном магнитном смещении не показали направленной ориентации, которое позволило бы однозначно утверждать отсутствие влияния операции на ориентационные и навигационные способности участвовавших в эксперименте птиц. Однако стоит обратить внимание, что как в экспериментах с интактными (не подвергавшимся операции) птицами (рис 18), так и в экспериментах с прооперированным нервом (рис 19), разброс предпочитаемых птицами направлений в контрольных условиях меньше, чем в измененном магнитном поле. Это может говорить о том, что дезориентация ложнооперированных птиц могла быть связана как с влиянием операции, так и с поведенческим ответом птиц на изменение местоположения в результате виртуального магнитного перемещения. В свою очередь, если мы сравним ориентацию оперированных птиц с ориентацией интактных птиц (не подвергавшихся операции) в поле Куршской косы и оперированных птиц в поле Подмоскovie в опытах по физическому и виртуальному смещению на данном виде, то окажется, что эти направления не отличаются и 95%-ые доверительные интервалы этих выборок перекрываются (критерий Мардия-Уотсона-Уилера: $W = 6.23$, $p = 0.044$; 95% CI для оперированных групп равен 345° - 64° , а для интактных птиц 264° - 332°). Это означает, что птицы с пересеченной глазничной ветвью тройничного нерва неспособны к тому, чтобы определить, что были виртуально смещены с миграционной трассы на восток, как это было показано выше, и компенсировать это магнитное смещение. Результаты ранее проведенных нейробиологических и поведенческих экспериментов (Heyers et al., 2010; Kishkinev et al., 2013; Lefeldt et al., 2014) вместе с обсуждаемыми результатами экспериментов по виртуальному магнитному смещению на восток (см предыдущий раздел) и пересечением тройничного нерва позволяют нам говорить о том, что глазничная ветвь тройничного

п. Рыбачий (Куршская коса, Россия)

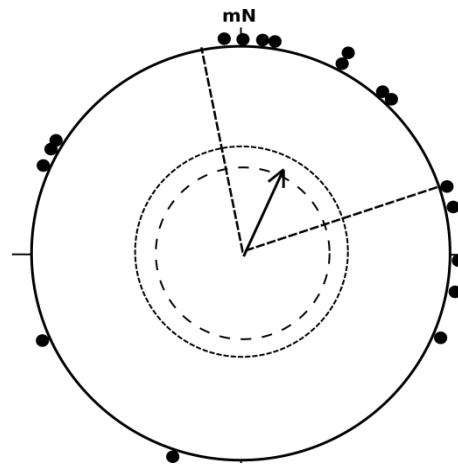
А



$\alpha = 43^\circ$, $r = 0.47$, $n = 18$,
 $p = 0.016$, 95%-ый CI = $6^\circ - 81^\circ$

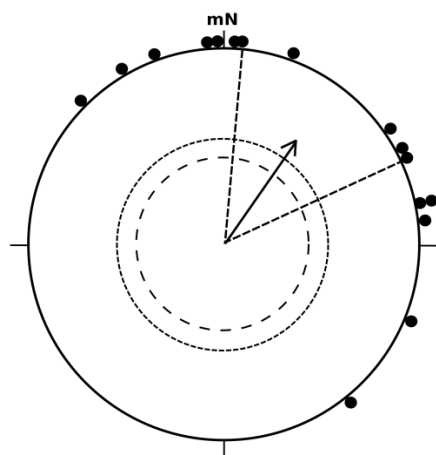
ЗБС МГУ (Подмосковье, Россия)

Б



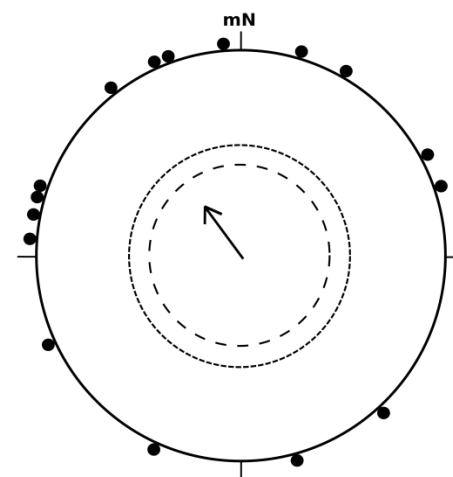
$\alpha = 25^\circ$, $r = 0.45$, $n = 18$
 $p = 0.024$, 95%-ый CI = $345^\circ - 64^\circ$

В



$\alpha = 36^\circ$, $r = 0.64$, $n = 16$,
 $p < 0.001$, 95%-ый CI = $8^\circ - 63^\circ$

Г



$\alpha = 326^\circ$, $r = 0.31$, $n = 16$, $p = 0.21$

Рис. 19. Ориентация взрослых прооперированных (А, Б) и ложнооперированных (В, Г) тростниковых камышевок в магнитном поле Куршской косы (Калининградская область, Россия) и поле, имитирующем магнитное поле в окрестностях ЗБС МГУ (Московская область, Россия). Черные кружки обозначают ориентацию каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги показывают соответственно 5%-ый и 1%-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии ограничивают 95%-ый доверительный интервал. α – среднее направление группы, r – длина среднего вектора, n – количество птиц в группе, p – уровень значимости по тесту Рейли, 95% CI – 95%-ый доверительный интервал, mN – направление на магнитный север.

нерва участвует в передаче магнитной информации и работе магнитной навигационной карты воробьиных мигрантов. Для того, чтобы этот факт не вызывал сомнение научного общества, необходимо проведение дополнительных поведенческих экспериментов для получения статистически значимого направления у ложнооперированных птиц в условиях виртуального магнитного смещения.

4.2. Компоненты навигационной карты

Деклинация как один из компонентов магнитной карты мигрирующих птиц

Как показали наши исследования, тростниковые камышевки способны использовать магнитное поле для того, чтобы определить свое местоположение. Встает вопрос: какие из параметров магнитного поля птицы могут использовать для определения долготы и широты? Для широты можно использовать наклонение или напряженность, значения которых меняются при движении от полюса к экватору и обратно (рис. 20, 21). В свою очередь, эти два параметра магнитного поля могут образовывать бикоординатную сетку, которая может быть использована в качестве карты. Однако это справедливо не для всего земного шара, как было показано в одной из теоретических работ шведских исследователей (Boström et al., 2012): линии напряженности поля и линии наклонения образуют при пересечении углы более 30° в Сибири, Центральной Азии, южной Атлантике и на севере Индийского океана и практически параллельны друг другу в Западной Европе, Северной Америке и Австралии. Иными словами, навигационная карта, основанная на этих двух значениях магнитного поля, теоретически не может работать на территориях, характерных для миграций птиц. Поэтому наиболее вероятно, что напряженность и/или наклонение используются только для определения широты, в то время как единственным параметром магнитного поля, который изменяется вдоль оси «запад-восток» и может служить маркером долготы, является склонение (рис. 22). И для того, чтобы использовать склонения для определения долготы птицам не нужен отдельный магниторецепторный орган, потому что для этого необходим только магнитный компас, расположенный в сетчатке глаза, и один из астрономических (звездный или солнечный). Однако до недавнего времени ни в лабораторных, ни в поведенческих экспериментах не была показана способность птиц определять склонение и использовать его для навигации. И для проверки гипотезы использования склонения для

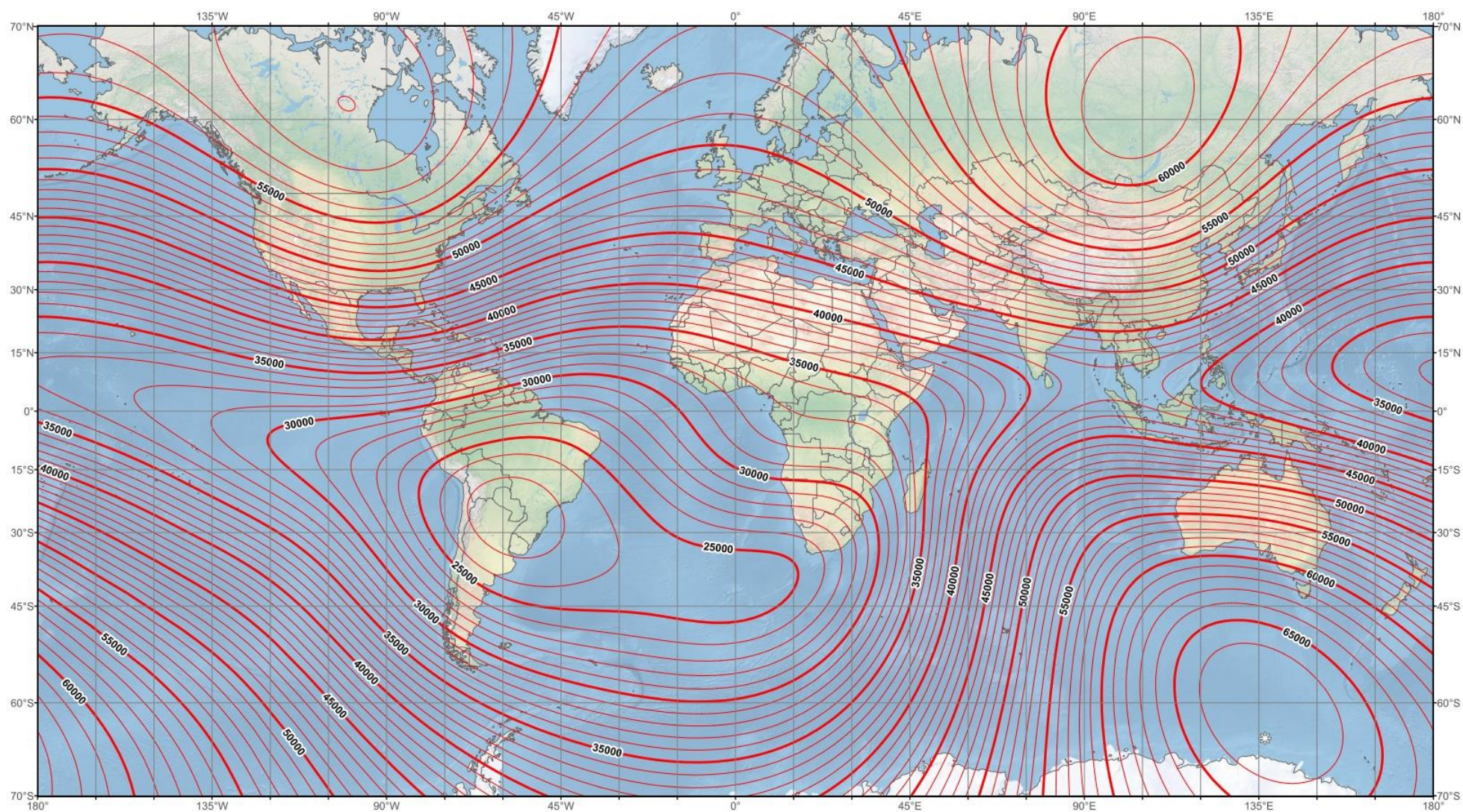


Рис. 20. Карта изолиний напряженности геомагнитного поля (изодинам).

Источник: http://ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/data/WMM2015/WMM2015_D_MERC.pdf

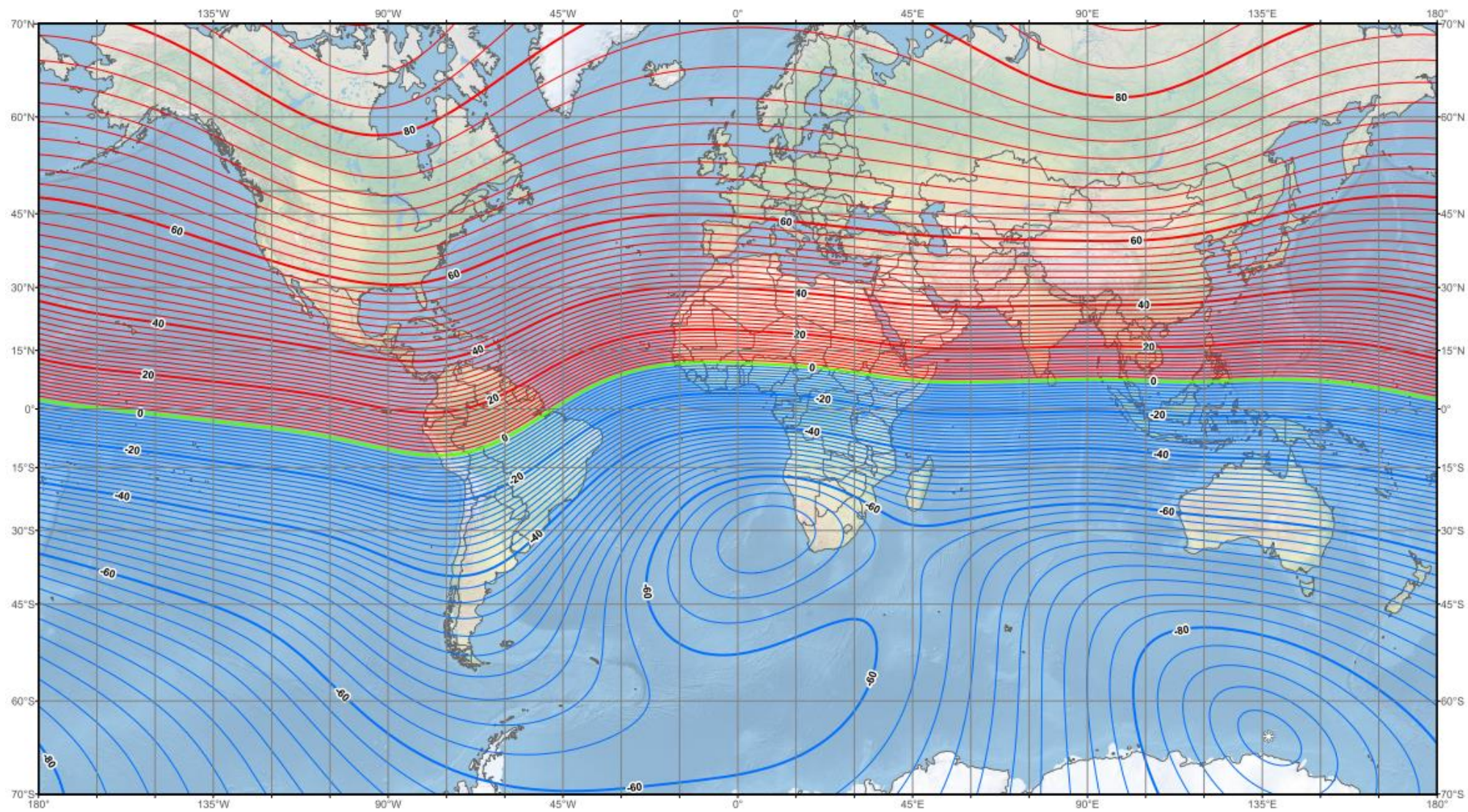


Рис. 21. Карта изолиний наклона (изоклин).

Источник: http://ngdc.noaa.1111gov/geomag/WMM/data/WMM2015/WMM2015_I_MERC.pdf

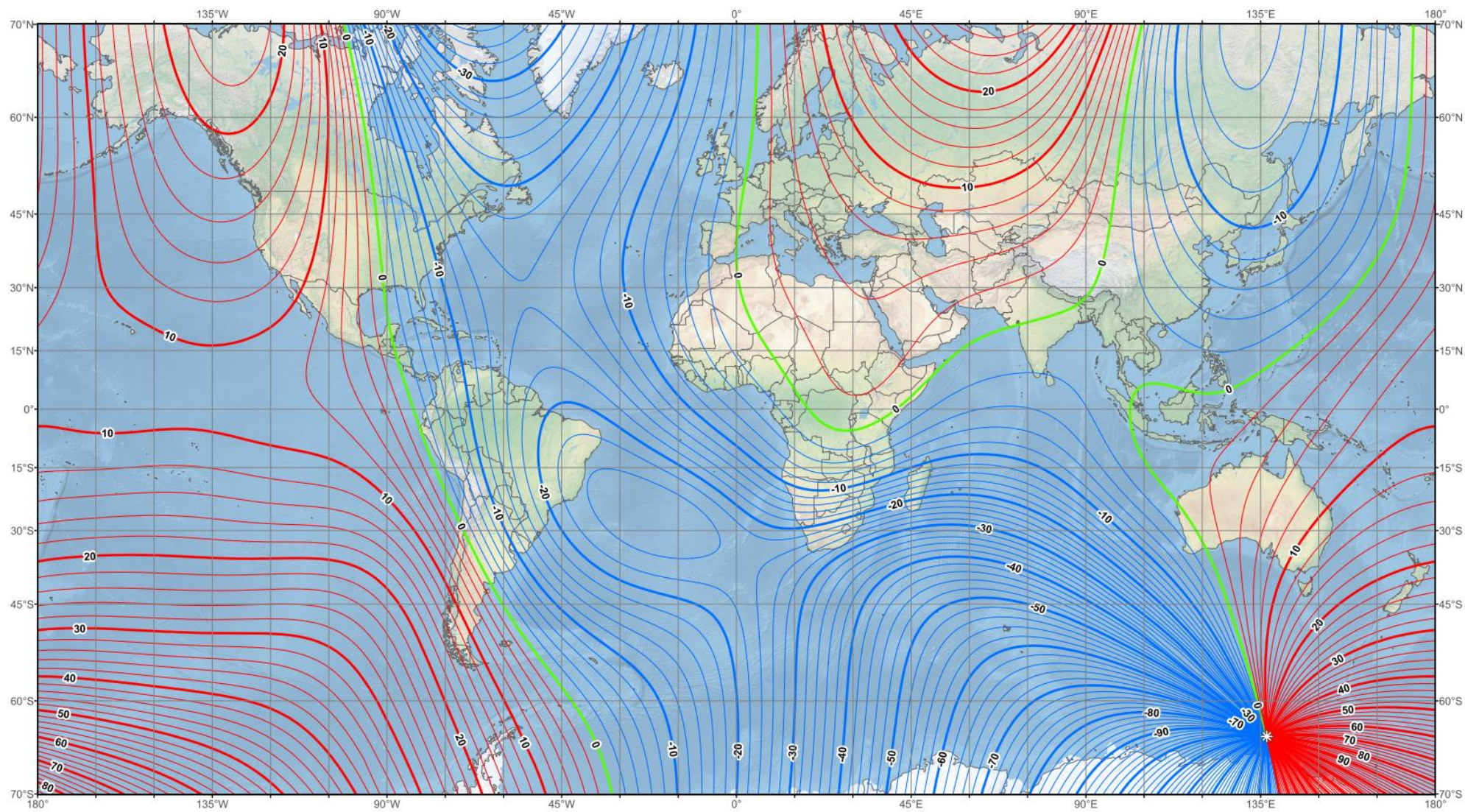


Рис. 22. Карта изолиний склонения геомагнитного поля.

Источник: http://ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/data/WMM2015/WMM2015_D_MERC.pdf

определения долготы были проведены эксперименты по виртуальному магнитному смещению камышевок, в которых происходила манипуляция только с склонением.

4.2.1. Материалы и методы

Место проведения и сроки

Эксперименты по изучению способности птиц использовать склонение при навигации были выполнены во время осенней миграции на Биологической станции «Рыбачий» с начала августа по конец октября в 2014-2015 гг.

Экспериментальные птицы

В качестве модельных видов были выбраны как молодые (неопытные), так и взрослые (имеющие опыт миграций) особи тростниковой камышевки (молодые – 25 особей, взрослые - 15) и зарянки (молодые – 14, взрослые - 14). Зарянка – мигрант на ближние и средние дистанции, зимующий на юге Европы, в Средиземноморье (Cramp, 1988). В отловах мигрирующих птиц на Куршской косе это преобладающий вид среди ночных мигрантов.

Экспериментальные процедуры

Птиц тестировали в двух экспериментальных условиях: контроль и виртуальное магнитное смещение. В контрольных условиях птицы имели доступ ко всем астрономическим ориентирам и естественному магнитному полю Куршской косы (напряженность 50100 нТл, склонение + 5,5°, наклонение 70°). При проведении контрольных опытов птиц тестировали в магнитном поле Куршской косы при включенных кольцах. После получения значимого контрольного направления от контрольной группы птиц помещали в индивидуальные клетки, расположенные внутри магнитных колец (см описание [выше](#)), которые использовались для имитации физического смещения на запад. В экспериментальных условиях молодых и взрослых тростниковых камышевок и зарянок тестировали в магнитном поле, характерном для города Данди в северной Шотландии (напряженность 50100 нТл, склонение -3,5°, наклонение 70°). Протокол проведения ориентационных экспериментов аналогичен вышеописанному в первом этапе

экспериментов по изучению природы магнитной карты (см. [Материалы и методы](#) в разделе 4.1. Природа навигационной карты и ее связь с тройничным нервом).

Общее количество проведенных тестов для тростниковых камышевок в контрольных условиях: 62 (2013 г.), 120 (2014 г.) и 111 (2015 г.); при виртуальном магнитном смещении: 75 (2013 г.), 81 (2014 г.) и 83 (2015 г.). Общее количество проведенных тестов зарянок в контрольных условиях: 105 (2014-2015 гг.); при виртуальном магнитном смещении: 114 (2014-2015 гг.).

4.2.2. Результаты и обсуждение

В осенних опытах по виртуальному магнитному смещению молодых и взрослых тростниковых камышевок и зарянок на запад, в окрестности города Данди в Шотландии, удалось показать, что взрослые тростниковые камышевки реагируют на виртуальное смещение аналогично тому, что было показано в обсуждаемых выше весенних опытах. Взрослые и молодые тростниковые камышевки в поле Куршской косы (контрольные условия) ориентируются во время осенней миграции в характерном для данного вида юго-западном направлении (взрослые: $\alpha = 248^\circ$, $r = 0.59$, $n = 15$, $p = 0.004$, 95%-ый доверительный интервал равен 216° – 279° , рис. 23, А; молодые: $\alpha = 233^\circ$, $r = 0.6$, $n = 25$, $p < 0.001$, 95%-ый доверительный интервал равен 210° – 256° , рис. 23, В). При имитации магнитного поля северной Шотландии взрослые птицы изменили направление с юго-западного на юго-восточное ($\alpha = 105^\circ$, $r = 0.51$, $n = 15$, $p = 0.017$, 95%-ый доверительный интервал равен 65° – 144° ; рис. 23, Б). Доверительные интервалы (95%-ый и 99%-ый) в контрольных условиях и при виртуальном смещении не перекрываются. Эти два направления статистически отличаются друг от друга (критерий Мардья-Уотсон-Уиллера: $W = 13.7$, $p = 0.001$). Молодые камышевки в поле северной Шотландии были дезориентированы ($\alpha = 87^\circ$, $r = 0.036$, $n = 25$, $p = 0.97$; рис. 23, В).

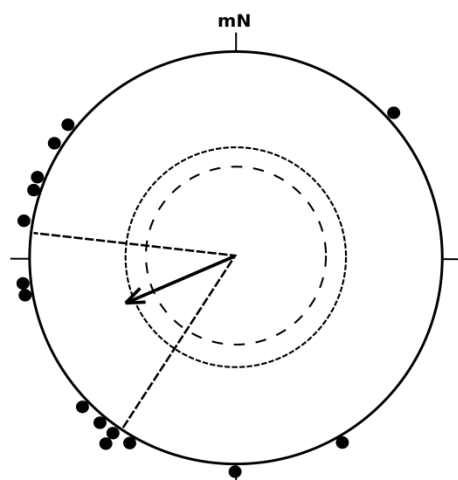
При виртуальном магнитном смещении зарянок в окрестности города Данди в северной Шотландии наблюдалась иная картина: взрослые особи, которые в поле Куршской косы ориентировались в западном направлении ($\alpha = 280^\circ$, $r = 0.67$, $n = 14$, $p < 0.001$, 95%-ый доверительный интервал 252° – 308° ; рис. 24, А), в измененном магнитном поле продолжали ориентироваться в аналогичном направлении ($\alpha = 269^\circ$, $r = 0.54$, $n = 14$, $p = 0.014$, 95%-ый

доверительный интервал равен 232° – 307° ; рис. 24, Б). Эти два направления статистически не различаются (критерий Мардия-Уотсона-Уиллера: $W = 0.59$, $p = 0.75$), при этом перекрываются не только 95%-ые, но и 99%-ые доверительные интервалы (99% CI для поля Куршской косы равен 249° – 322° , для поля северной Шотландии 217° – 315°). Молодые зарянки в поле Куршской косы и поле, имитирующем магнитное поле северной Шотландии, ориентировались в юго-западном направлении (поле Куршской косы: $\alpha = 242^{\circ}$, $r = 0.68$, $n = 14$, $p < 0.001$, 95%-ый доверительный интервал равен 215° – 270° , рис. 24, В; поле Шотландии: $\alpha = 233^{\circ}$, $r = 0.52$, $n = 14$, $p = 0.02$, 95%-ый доверительный интервал равен 193° – 273° , рис. 24, Г). Направления, показанные зарянками в конусах Эмлена в контрольных условиях, соотносятся с данными кольцевания ($\alpha = 237^{\circ}$, $r = 0.89$, $n = 21$, $p < 0.001$, 95%-ый доверительный интервал равен 225° – 247° ; Bolshakov et al., 2001 и неопубликованные данные кольцевания на Биологической станции «Рыбачий») Аналогично тому, что было показано взрослыми зарянками, ориентация молодых особей в поле Куршской косы и в поле северной Шотландии статистически не различаются (тест Мардия-Уотсона-Уиллера: $W = 0.32$, $p = 0.85$), перекрываются 95%-ые и 99%-ые доверительные интервалы (99% CI для поля Куршской косы равен 212° – 284° , для поля северной Шотландии 178° – 203°)).

В отличие от весенних опытов, когда при имитации физического смещения в Подмосковье происходило изменение всех трех параметров магнитного поля, магнитное поле выбранного места в северной Шотландии отличалось от поля Куршской косы только по значениям одного параметра, склонения (Куршская коса: $+5,5^{\circ}$; северная Шотландия: -3°). Таким образом, данное виртуальное магнитное смещение технически было аналогично повороту магнитной стрелки на $8,5^{\circ}$ против часовой стрелки. В результате были получены первые доказательства, что птицы способны использовать значения склонения для определения долготы при долготном смещении: взрослые тростниковые камышевки в поле Шотландии изменили свою ориентацию по сравнению с контрольными условиями (магнитное поле Куршской косы) с юго-западного, характерного для данного вида во время осенней миграции по данным кольцевания, на юго-восточную, компенсировав смещение. В противном случае мы бы наблюдали изменение направления согласно повороту на $8,5^{\circ}$, что в конусах Эмлена ввиду сильного разброса получаемых данных не было бы заметно, и птицы в поле Куршской косы и северной Шотландии

п. Рыбачий (Куршская коса, Россия)

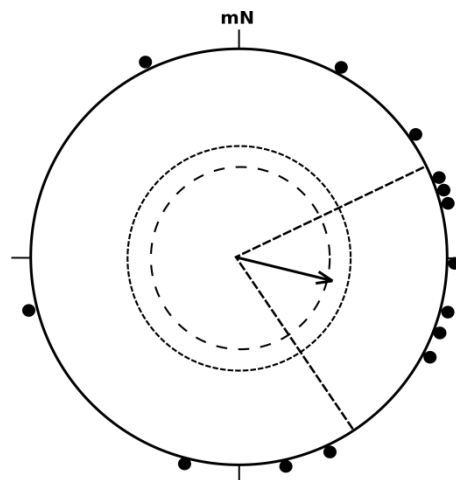
А



$\alpha = 248^\circ$, $r = 0.59$, $n = 15$,
 $p = 0.004$, 95%-ый CI = 216° – 279°

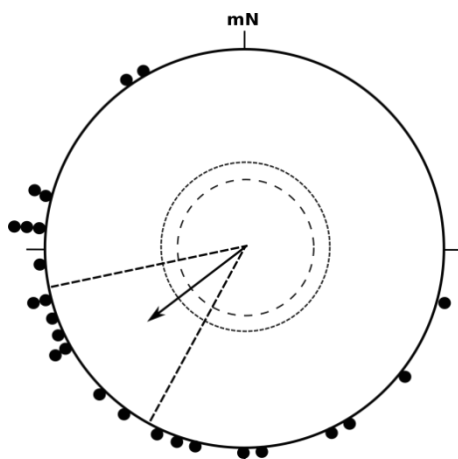
г. Данди (северная Шотландия)

Б



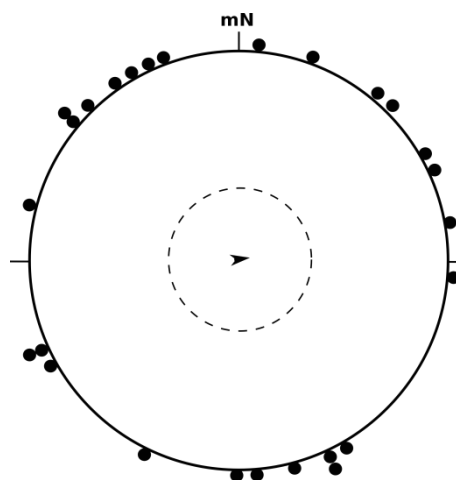
$\alpha = 105^\circ$, $r = 0.51$, $n = 15$,
 $p = 0.017$, 95%-ый CI = 65° – 144°

В



$\alpha = 233^\circ$, $r = 0.60$, $n = 25$,
 $p < 0.001$, 95%-ый CI = 210° – 256°

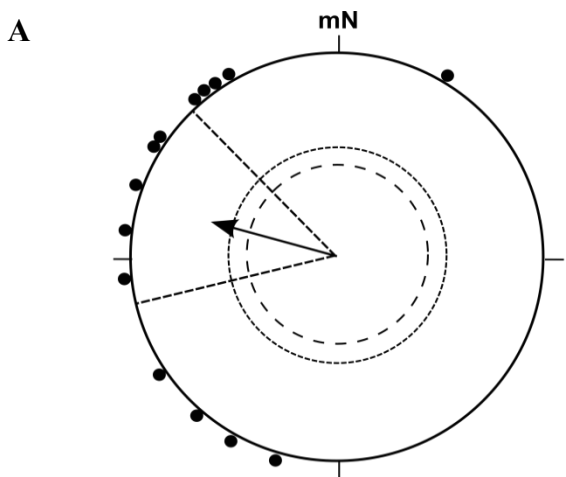
Г



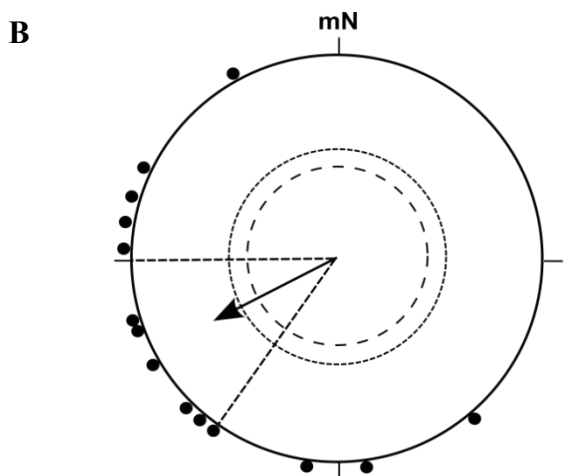
$\alpha = 87^\circ$, $r = 0.036$, $n = 25$, $z = 0.97$

Рис. 23. Ориентация взрослых (А, Б) и молодых (В, Г) тростниковых камышевок в магнитном поле Куршской косы (Калининградская область, Россия) и поле, имитирующем магнитное поле в окрестностях города Данди в северной Шотландии (Великобритания). Черные кружки обозначают ориентацию каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги показывают соответственно 5%-ый и 1%-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии ограничивают 95%-ый доверительный интервал. α – среднее направление группы, r – длина среднего вектора, n – количество птиц в группе, p – уровень значимости по тесту Рейли, 95% CI – 95%-ый доверительный интервал, mN – направление на магнитный север.

п. Рыбачий (Куршская коса, Россия)

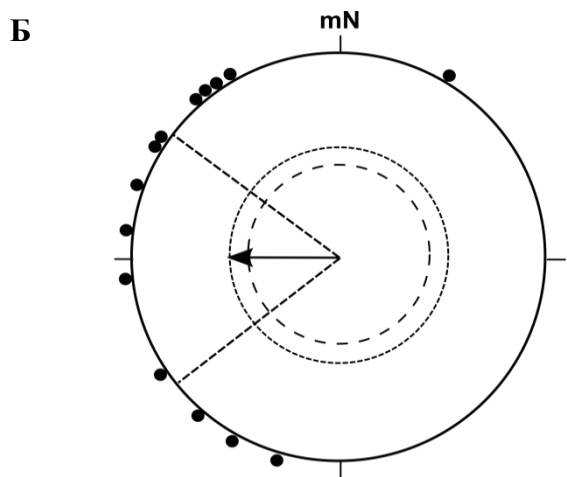


$\alpha = 280^\circ$, $r = 0.67$, $n = 14$,
 $p < 0.001$, 95%-ый CI = 252° – 308°

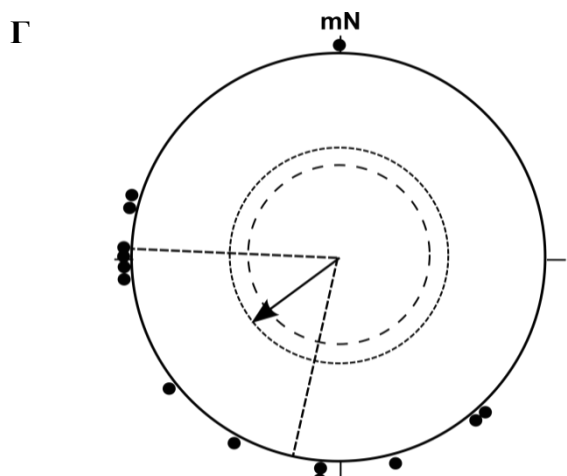


$\alpha = 242^\circ$, $r = 0.68$, $n = 14$,
 $p < 0.001$, 95%-ый CI = 215° – 270°

г. Данди (северная Шотландия)



$\alpha = 269^\circ$, $r = 0.54$, $n = 14$,
 $p = 0.014$, 95%-ый CI = 232° – 307°



$\alpha = 233^\circ$, $r = 0.52$, $n = 14$,
 $p = 0.02$, 95%-ый CI = 193° – 273°

Рис. 24. Ориентация взрослых (А, Б) и молодых (В, Г) зарянок в магнитном поле Куршской косы (Калининградская область, Россия) и поле, имитирующем магнитное поле в окрестностях города Данди в северной Шотландии (Великобритания). Черные кружки обозначают ориентацию каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги показывают соответственно 5%-ый и 1%-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии ограничивают 95%-ый доверительный интервал. α – среднее направление группы, r – длина среднего вектора, n – количество птиц в группе, p – уровень значимости по тесту Рейли, 95% CI – 95%-ый доверительный интервал, mN – направление на магнитный север.

ориентировались бы одинаково (в юго-западном направлении). Взрослые зарянки на виртуальное магнитное смещение отреагировали иным образом: они продолжали ориентироваться в западном направлении, аналогично тому, что было показано ими в контрольных тестах в поле Куршской косы. Различия в полученных результатах между камышевками и зарянками может быть связано с тем, что у дальних и ближних мигрантов может по-разному работает навигационная карта и основана она на разных принципах.

Известно, что молодые неопытные птицы во время своей первой миграции не имеют полностью сформированной навигационной карты (Perdeck, 1958). Согласно классическим представлениям, молодые птицы достигают мест зимовки, используя поведенческую программу, по которой молодая особь должна лететь определенное время в определенном направлении, чтобы достигнуть популяционно-специфических мест зимовки - концепция «часов и компаса». Поэтому при виртуальном магнитном смещении они не должны изменить направление своей ориентации по сравнению с контрольными условиями, что мы и видим на примере молодых зарянок (24, В, Г). Однако молодые тростниковые славки оказались дезориентированными в этих условиях (рис. 23, В, Г). Это может быть связано с тем, что у птиц с разной стратегией миграции (ближние и дальние мигранты) по-разному работает генетическая программа, которая позволяет им достигнуть во время первой в их жизни миграции популяционно-специфических районов зимовки. Можно предположить, на основании данных ранее упоминавшихся опытов по изменению жировых запасов у птиц при содержании в магнитном поле, характерном для мест перед географическими барьерами (Fransson et al., 2001, Kullberg et al., 2003), что кроме данных реперных магнитных точек, контролирующих у птиц физиологическое состояние во время миграции, может существовать контроль прохождения молодой птицей миграционного пути. Иными словами, в концепции «часов и компаса» у молодых дальних мигрантов может существовать третий элемент, который по генетически запрограммированным реперным магнитным точкам контролирует положение птицы на миграционной трассе. И если вдруг в этой программе происходит сбой ввиду несовпадения значений реальных параметров магнитного поля в определенный период с теми, что заложены в этой программе, то это приводит к дезориентации птиц.

Нам удалось выяснить некоторые особенности навигационной карты мигрирующих птиц. Во-первых, полученные данные позволяют утверждать, у дальних мигрантов, а именно у тростниковой камышевки, навигационная карта является магнитно-

астрономической, и для определения долготы они используют один параметр магнитного поля, склонение. В дальнейшем необходимо проведение дополнительных экспериментов по виртуальному магнитному смещению на других видах дальних и ближних мигрантов. В свою очередь, результаты наших экспериментов не противоречат данным экспериментов в пользу ольфакторной навигации (Wallraff et al., 1995; Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009, 2011, 2013). Во-вторых, результаты весенних экспериментов по виртуальному магнитному смещению и пересечению глазничной ветви тройничного нерва вместе с данными нейробиологических исследований (Heyers et al., 2010; Wu, Dickman, 2011; Lefeldt et al., 2014) указывают на то, что по данной ветви передается информация о параметрах магнитного поля, которая используется в работе магнитной карты, и данная ветвь, скорее всего, связана с гипотетическим магниторецептором на основе намагниченных частиц в надклювье птиц. Однако структура и точное местоположение магниторецептора, что до недавнего времени считалось известным (Fleissner et al., 2003, 2007; Falkenberg et al., 2010; Treiber et al., 2012), требует дальнейшего изучения.

V. Механизм работы магнитного компаса птиц

5.1. Влияние слабых осциллирующих магнитных полей на работу магнитного компаса

Согласно предложенной Г. Крамером концепции «карты и компаса», вторым «шагом» после определения своего местоположения на этапе «карты» является определение направления к цели относительно сторон света и поддержание его во время полета – этап «компаса». И если природа навигационной карты и принцип её работы до сих пор вызывает бурные дискуссии, о чем мы писали выше, то о компасных системах мигрирующих птиц, особенно о магнитном компасе, известно многое. Однако, несмотря на то, что изучением магнитного компаса и его взаимоотношений с другими компасными системами активно занимаются в различных лабораториях во многих странах мира последние 20-30 лет, не до конца понятны механизмы, лежащие в основе работы магнитного компаса. В главе «Магнитный компас мигрирующих птиц» раздела Обзор литературы была описана одна из [моделей](#), которая описывает механизм его работы – модель бирадикальных реакций. Эта модель имеет множество косвенных доказательств (Кишкинев, Чернецов, 2014). Нарушение ориентации птиц при воздействии слабого осциллирующего поля считается диагностическим методом, подтверждающим эту модель. Хотя данная теоретическая модель объясняет такие свойства магнитного компаса, как его инклинационность, светозависимость (птицы перестают ориентироваться при желтом и красном свете, а также в полной темноте), именно факт влияния слабых осциллирующих полей не позволяет принять эту модель в том виде, в котором она существует в данный момент. Рассмотрим этот момент поподробнее: нарушение ориентации зарянок в опытах группы немецких исследователей под влиянием широкополосного (с частотой от 0,1 до 10 МГц, см. табл. 1) осциллирующего поля с амплитудой 85 нТл (Ritz et al., 2004) может иметь место только, если время жизни радикальной пары составляет не менее 1 с (Kavokin, 2009). Что расходится с данными о жизни радикальных пар, колеблющимися от 10^{-9} до 10^{-2} с (Adair, 1999; Cintolesi et al., 2003; Liedvogel et al., 2007b). Кроме этого, магнитное поле, которое создается в самом атоме (напряженность которого равна 30 мкТ

Таблица 1. Эффект воздействия слабого осциллирующего поля с различными параметрами частоты и амплитуды на способность птиц ориентироваться при помощи магнитного поля.

* - резонансная Ларморова частота, * - при напряженности магнитного поля, в два раза большей, чем естественное поле (в данном случае 92 000 нТл)

с	Параметры осциллирующего поля		Наблюдаемый эффект	Источник
	Частота, МГц	Амплитуда, нТл		
Зарянка (<i>Erithacus rubecula</i>)	1,315*	480	Нарушение ориентации	Thalau et al., 2005
	0,01 и 0,03	480	Отсутствие нарушения	Ritz et al., 2009
	0,1 - 7	480	Нарушение ориентации	Ritz et al., 2009
	1,315*	15,48	Нарушение ориентации	Ritz et al., 2009
	1,315*	5, 150*, 48*	Отсутствие нарушения	Ritz et al., 2009
	2,63 и 0,65	150	Отсутствие нарушения	Ritz et al., 2009
	2,63	5*, 15, 48	Отсутствие нарушения	Ritz et al., 2009
	2,63	15*, 48**	Нарушение ориентации	Ritz et al., 2009
Зебровая амадина (<i>Taeniopygia guttata</i>)	1, 156	470	Нарушение ориентации	Keary et al, 2009
Садовая славка (<i>Sylvia borin</i>)	1,403*	190	Нарушение ориентации	Kavokin et al, 2014

согласно теоретическим расчетам; Kavokin, 2009), в среднем на два порядка сильнее, чем напряженность осциллирующего магнитного поля, применявшегося в опытах на зарянках (например, 85 нТл в упоминавшейся выше работе Ритца и его соавторов, см. табл. 1). Теоретически, влияние магнитного поля от находящихся вокруг радикальной пары атомов на триплет-синглетную трансформацию в паре оказывается сильнее, чем внешнего осциллирующего магнитного поля. Поэтому модель бирадикальных реакций, состоящая только из двух радикалов, находящихся в жидкой среде при высоких температурах (если брать во внимание температуру тела птицы), не способна, по мнению некоторых физиков (Kavokin, 2009), объяснить эффект влияния столь слабых осциллирующих полей на способность птиц ориентироваться на основании информации, получаемой от магнитного компаса. Все работы, подтверждающие наличие данного эффекта на мигрирующих птиц, были проведены в одной лаборатории на одном виде, поэтому для независимого подтверждения или опровержения этого факта были проведены опыты, но на другом виде (садовой славке) и в другой миграционный сезон (осень вместо весны).

5.2. Материалы и методы

Место проведения и сроки

Эксперименты проводились на базе Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН во время осенней миграции (с начала августа по конец сентября) в 2013-2015 гг.

Экспериментальные птицы

В качестве модельного вида была выбрана садовая славка ($n=19$ в 2013 г, $n=22$ в 2014 г и $n = 16$ в 2015 г), дальний ночной мигрант, распространенный в Европе и Западной Сибири и зимующий в тропической и южной Африке между 10° с.ш. и 30° ю.ш. (Moreau, 1972; Mullarney, Svensson, 2009). Данный вид является модельным объектом в ряде исследований по изучению ориентации и навигации воробьиных мигрантов (Gwinner, Wiltschko, 1978; Mouritsen et al., 2004). Садовая славка многочисленна в это время года, и ранее на биостанции уже проводили ориентационные эксперименты на этом виде (Pakhomov, Chernetsov, 2014). Птицы были отловлены при помощи паутинных сетей. Садовых славок содержали в наружной вольере (при естественном фотопериоде и с

доступом ко всем астроориентирам) в индивидуальных клетках (50 x 40 x 40 см) и кормили личинками мучного хруща *ad libitum* с добавлением витаминов в воду.

Экспериментальные процедуры

Эксперимент был разбит на два этапа: контрольные тест и этап воздействия слабого осциллирующего магнитного поля. Все ориентационные тесты проводились в течение 40 мин после окончания навигационных сумерек в конусах Эмлена (когда исчезали все признаки солнца, для предотвращения регистрации активности, не связанной с ориентационной). Анализ ориентации аналогичен тому, что был описан выше в разделе «Физическая и сенсорная основа навигационной карты». Каждая птица тестировалась в каждом этапе от 3 до 5 раз, в анализ были включены только те птицы, которые показали минимум 2 направления, которые отличались от кругового распределения согласно тесту Рейли с 5%-ым уровнем значимости. Дезориентированные или неактивные птицы (< 40 царапин в течение одного теста) были исключены из дальнейшего анализа.

I этап: контрольные тесты

Во время этого этапа птиц тестировали в естественном магнитном поле в клетках, закрытых сверху плексигласовым стеклом для предотвращения доступа к астрономическим ориентирам (звездам). Общее количество проведенных тестов в контрольных условиях: 222 (2013 г.), 299 (2014 г.) и 263 (2015 г.).

II этап: тесты в условиях воздействия слабых осциллирующих полей

Птиц, показавших в предыдущем этапе как минимум 2 направления при значимом среднем направлении всей контрольной группы, затем тестировали в условиях воздействия слабого осциллирующего поля. Для создания осциллирующего магнитного поля частотой 1,403 МГц (что является резонансной частотой к Ларморовой частоте прецессии магнитного момента свободного электрона в магнитном поле напряженностью 50100 нТл) и силой 190 нТл (в 2013 году), 7 и 20 нТл (в 2014 году), 1 и 7 нТл (в 2015 г) использовали кольца диаметром 0,75 м с намотанным на него коаксиальным кабелем (2x2,5мм, 50 Ом), соединенный с генератором высокочастотных сигналов Г4-158. Ларморова частота рассчитывается по формуле $f_L = \gamma_e B$, где B – напряженность магнитного поля, а γ_e – гиромагнитное соотношение, равное ≈ 28 Гц/нТл. Генератор находился в 25 м от места проведения ориентационных экспериментов для уменьшения воздействия шума при его

работе на поведение птиц. Параметры осциллирующего поля проверялись до и после ориентационных экспериментов при помощи цифрового осциллографа SDS 200A (SoftDSP, Южная Корея), соединенного с компьютером. Клетки Эмлена помещали в центр кольца, которое располагалось под углом 30° к горизонтальной поверхности для того, чтобы угол между силовыми линиями естественного магнитного поля и плоскостью осциллирующего поля был близок к 90° . Это необходимо для более эффективного воздействия осциллирующего поля на способность спина электрона менять свое направление. Изменения выставленной напряженности осциллирующего магнитного поля в пределах пространства, занимаемой клеткой Эмлена, не превышали 10% (рассчитано для кольца диаметром 1 м при помощи программы Rectangular Coil «Лаборатории независимых исследований»).

Общее количество проведенных тестов в условиях воздействия осциллирующих магнитных полей: 86 (2013 г.), 157 (2014 г.) и 183 (2015 г.).

5.3. Результаты и обсуждение

Садовые славки в условиях отсутствия воздействия слабого осциллирующего поля во время осенней миграции ориентировались в юго-западном миграционном направлении в 2013 году ($\alpha = 253^\circ$, $n = 19$, $r = 0.81$, $p \ll 0.001$; 95%-ый доверительный интервал CI равен 231° – 264° ; рис. 25, А; Kavokin et al., 2014), в 2014 году ($\alpha = 190^\circ$, $n = 22$, $r = 0.39$, $p = 0.033$, 95%-ый доверительный интервал CI равен 140° – 231° ; рис. 25, В) и в 2015 году ($\alpha = 206^\circ$, $n = 16$, $r = 0.45$, $p = 0.033$, 95%-ый доверительный интервал CI равен 164° – 247° ; рис. 25, Е). Направления, показанные садовыми славками в конусах Эмлена в контрольных условиях, соотносятся с данными кольцевания ($\alpha = 212^\circ$, $n = 8$, $r = 0.96$, $p \ll 0.01$; 95%-ый доверительный интервал CI равен 198° – 227° ; Bolshakov et al., 2001 и неопубликованные данные Биологической станции «Рыбачий») и данными экспериментов, проведенных ранее на данном виде в конусах Эмлена ($\alpha = 256^\circ$, $n = 31$, $r = 0.43$, $p \ll 0.01$; 95%-ый доверительный интервал CI равен 224° – 288° ; Pakhomov, Chernetsov, 2014).

При воздействии слабых осциллирующих полей птицы при тестировании в поле с амплитудой 190 нТл в клеточных условиях оказываются дезориентированными ($\alpha = 236^\circ$, $n = 18$, $r = 0.22$, $p = 0.414$ рис. 25, Б), при этом разброс направлений в осциллирующем поле

значимо отличается от разброса направлений в контрольных условиях. При воздействии осциллирующего поля с силой в 1, 7 и 20 нТл была получена аналогичная картина: садовые славки были дезориентированы при тестировании в конусах Эмлена под молочным стеклом в 2014 году (20 нТл: $\alpha = 129^\circ$, $n = 13$, $r = 0.026$, $p = 0.992$, рис. 25, Г; 7 нТл: $\alpha = 256^\circ$, $n = 16$, $r = 0.056$, $p = 0.952$; рис. 25, Д) и в 2015 году (1 нТл: $\alpha = 71^\circ$, $n = 16$, $r = 0.3$, $p = 0.3$, рис. 26, Ё; 7 нТл: $\alpha = 191^\circ$, $n = 15$, $r = 0.3$, $p = 0.26$, рис. 25, Ж).

Наши результаты показали, что садовые славки, которые ориентируются в естественном магнитном поле под молочным стеклом, были дезориентированы при приложении осциллирующего поля с частотой 1,403 МГц, являющейся резонансной к частоте прецессии магнитного момента электрона во внешнем магнитном поле (так называемая Ларморова частота). Как мы видим, этот эффект сохраняется при различных амплитудах поля: 190 нТл в 2013 году, 7 и 20 нТл в опытах 2014 года, 1 и 7 нТл в 2015 году. В одной из работ немецких исследователей было показано, что зарянки при Ларморовой частоте в 1,315 МГц при естественной напряженности магнитного поля в 46000 нТ (Франкфурт-на-Майне, Германия) были дезориентированы при амплитуде осциллирующего поля от 150 до 15 нТл и сохраняли ориентацию при 5 нТл, при этом повышение или понижение этой частоты в 2 раза не приводили к дезориентации (Ritz et al., 2009). При увеличении напряженности внешнего магнитного поля в два раза (с 46000 до 92000 нТл) птицы продолжали ориентироваться в миграционном направлении при частоте осциллирующего поля в 1,315 МГц и 2,63 МГц (с амплитудой поля, равной 5 нТл) и теряли эту способность при частоте 2,63 МГц (при амплитуде поля 48 и 15 нТл, табл 1). По мнению авторов этой статьи, очень слабые осциллирующие поля (5 нТл и меньше) не способны влиять на выход бирадикальных реакций в глазу у птиц, в то время как экспериментах на садовой славке птицы продолжали показывать круговую ориентацию при очень низких значениях амплитуды – всего 1 и 7 нТл.

Таким образом, мы независимо подтвердили результаты ранее опубликованных работ (Ritz et al., 2004, 2009; Thalau et al., 2005), проведенных на ближнем мигранте (зарянка) во время весеннего миграционного сезона, на другом виде (садовая славка) с другой миграционной стратегией (дальний мигрант) во время осенней миграции. Это, во - первых, подтверждает наличие деструктивного воздействия слабых осциллирующих полей на способность птиц ориентироваться с использованием только магнитного компаса

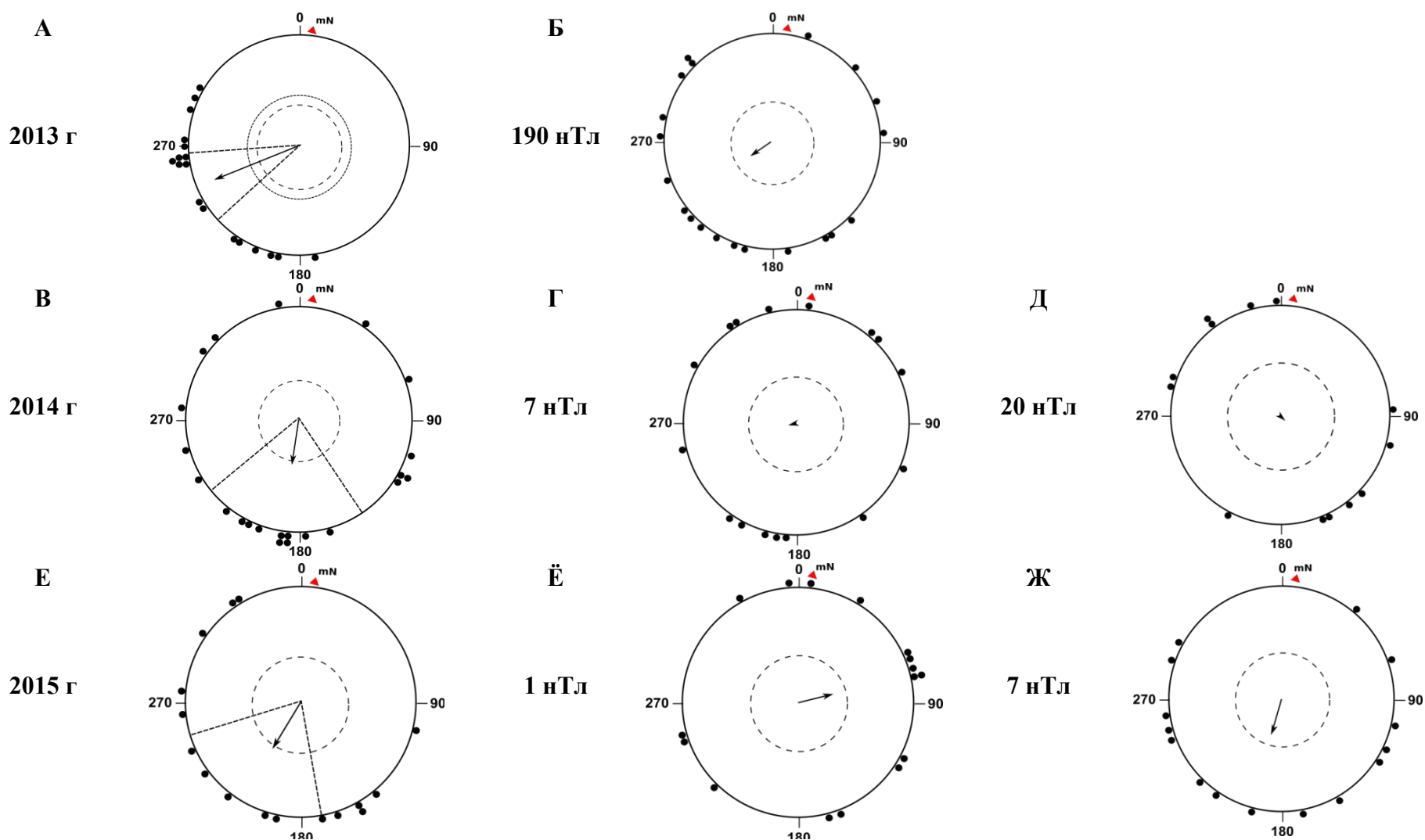


Рис. 25. Ориентация садовых славков в контрольных условиях (А, В и Г) и при воздействии осциллирующих полей частотой 1,403 МГц и амплитудой 1 нТл (Ё, 2014 год), 7 нТл (Г, 2014 год и Ж, 2015 год), 20 нТл (Д, 2014 год) и 190 нТл (Б, 2013 год). Черные кружки - среднее направление каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги - 5%-ый и 1%-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии - 95%-ый доверительный интервал, mN – направление на магнитный север, 0 – направление на географический север.

Во-вторых, это говорит об отсутствии различий в работе магнитного компаса птиц между дальними и ближними мигрантами. В-третьих, мы показали, что деструктивное воздействие осциллирующего поля на работу магнитного компаса наблюдается при более низких амплитудах, чем это было показано ранее на другом виде. На основании теоретических замечаний к рассматриваемой нами модели (Kavokin, 2009), что были приведены в начале этой главы, независимое подтверждение влияния осциллирующих полей на ориентацию птиц указывает, что модель бирадикальных реакций, в том виде, в котором она существует в данный момент, не способна объяснить данный эффект и нуждается в дальнейшей разработке.

VI. Положение магнитного компаса в иерархии компасных систем мигрирующих птиц

Как мы уже знаем, иерархия компасных систем во время миграций не имеет на данный момент четкой картины, в отличие от премиграционного периода, во время которого астрономические ориентиры доминируют над информацией от магнитного поля. Многие североамериканские виды во время миграций отдают предпочтение астрономическим компасам (Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006b, 2007, 2009), в то время как для европейских видов на данный момент трудно утверждать о доминировании определенной компасной системы. Частично это связано с малым количеством экспериментов, проведенных на разных видах. Поэтому в ходе выполнения данного проекта была проведена попытка выяснить положение магнитного компаса в иерархии компасных систем у дальних ночных мигрантов на примере садовой славки. Параллельно проводилась проверка гипотезы о наличии у мигрирующих птиц периода в вечерней и сумеречной активности, которая бы отражала калибровочную активность в природных условиях.

6.1. Материалы и методы

Место проведения и сроки

Эксперименты проводились на базе Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН во время осенней миграции (с начала августа по конец сентября 2010 – 2012 гг и 2014 г).

Экспериментальные птицы

В качестве модельного вида была выбрана садовая славка ($n = 52$ в 2010 г, $n = 44$ в 2011-2012 гг, $n = 12$ в 2014 г). Птиц содержали в наружной вольере (при естественном фотопериоде и с доступом ко всем астроориентирам) в индивидуальных клетках (50 x 40 x 40 см) и кормили личинками мучного хруща *ad libitum* с добавлением витаминов в воду.

Экспериментальные процедуры

1. Эксперименты по проверке гипотезы существования периода, в ходе которого происходит калибровка компасов (магнитного и астрономических; осень 2010-2012 гг.)

Все ориентационные эксперименты начинались за 20 мин до захода солнца. Садовых славков тестировали в двух условиях: контроль и в вертикальном магнитном поле с доступом к звездному небу и без него. Для создания искусственного вертикального магнитного поля (имеющего напряженность, аналогичную напряженности естественного магнитного поля, но напряженность по горизонтальным осям X и Y которого были близки к 0, что лишает птиц компасной информации от магнитного поля) были использованы магнитные кольца системы Гельмгольца (рис. 26), представляющие собой куб со стороной 1 м. Кольца были изготовлены Институтом земного магнетизма, ионосферы и распространения радиоволн им. Н. В. Пушкова (РАН, Санкт - Петербург). Кольца подобной конструкции создают однородное магнитное поле ($<1\%$ гетерогенности) в объеме $40 \times 40 \times 40$ см (Pakhomov, Chernetsov, 2014; размеры однородной зоны для данного типа магнитных колец рассчитываются согласно формуле $\pm 0.33d \times \pm 0.33d \times \pm 0.33d$, где d – длина стороны катушки; подробнее см.: Mouritsen, 2013). Для питания магнитных колец был использован автомобильный аккумулятор (номинальное напряжение 12 В). В контрольных условиях птицы имели доступ ко всем астроориентирам (солнце и звезды) и естественному магнитному полю. Птицы из экспериментальной группы, которых тестировали в вертикальном магнитном поле (напряженность 50100 нТл, наклонение 90°), были разделены на две подгруппы: первая подгруппа в течение всего эксперимента имела доступ к информации от звездного неба. Магнитное кольцо с помещенными в него клетками Эмлена с птицами из второй подгруппы через 40 минут после заката закрывалось полиэтиленовой пленкой для имитации облачности. В конце навигационных сумерек выключали магнитные кольца и птиц тестировали в естественном магнитном поле ещё в течение 2 часов. После окончания каждого теста птиц выпускали на волю.

При анализе ориентации не использовался ранее описанный метод по подсчету царапин, оставленных птицами на пленке с побелкой. Ввиду того, что целью эксперимента было получение временной развертки активности птицы в клетке Эмлена в течение всего опыта, с последующим его разбиением на временные периоды и анализом ориентации в эти периоды, классический метод анализа ориентации был неприменим, поэтому было решено проводить видеозапись. Для этого над каждой клеткой была установлена черно-белая инфракрасная камера SK-2020/SO (Sunkwang Electronics CO., LTD, Корея), сигнал от которой передавался на 8-канальный MPEG-4 видеорегистратор KPSec KPD608 (AV-Tech Corporation, Тайвань). Полученный видеоматериал обрабатывали следующим способом: в течение каждого 5-минутного интервала отмечали наличие или отсутствие 4 типов активности (прыжки, вспархивания, ползание по сетке и мотание головой). Для прыжков и вспархиваний определялось направление по 8 секторам

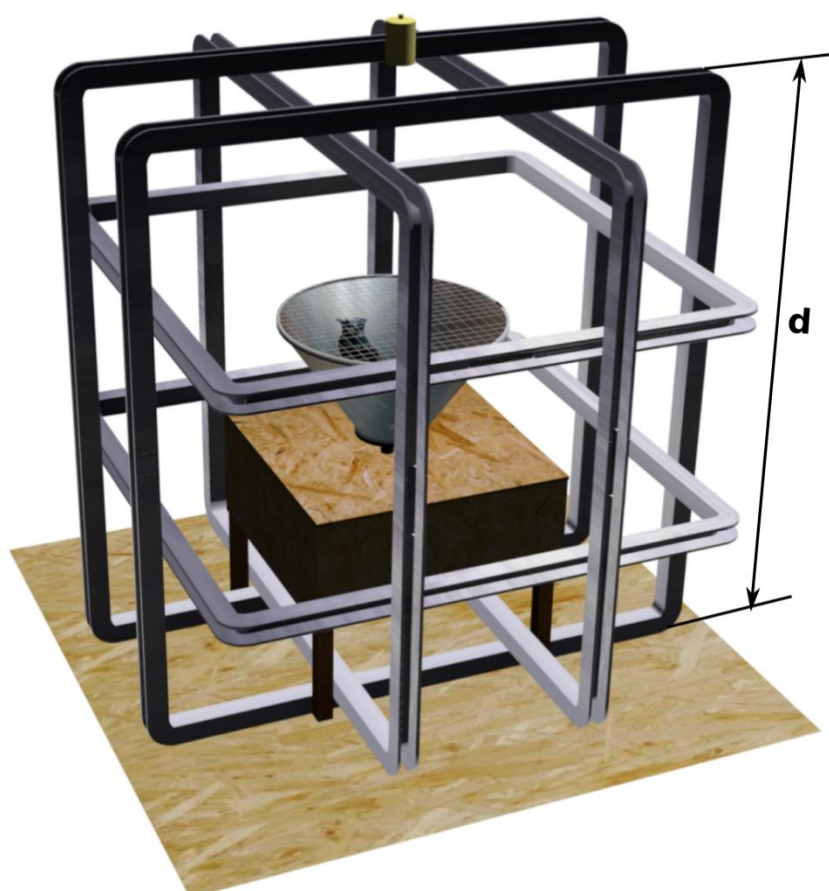


Рис. 26. Магнитные кольца системы Гельмгольца и его макет (с схемой расположения конусов Эмлена с птицами во время ориентационных экспериментов). d – длина стороны, равная 1 м.

по 45° каждый для птиц из контрольной группы и 16 секторам по 22,5° для птиц из экспериментальной группы. Неактивные садовые славки, которые показали < 40 прыжков и/или вспархиваний, а также дезориентированные птицы согласно тесту Рейли с 5%-ым уровнем значимости были исключены из дальнейшего анализа.

Эксперименты по конфликту компасов (осень 2014 г.)

Все ориентационные эксперименты начинались за 20 мин до захода солнца. Садовых славков тестировали от 3 до 5 раз в двух условиях: контроль и конфликт компасов. При конфликте компасов птиц помещали в клетки Эмлена, которые были установлены внутри магнитных колец системы Гельмгольца. Для питания магнитных колец был использован автомобильный аккумулятор (номинальное напряжение 12 В). При помощи магнитных колец проводился поворот горизонтальной составляющей магнитного поля на 120° по часовой стрелке, в результате чего магнитный север был расположен на юго-востоке, на 120°. Таким образом, создавалась конфликтная ситуация, когда магнитный компас птиц предоставлял птице ложную информацию о сторонах света, а солнечный – правдивую. Птицы в условиях конфликта компасов находились в промежутке от 20 мин до заката и до окончания навигационных сумерек, когда исчезали все признаки солнца (что исключало возможность перекалибровки птицами своих компасов после отключения искусственного магнитного поля). После окончания навигационных сумерек выключали магнитные кольца, и птицы снова оказывались в естественном магнитном поле. В контрольных условиях клетки Эмлена с птицами помещали в деревянные макеты магнитных колец для имитации ограничения видимости неба, аналогично тому, что птицы видели в магнитных кольцах. После окончания навигационных сумерек птиц тестировали ещё в течение 2 часов.

Для анализа ориентации использовали методику, аналогичную описанной в предыдущем разделе, за небольшим исключением. Регистрация активности в клетках Эмлена проводилась при помощи инфракрасных видеокамер, однако для анализа ориентации использовали специализированную программу BirdOriTrack (Muheim et al., 2014).

Общее количество проведенных тестов в контрольных условиях равно 40 в условиях конфликта компасов – 45.

6.2. Результаты и обсуждение

Доминирование информации от магнитного поля при определении направления миграции у садовой славки во время осенней миграции

Результаты экспериментов по конфликту компасов говорят о том, что у садовых славок не происходит калибровка магнитного компаса по астрономическим. В контрольных условиях, когда птицы имели доступ к естественным ориентирам и геомагнитному полю, садовые славки ориентировались в юго-западном миграционном направлении ($\alpha = 238^\circ$, $n = 10$, $r = 0.73$, $p = 0.003$; 95%-ый доверительный интервал CI равен $205\text{--}271^\circ$; рис. 27, А). Направление, показанное славками в этих опытах, сходно с направлением, ранее показанном на садовыми славками в клеточных условиях (Pakhomov, Chernetsov, 2014) и соответствует данным кольцевания (Bolshakov et al., 2001). После экспозиции в конфликтных условиях садовые славки ориентировались в западно-северо-западном направлении ($\alpha = 288^\circ$, $n = 11$, $r = 0.54$, $p = 0.03$; рис. 27, Б), а не повернули на 120 градусов против часов стрелки на юго-восток, если бы калибровали свой магнитный компас по солнечному. Однако то направление, которое птицы показали после конфликта компасов, отличается от типичного осеннего миграционного направления на юго-запад. Несмотря на это, критерий Марджия-Уотсона-Уилера указывает на отсутствие статистически значимых различий между ориентацией птиц в контрольных и экспериментальных (после конфликта компасов) условиях ($W = 6,193$, $p = 0,05$).

Ориентация птиц после конфликта компасов в нехарактерном для данного вида

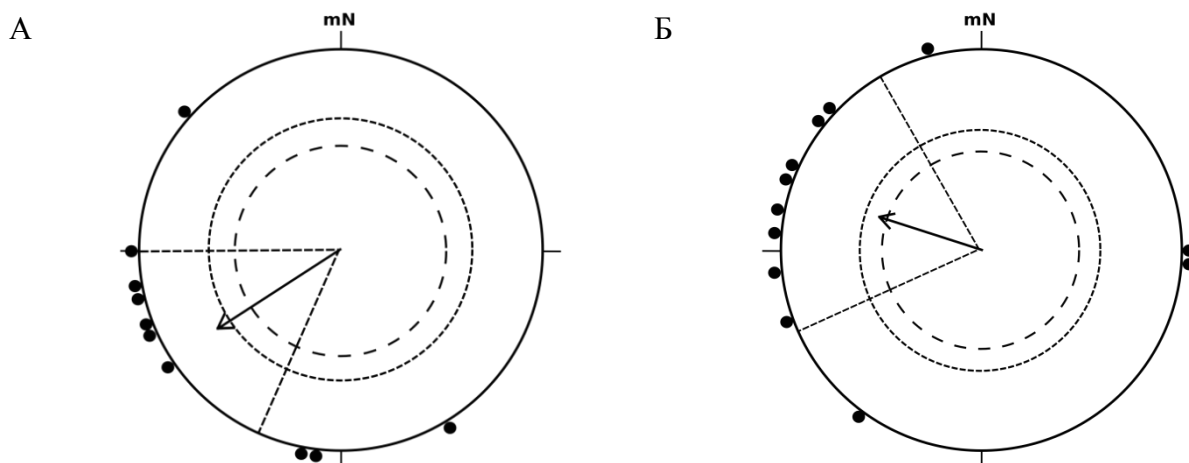


Рис. 27. Ориентация садовых славок к контрольных условиях (А) и после экспозиции в условиях конфликта компасов (Б). Черные кружки - среднее направление каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги - 5%-ый и 1%-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии - 95%-ый доверительный интервал, mN – направление на магнитный север.

западно-северо-западном направлении можно объяснить небольшой выборкой и «шумом»,

характерным для результатов, получаемых в конусах Эмлена, в которых птица находится в стрессовом состоянии. Ориентация птиц, которых тестировали на закате и в начале ночи в условиях конфликта компасов, указывает на то, что для садовой славки характерно наличие простого доминирования магнитного компаса над остальными, что ранее было показано для певчих дроздов, австралийских белоглазок и обыкновенных каменок (Wiltshko et al., 2008; Chernetsov et al., 2011; Schmaljohann et al., 2013). Аналогичные результаты на садовой славке были получены в недавно опубликованной работе шведских исследователей (Sjöberg et al., 2016)

Таким образом, на данный момент взаимоотношения различных компасных систем птиц во время миграции представляет собой весьма сложную картину: у одних видов астрономические компаса калибруют магнитный, у вторых – магнитный компас калибрует астрономические, а у третьих наблюдается простое доминирование одного из компасов. Наиболее логичным объяснением данной картины является предположение, что иерархия компасов различна у разных видов мигрирующих птиц и, вероятно, у разных популяций одного вида. Некоторые виды, совершающие дальние миграции и пересекающие в их ходе районы с очень разными значениями магнитного склонения (например, в Северной Америке), регулярно должны сверять показания магнитного компаса с информацией от астрономического. Другие виды, которые мигрируют на короткие и средние расстояния, или же во время дальних перелетов находятся в условиях практически стабильных параметров магнитного поля, не нуждаются в сложной системе взаимосвязей между различными компасными системами и обходятся одним лишь магнитным (или звёздным) компасом. Другим объяснением различий, полученных на разных видах во время миграций, может быть тот факт, что цена ориентационной ошибки различна для птицы, которая мигрирует на ближние и средние дистанции над сушей, не пересекая экологических барьеров (например, зарянка, которая зимует на юге Европы) и для птицы, совершающей дальние перелеты над сушей и морем (например, малого веретенника, мигрирующего с Аляски в Новую Зеландию; Gill et al., 2009). В первом случае ошибка в выборе направления на несколько градусов не повлияет на выживаемость особи (например, зарянка вместо Испании будет зимовать в Италии), а во втором ошибка даже на доли градуса может привести к фатальным последствиям. Если естественный отбор ставит перед разными видами (и популяциями) мигрирующих птиц навигационные и ориентационные задачи различной сложности, то нет ничего удивительного в том, что у разных видов и популяций системы, отвечающие за ориентацию и навигацию, будут по-разному реализованы, даже если сенсорная основа ориентации сходна или идентична (Чернецов, 2016).

Интересен факт наличия у садовых славков двух периодов активности в течение осеннего миграционного беспокойства, разделенных периодом покоя (рис. 28; Pakhomov, Chernetsov, 2014). У садовых славков при тестировании в естественном магнитном поле с доступом ко всем астроориентирам после заката наблюдается наличие двух периодов активности. Первый период активности, начинающийся непосредственно после заката солнца и продолжающийся 33 ± 13 (SD) мин, отделен от второго периода активности периодом покоя (рис. 28, А, Б). Продолжительность периода покоя варьировала у разных птиц и составляла в среднем 44 ± 27 (SD) мин. Для экспериментальных птиц, которые были лишены доступа к магнитному полю до окончания навигационных сумерек, наблюдается аналогичная картина: первый период активности после заката продолжительностью 30 ± 8 (SD) мин отделен от второго более коротким периодом покоя, чем у контрольных птиц (критерий Манна–Уитни: $U = 273.5$, $p = 0.03$), продолжительностью 29 ± 13 (SD) мин (рис. 29, А, Б). Между контрольными и экспериментальными птицами нет различий в продолжительности первого периода активности (тест Манна – Уитни: $U = 465$, $p = 0.47$). Наблюдаемая картина активности отличается от картины случайных колебаний активности птиц на основании критерия хи-квадрат, при этом принималось, что распределение долей птиц во времени равномерно, т.е. в разные промежутки времени доля птиц, имеющих тот или иной тип активности, одинакова (для контрольных птиц: прыжки ($\chi^2 = 117$, $p < 0.001$), вспархивания ($\chi^2 = 77.1$, $p < 0.001$), ползание по сетке ($\chi^2 = 118$, $p < 0.001$), мотание головой ($\chi^2 = 46$, $p < 0.05$); для экспериментальных птиц: прыжки ($\chi^2 = 117.5$, $p < 0.001$), вспархивания ($\chi^2 = 101.3$, $p < 0.001$), ползание по сетке ($\chi^2 = 101$, $p < 0.001$), мотание головой ($\chi^2 = 49$, $p = 0.02$)). Сегментный регрессионный анализ показал наличие следующих точек перегиба: одиннадцатая пятиминутка после заката и 6° ниже уровня горизонта (положение солнца) для всех выявленных типов активности у контрольных птиц и девятая пятиминутка после заката и $6-7^\circ$ ниже уровня горизонта для трех типов активности экспериментальных птиц, кроме мотания головой.

Логично предположить, что подобная картина наблюдается и в природе. При этом выделенный нами второй период в ночной миграционной активности садовых славков соответствует собственно ночному миграционному полёту. Это предположение согласуется с данными о времени начала ночного миграционного полёта, полученными на различных дальних ночных мигрантах. Данные по радиотелеметрии на дальних мигрантах, например, камышовке-барсучке *Acrocephalus schoenobaenus* (Bolshakov,

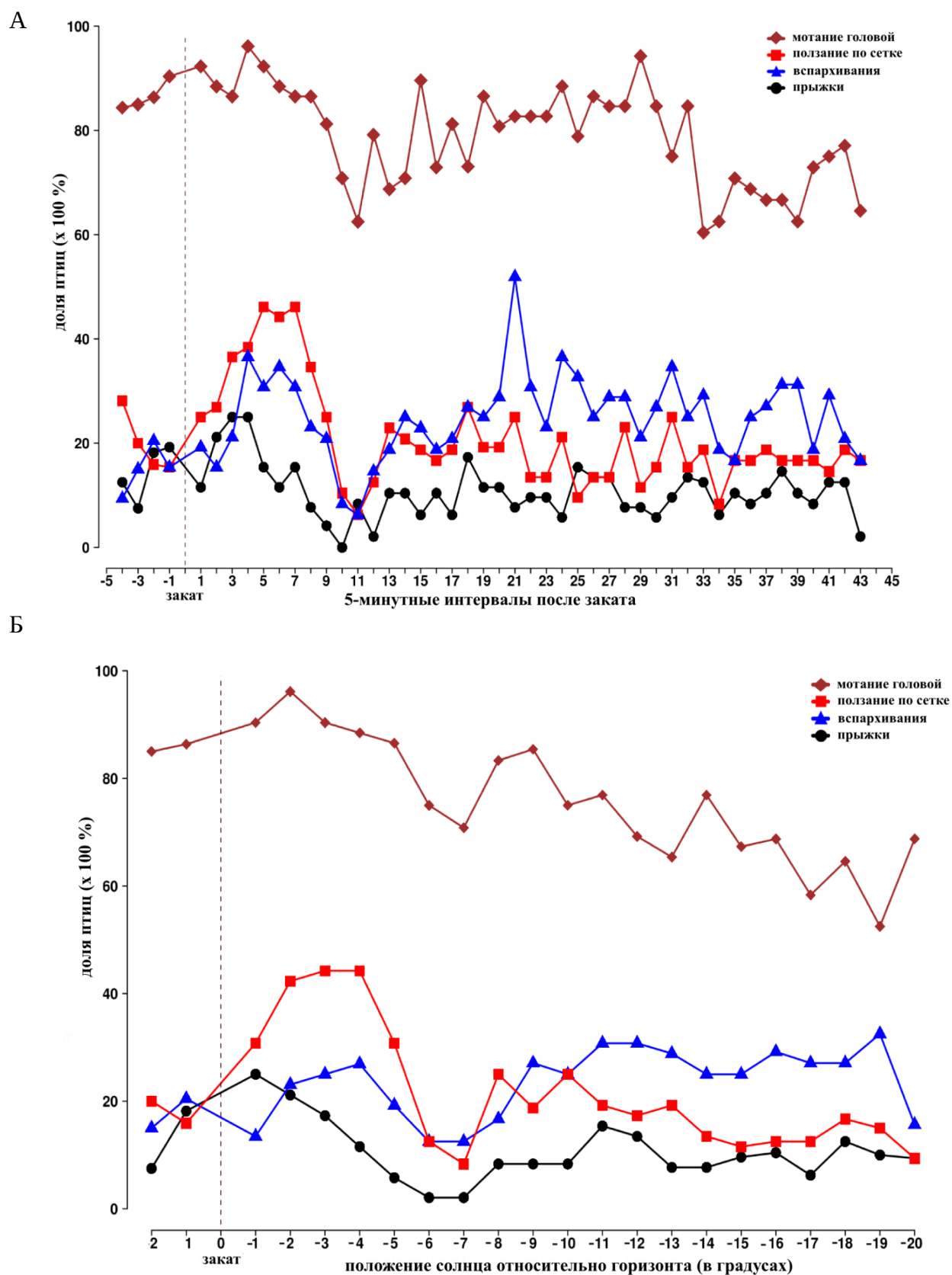


Рис. 28. Активность садовых славков в течение всего эксперимента в контрольных условиях (естественное магнитное поле и астроориентир). А – график активности как функция от времени (5-минутные интервалы), Б – график активности как функция от положения солнца относительно горизонта.

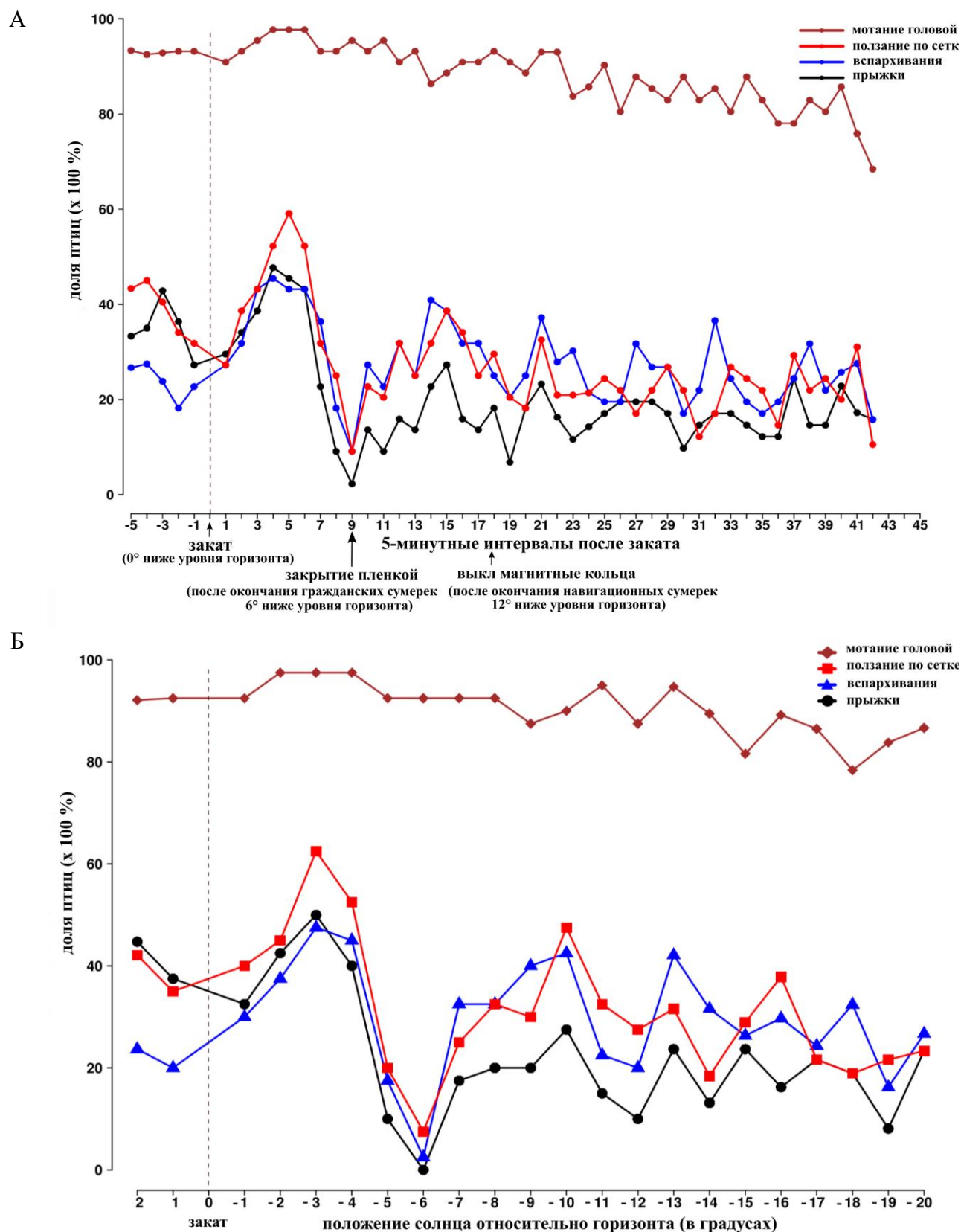


Рис. 29. Активность садовых славков в течение всего эксперимента (экспериментальные условия: вертикальное магнитное поле). А – график активности как функция от времени (5-минутные интервалы), Б – график активности как функция от положения солнца относительно горизонта.

Chernetsov, 2004) или обыкновенном соловье (Åkesson et al., 1996) показывают, что

большинство изученных видов во время своей осенней миграции начинают ночной миграционный полет не раньше, чем через час после заката солнца (табл. 2). Во время весенней миграции большая часть птиц также покидает места остановок не раньше, чем 60–120 минут после заката солнца (Bolshakov, Chernetsov, 2004). Аналогичные данные были получены и на мигрантах на средние расстояния, таких как, зарянка и певчий дрозд (Åkesson et al., 1996; Bulyuk, Tsvey, 2006).

Однако, несмотря на то, что связь между миграционным полетом в природе и вторым периодом активности в клеточных условиях не подлежит сомнению, природа первого периода остается не вполне ясной. Маловероятно, что он имеет отношение к кормовой активности, которая, как показывают опыты в клетках, имеет два пика в районе 7 и 13 часов, а заканчивается приблизительно в 18 ч, то есть задолго до захода солнца (Дольник, 1975). Данная активность могла быть связана с попытками птиц выбраться из магнитной аномалии (в случае тех экспериментов, где птиц содержали в вертикальном магнитном поле) или же это просто стереотипная реакция птиц на изменение освещенности на закате и в сумерках.

Анализ ориентации птиц, которых в первой половине ночи содержали в вертикальном магнитном поле, не несущем информации о сторонах света, показал, что данный период играет важную роль для выбора правильного миграционного направления. Если птиц тестировать в контрольных условиях, когда они имеют доступ ко всем астрономическим ориентирам и естественному магнитному полю, и в первый, и во второй выделенные периоды ориентировались в типичном для данного вида осеннем миграционном направлении. Для первого периода средний азимут ориентации составлял 218° ($n = 28$, $r = 0.568$, $p < 0.001$; рис. 30, А), а во второй период - 256° ($n = 31$, $r = 0.426$, $p = 0.003$; рис. 30, Б). Критерий Мардия-Уотсона-Уиллера не выявил статистически значимых отличий в этих средних направлениях ($W = 1.251$, $p = 0.535$), 95%-ые доверительные интервалы CI в первый и во второй периоды перекрываются (CI в первый период: 194° - 242° , во второй: 224° - 288°). Птицы были ориентированы в первый и во второй периоды в юго-западном и западно-юго-западном направлениях, что является типичным осенним миграционным направлением для данного вида на данной территории, согласно данным кольцевания и клеточным экспериментам (Bolshakov et. al., 2009). Ориентация в миграционном направлении во второй период не вызывает вопросов: этот период активности в клеточных условиях отражает, как было показано выше, миграционный полет в природе.

Птицы, которых тестировали в условиях ясного неба и доступа ко всем

Таблица 2. Время начала ночного миграционного полёта у различных воробьиных мигрантов.

Вид		Сезон	Метод регистрации времени отлёта птиц	время начала миграционного полета (после заката солнца)	Источник
Алая пиранга <i>Piranga rubra</i>	Дальний мигрант	Весна (март-май).	радиотелеметрия	большая часть птиц от 240 мин	Moore, Aborn, 1996
Камышовка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Дальний мигрант	Весна (апрель-май).	радиотелеметрия	от 62 до 137 мин (медианное значение 100 мин)	Bolshakov, Chernetsov, 2004
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i>	Дальний мигрант	Весна (май)	радиотелеметрия	от 41 до 235 мин (медианное значение 145 мин)	Bolshakov, Chernetsov, 2004
Тростниковая камышовка <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Дальний мигрант	Осень	радиотелеметрия	от 30 до 600 мин	Åkesson et al., 2001
Черный дрозд <i>Turdus merula</i>	Ближний мигрант	Осень (октябрь)	радиотелеметрия	61 мин	Åkesson et al., 1996.
Обыкновенный соловей <i>Luscinia luscinia</i>	Дальний мигрант	Осень (конец августа)	радиотелеметрия	с 78 мин и более (78, 91 и > 170 мин)	Åkesson et al., 1996
Садовая славка <i>Sylvia borin</i>	Дальний мигрант	Весна (май)	радиотелеметрия	большая часть птиц покинула места остановок от -120 до 60 мин*	Goymann et al., 2010

* последняя регистрация сигнала от славков происходила от 16.00 до 19.00 (3 птицы), от 19.00 до 22.00 (11 птиц), от 22.00 до 01.00 (3 птицы)

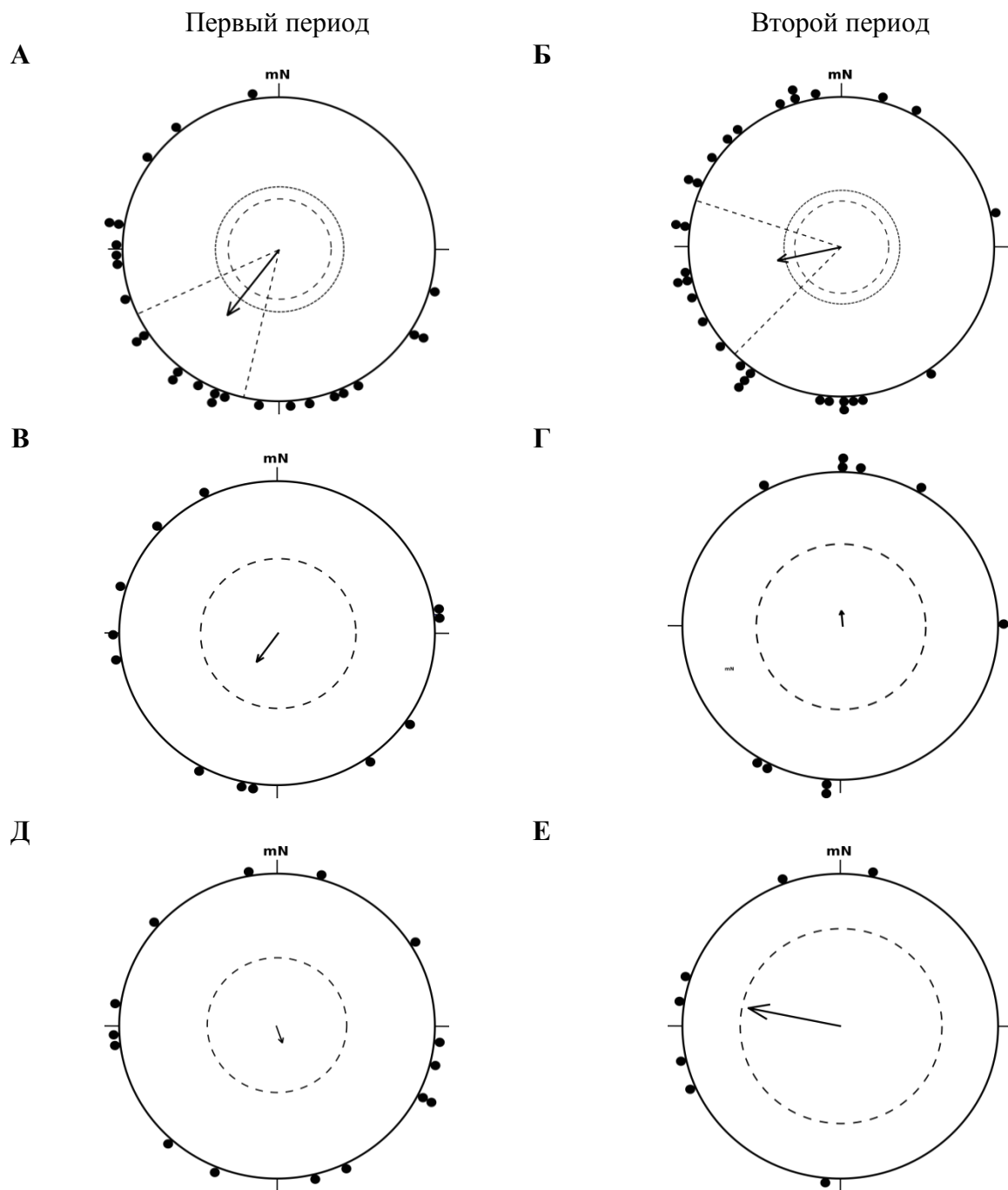


Рис. 30. Ориентация садовых славок в контрольных условия (А, Б) и в вертикальном магнитном поле во время первого периода активности (В, Г – птицы, тестировавшиеся под открытым небом, Д, Е – птицы, тестировавшиеся в условиях имитации облачности. Черные кружки обозначают ориентацию каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги показывают соответственно 5 %-ый и 1 %-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии ограничивают 95 %-ый доверительный интервал для каждого периода, mN – направление на магнитный север.

астроориентирам как на момент заката, так и в течение первой половины ночи, показали направление, статистически неотличимое от кругового распределения, как в первый, так и

во второй периоды активности: $\alpha = 213^\circ$ ($n = 15$, $r = 0.225$, $p = 0.477$; рис. 30, В) для первого и $\alpha = 358^\circ$ ($n = 10$, $r = 0.104$, $p = 0.903$; рис. 30, Г) для второго периодов. Похожие результаты (т.е. дезориентация в обоих периодах) были получены для птиц, которые тестировались в условиях имитации облачности: $\alpha = 163^\circ$ ($n = 15$, $r = 0.117$, $p = 0.818$; рис. 30, Д) для первого и $\alpha = 282^\circ$ ($n = 7$, $r = 0.598$, $p = 0.07$; рис. 30, Е) для второго периодов

Несмотря на то, что птицы имели доступ к информации от звездного неба, они не смогли определить правильное миграционное направление в отсутствие компасной геомагнитной информации. Если птиц лишить на закате и первой половине ночи (что захватывает первый период активности) доступа к информации от магнитного поля (протестировав их в вертикальном магнитном поле), то птицы во время ночного миграционного беспокойства оказываются дезориентированы (рис. 30, Г, Е). Это говорит о том, что информация от магнитного поля играет ключевую роль в определении миграционного направления, которое вероятно происходит на закате и первой половине ночи, до начала ночного миграционного полета, во время которого птица просто поддерживает ранее выбранное направление.

Неожиданным результатом оказалось то, что садовые славки, не имевшие доступа к магнитному полю на закате и в сумерках, но имевшие возможность видеть звезды в течение всего эксперимента, были дезориентированы как в первом, так и втором периоде (рис. 30, В, Г), как и птицы, не имевшие доступа к звездному небу (рис. 30, Д, Е). Наши данные не подтвердили использование звездной информации садовыми славками. Похожая картина наблюдается при тестировании садовых славок в вертикальном магнитном поле под звездным небом (Wiltschko, Wiltschko, 1975a). Эти результаты нуждаются в дальнейшей проверке, учитывая, что наличие звездного компаса как такового было показано только в опытах на индиговых овсянках (Emlen, 1967a, b, 1975) и горихвостках *Phoenicurus phoenicurus* (Mouritsen, 1998).

Таким образом, иерархия компасных систем мигрирующих птиц во время миграции представляет собой весьма сложную картину: одни виды отдают предпочтение астроориентирам, другие – магнитному полю и на основании информации от компасов, занимающих высокое положение в иерархии, проводят настройку остальных компасных систем. Для садовой славки, как и большинству изученных европейских видов (Chernetsov et al., 2011; Schmaljohann et al., 2013), характерно простое доминирование магнитного компаса над астрономическими (исключение – мухоловка-пеструшка; Giunchi et al., 2015). Это может быть связано с тем, что и дальние, и ближние европейские мигранты во время миграции не сталкиваются с резко меняющимися параметрами магнитного поля, в отличие от североамериканских видов, которые вынуждены корректировать работу своего

магнитного компаса относительно более стабильных астрономических источников информации о сторонах света. Доступ к информации от магнитного поля до начала ночного миграционного полета имеет критическое значение для садовой славки при определении направления миграции, а звездный компас, скорее всего, занимает нижнюю ступень в иерархии компасов у данного вида. Последнее говорит о том, что некоторые мигрирующие птицы могут вторично либо лишаться тех или иных ориентационных систем, либо эти системы могут у некоторых видов работать существенно хуже, чем у других (Chernetsov, 2015). Иными словами, не все виды мигрирующих птиц используют все три независимые компасные системы при ориентации, что дополнительно усложняет картину взаимоотношений компасных систем мигрирующих птиц.

VII. Общее заключение

В заключение вернемся к упоминавшейся выше концепции «карты и компаса», предложенной Г. Крамером. Как уже было сказано, механизмы, лежащие в основе способности птиц к ориентации и навигации (компас и карта), у разных видов может быть основаны на разных принципах: при навигации птицы могут использовать информацию о запаховых градиентах (ольфакторная карта), а при ориентации – астрономические ориентиры или магнитное поле или же для работы навигационной карты они используют параметры магнитного поля, а для компаса – астрономические ориентиры или же магнитное поле. Несмотря на то, что ориентация и навигация птиц активно изучаются с середины XX века, на многие основные вопросы мы до сих пор не знаем точных ответов. В процессе работы над диссертацией удалось найти ответы на некоторые вопросы, связанные с ориентацией и навигацией птиц во время миграций. Во-первых, о природе навигационной карты мигрирующих птиц. До недавнего времени существовали лишь косвенные доказательства, что птицы используют магнитное поле при навигации (Munro et al., 1997; Kullberg et al., 2003, 2007; Henshaw et al., 2010; Deutschlander et al., 2012; Holland, Helm, 2013). В опытах по виртуальному магнитному смещению тростниковых камышевок с Куршской косы в Московскую область впервые было показано, что навигационная карта одного из видов мигрирующих воробьиных птиц основана на информации от магнитного поля (Kishkinev et al., 2015). Было показано, что взрослые тростниковые камышевки используют один из параметров магнитного поля, склонение, для определения долготы, а взрослые зарянки – нет. Для определения широты птицы могут использовать либо параметры магнитного поля (напряженность и/или наклонение), либо небесные ориентиры. То, что птицы используют склонение, говорит о том, что навигационная карта мигрирующих птиц является не чисто магнитной, а магнитно-астрономической. Различия между камышевками и зарянками могут говорить о том, что у птиц с различной миграционной стратегией (ближние и дальние мигранты) по-разному развиты навигационные способности. Однако этот факт, как и наличие у воробьиных мигрантов магнитной карты, требует дальнейшего подтверждения на других видах. В свою очередь, полученные нами доказательства существования магнитной навигационной карты не ставят под сомнения работы, в которых было показано наличие ольфакторной (запаховой) карты у морских птиц и голубей (Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009,

2011, 2013; Wikelski et al., 2015). Птицы при навигации могут полагаться на информации из различных доступных им источников, поэтому нет ничего удивительного в том, что трубконосые, чайки и голуби (во время хоминга) используют градиент химических веществ в воздухе для определения своего местоположения, а воробьиные – параметры магнитного поля.

Мы вплотную подошли к разгадке функционального значения информации, которая передается по глазничной ветви тройничного нерва. Ранее в нейробиологических и поведенческих опытах было показано, что информация, которая передается по данной ветви, является магнитной (Mora et al., 2004; Heyers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014). Неповрежденный тройничный нерв необходим мигрирующим птицам для определения физического смещения на 1000 километров (Chernetsov et al., 2008). Нам удалось показать, что тростниковые камышевки с пересеченной глазничной ветвью тройничного нерва не отреагировали на виртуальное магнитное смещение, в отличие от птиц, которые не подверглись операции в экспериментах по изучению природы навигационной карты (Kishkinev et al., 2015). Эти данные, вместе с результатами вышеупомянутых нейробиологических и поведенческих экспериментов, указывают на то, что информация о магнитном поле, которая передается по глазничной ветви тройничного нерва, используется птицами в работе магнитной навигационной карты.

Магнитный компас наряду с другими используется мигрирующими птицами во время второго этапа (этапа компаса), когда они определяют направление к цели относительно сторон света и поддерживают его во время миграционного полета. Одна из моделей, объясняющая ее работу, является модель бирадикальных реакций, которая имеет косвенные доказательства. Однако данная модель имеет ряд теоретических проблем, которые мы рассматривали в разделе, связанных с механизмом работы магнитного компаса (Kavokin, 2009). Она не может объяснить наличие эффекта влияния слабых осциллирующих полей, и независимое подтверждение данного эффекта, показанного ранее на зарянках (Thalau et al., 2005; Ritz et al., 2009) в наших экспериментах на садовых славках, говорит о том, что данная модель нуждается в дальнейшей доработке. Кроме этого, было показано, что данный эффект наблюдается при очень низких значениях амплитуды поля (1 нТл в наших экспериментах), в то время как в экспериментах на зарянках было показано, что при 5 нТл к птицам возвращается способность ориентироваться по магнитному полю.

В последней главе мы рассмотрели взаимоотношение магнитного компаса с

астрономическими (звездным и солнечным) и его положение в иерархии компасных систем. Информация от магнитного поля играет ключевую роль при определении миграционного направления у садовых славок: если лишить славок доступа к магнитному полю на закате и в первой половине ночи, то они оказываются неспособными к ориентации в конусах Эмлена в характерном для данного вида миграционном направлении (Pakhomov, Chernetsov, 2014). Вторым моментом, который указывает на главенствующее положение магнитного компаса в иерархии компасных систем, является отсутствие настройки его работы (калибровки) по астрономическим ориентирам, что показали опыты по конфликту компасов. Данный факт вместе с результатами работ на других видах, певчем дрозде и обыкновенной каменке (Chernetsov et al., 2011; Schmaljohann et al., 2013) указывает на то, что, скорее всего, для многих европейских воробьиных мигрантов, в отличие от североамериканских, характерно доминирование магнитного компаса над астрономическими ориентирами.

Таким образом, магнитное поле играет одну из ключевых ролей при ориентации и навигации мигрирующих птиц. Являясь стабильным во времени и, по большей части, пространстве источником информации, магнитное поле используется птицами в работе их навигационной системы, что мы видим на примере тростниковой камышевки, обладающей магнитно-астрономической картой. И информация от магнитного поля для многих изученных видов европейских ночных мигрантов доминирует при определении сторон света над астрономическими ориентирами во время осенней миграции.

VIII. Выводы

- 1) Навигационная карта тростниковой камышевки имеет в своей основе магнитную компоненту.
- 2) Информация о магнитном поле, которая передается по системе тройничного нерва, используется в работе магнитной навигационной карты воробьиных мигрантов, на что указывают результаты опытов по виртуальному магнитному смещению птиц с пересеченной глазничной ветвью данного нерва.
- 3) Для определения географической долготы тростниковые камышевки используют магнитное склонение, что указывает на то, что навигационная карта камышевок является не чисто магнитной, а магнитно-астрономической.
- 4) Слабые осциллирующие поля нарушают способность мигрирующих птиц (в частности садовой славки) ориентироваться при помощи магнитного компаса. Это говорит о том, что в основе механизма работы магнитного компаса лежат бирадикальные реакции.
- 5) Садовые славки не калибруют свой магнитный компас по астрономическим ориентирам во время осенней миграции, что вместе с данными ранее проведенных экспериментов на других видах указывает на то, доминирующей компасной системой европейский мигрантов, скорее всего, является магнитная

IX. Благодарности

Приношу искреннюю благодарность:

- Чернецову Н.С. и Огурцову С.В. за мудрое и чуткое научное руководство и всестороннюю помощь в работе.
- Кобылкову Д.С., Лощагиной Ю.А., Литвинчук Ю.С, Четвериковой Р.С., Лубковской Р.С. за помощь в проведении ориентационных экспериментов.
- Мухину А.Л. и Шахпаронову В.В. за комментарии и замечания по тексту диссертации.
- Доминику Хейерсу за помощь в проведении операций по пересечению глазничной ветви тройничного нерва.
- Всем сотрудникам Биологической станции «Рыбачий» за помощь и поддержку во время работы в рамках данной кандидатской диссертации.

Х. Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в научных журналах, рекомендованных ВАК:

- 1) **Pakhomov, A.** Early evening activity of migratory Garden Warbler *Sylvia borin*: compass calibration activity? / **Pakhomov A.**, Chernetsov N. // Journal of Ornithology – 2014 – V. 155 – P. 621–630.
- 2) Kavokin, K. Magnetic orientation of garden warblers (*Sylvia borin*) under 1.4 MHz radiofrequency magnetic field. / Kavokin K., Chernetsov N., **Pakhomov A.**, Bojarinova J., Kobylkov D., Namozov B. The Journal of Royal Society Interface – 2014 – V. 11 – P. 20140451.
- 3) Kishkinev, D. Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement / Kishkinev D., Chernetsov N., **Pakhomov A.**, Heyers D., Mouritsen H. // Current Biology – 2015 – V. 25 – P. R822–R824.

Материалы конференций:

- 1) **Pakhomov, A.** Early evening activity of migratory Garden Warbler *Sylvia borin*: compass calibration activity? / **Pakhomov A.**, Chernetsov N. // Abstracts of 8th Conference of the European Ornithologists' Union. – Riga, Latvia, 2011 – P. 291.
- 2) **Pakhomov, A.** Early evening activity of migratory Garden Warbler *Sylvia borin*: compass calibration activity? / **Pakhomov A.**, Chernetsov N. // Abstracts of International course for postgraduated student "Sensory ecology" – Lund, Sweden, 2012 – P. 35.
- 3) **Пахомов, А.Ф.** Локомоторная активность и ориентация птиц - ночных мигрантов на закате и в начале ночи / **Пахомов А.Ф.**, Чернецов Н.С. // Тезисы докладов V Всероссийской конференции по поведению животных. – Москва, 2012. – С. 146.
- 4) Кавокин, К.В. Нарушение работы магнитного компаса садовой славки (*Sylvia borin*) слабым переменным магнитным полем. / Кавокин К.В., Чернецов Н.С., **Пахомов А.Ф.**, Бояринова Ю.Г., Кобылков Д.С., Намозов Б.Р. // Тезисы докладов научной конференции «Ориентация и навигация животных». – Москва, 2014 – С. 21.
- 5) **Pakhomov, A.** Magnetic declination provides the missing east-west coordinate in the navigational map of a migratory songbird / **Pakhomov A.**, Chernetsov N., Kobylkov D., Kishkinev D., Holland R. A., Mouritsen H. // Abstracts of 10th Conference of the European Ornithologists' Union – Badajoz, Spain, 2015. – P. 152.

6) Кавокин, К.В. Исследование физических принципов работы магнитного компаса птиц на примере садовой славки / Кавокин К.В., Чернецов Н.С., **Пахомов А.Ф.**, Бояринова Ю.Г., Кобылков Д.С. // Тезисы докладов XIV Международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Алматы, 2015 – С. 221-222.

7) **Пахомов, А.Ф.** Магнитная карта мигрирующих птиц // Тезисы докладов Международной конференции «Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника)». – ЗБС МГУ, 2015 – С. 245-246.

XI. Список литературы

1. Гриффин Д.Р. Перелеты птиц. – М.: Мир, 1966 – 162 с.
2. Дольник В.Р. Навигационные телодвижения мигрирующих ночью птиц // Орнитол. – 1981 – Вып. 16. – С. 58–63.
3. Кац Е.Б. Стратегия ориентационного поведения ночных мигрантов при перелётном беспокойстве. Автореф. дис. на соиск. уч ст. канд. биол. наук // М.: МГУ, 1981 – С. 1–18.
4. Кишкинев Д., Чернецов Н.С, Большаков К. Миграционная ориентация молодых мухоловок-пеструшек из восточной Прибалтики // Орнитолог - 2006 – Вып. 33. – С. 153–160.
5. Кишкинев Д, Чернецов Н. Магниторецепторные системы птиц: обзор современных исследований // Ж. общ. биол. – 2014 – Т. 75. – № 2. – С. 104–123.
6. Скайлс Д.Д. Геомагнитное поле, его природа, история и значение для биологии / Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме. Т. 1. –М.: Мир, 1989 – С. 63–144.
7. Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц. Л.: Труды Зоологического института АН СССР, т. 230, 1991 – 233 с.
8. Чернецов Н.С. Ориентация и навигация мигрирующих птиц // Зоол. ж. – 2016 – Т. 95. – № 2. – С. 128–146.
9. Able K.P., Able M.A. Ontogeny of migratory orientation in the Savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis*: calibration of the magnetic compass // Anim. Behav. – 1990a – V. 39. – P. 905–913.
10. Able K.P., Able M.A. Calibration of the magnetic compass of a migratory bird by celestial rotation // Nature. – 1990b – V. 347. – P. 378–380.
11. Able K.P., Able M.A. Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization // Nature. – 1993 – V. 367. – P. 523–525.
12. Able K.P., Cherry J.D. Mechanisms of dusk orientation in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*): clock-shift experiments // J. Comp. Physiol A. – 1986 – V. 159. – P. 107–113
13. Adair R.K. Effects of very weak magnetic fields on radical pair reformation // Bioelectromagnetics. – 1999 – V. 20. – P. 255–263.

14. Ahmad M., Cashmore A.R. HY4 gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor // *Nature*. – 1993 – V. 366. – P. 162–166.
15. Åkesson S., Alerstam T., Hedenström A. Flight initiation of nocturnal passerine migrants in relation to celestial orientation conditions at twilight // *J. Avian Biol.* – 1996 – V. 27. – P. 95–102.
16. Åkesson S., Morin J., Muheim R., Ottosson U. Avian orientation at steep angles of inclination: experiments with migratory white-crowned sparrows at the magnetic North Pole // *P. Roy. Soc. B - Biol. Sci.* – 2001a – V. 268. – P. 1907–1913.
17. Åkesson S., Sandberg R. Migratory orientation of passerines at dusk, night and dawn // *Ethology*. – 1994 – V. 98. – P. 177–191.
18. Åkesson S., Walinder G., Karlsson L., Ehnborn S. Reed warbler orientation: initiation of nocturnal migratory flights in relation to visibility of celestial cues at dusk // *Anim. Behav.* – 2001b – V. 61. – P. 181–189.
19. Batschelet E. Circular statistics in biology. – London: Academic Press, 1981 – 371 p.
20. Beason R. C., Semm P. Magnetic responses of the trigeminal nervesystem of the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*) // *Neurosci. Lett.* – 1987. – V. 80. – P. 229–234.
21. Beason R., Dussourd N., Deutschlander M. Behavioural evidence for the use of magnetic material in magnetoreception by a migratory bird // *J. Exper. Biol.* – 1995 – V. 198. – P. 141–146.
22. Beason R.C. Use of an inclination compass during migratory orientation by the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*) // *Ethology*. – 1989 – V. 81. – P. 291–299.
23. Beason R.C., Brennan W.J. Natural and Induced Magnetization in the Bobolink, *Dolichonyx oryzivorus* (Aves: Icteridae) // *J. Exper. Biol.* – 1986 – V. 125. – P. 49–56.
24. Beason R.C., Wiltschko R., Wiltschko W. Pigeon homing: effects of magnetic pulses on initial orientation // *Auk*. – 1997 - V. 114. – P. 405–415.
25. Beason R.C., Nichols J.E.T. Magnetic orientation and magnetically sensitive material in a transequatorial migratory bird // *Nature*. – 1984. – V. 309. – P. 151–153.
26. Beck W., Wiltschko W. The magnetic field as a reference system for genetically encoded migratory direction in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas) // *Z. Tierpsychol.* – 1982 – V. 60. – P. 41–46.

27. Benvenuti S., Brown I.A. The influence of olfactory deprivation on homing of experienced and inexperienced American pigeons // *Behav.* – 1989 – V. 111. – P. 113–127.
28. Benvenuti S., Gagliardo A. Homing behaviour of pigeons subjected to unilateral zinc sulphate treatment of their olfactory mucosa // *J. Exper. Biol.* – 1996 – V. 199. – P. 2531–2535.
29. Benvenuti S., Ioalè P., Massa B. Olfactory experiments on Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): The effect of intranasal zinc sulphate treatment on short-range homing behaviour // *Ital. J. Zool.* – 1993 – V. 60. – P. 207–210.
30. Berthold P. Control of bird migration. – Berlin: Springer, 1996 – 356 p.
31. Berthold P., Querner U. Genetic basis of migratory behavior in European warblers // *Science.* – 1981 – V. 212. – P. 77–79.
32. Bingman V.P. Magnetic field orientation of migratory Savannah sparrows with different first summer experience // *Behav.* – 1983 – V. 87. – P. 43–52.
33. Bingman V.P. Earth's magnetism and the nocturnal orientation of migratory European robins // *Auk.* – 1987 – V. 104. – P. 523–525.
34. Biskup T., Schleicher E., Okafuji A., Link G., Hitomi K., Getzoff E.D., Weber S. Direct Observation of a Photoinduced Radical Pair in a Cryptochrome Blue-Light Photoreceptor // *Angew. Chem. Int. Edit.* – 2009 – V. 48. – P. 404–407.
35. Blakemore R. Magnetotactic bacteria // *Science.* – 1975 – V. 190. – P. 377–379.
36. Blaser N., Guskov S.I., Entin V.A., Wolfer D.P., Kanevskyi V.A., Lipp H.-P. Gravity anomalies without geomagnetic disturbances interfere with pigeon homing – a GPS tracking study // *J. Exper. Biol.* – 2014 – V. 217. – P. 4057–4067.
37. Blaser N., Guskov S.I., Meskenaite V., Kanevskyi V.A., Lipp H.-P. Altered orientation and flight paths of pigeons reared on gravity anomalies: a GPS tracking study // *PLoS ONE.* – 2013 – V. 8. – № 10. – P. e77102.
38. Bletz H., Weindler P., Wiltshko R., Wiltshko W., Berthold P. The magnetic field as reference for the innate migratory direction in blackcaps, *Sylvia atricapilla* // *Naturwissenschaften.* – 1996 – V. 83. – P. 430–432.
39. Boles L.C., Lohmann K.J. True navigation and magnetic maps in spiny lobsters // *Nature.* – 2003 – V. 421. – P. 60–63.

40. Bolshakov C., Chernetsov N. Initiation of nocturnal flight in two species of long-distance migrants (*Ficedula hypoleuca* and *Acrocephalus schoenobaenus*) in spring: a telemetry study // Avian Ecol. Behav. – 2004 – V. 12. – P. 63–76.
41. Bolshakov C., Shapoval A., Zelenova N. Results of bird ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956–1997. Part 1 // Avian Ecol. Behav. – 2001 – V. 1. – P. 1–126.
42. Bonadonna F., Bretagnolle V. Smelling home: a good solution for burrow-finding in nocturnal petrels? // J. Exper. Biol. – 2002 – V. 205. – P. 2519–2523.
43. Boström J.E., Åkesson S., Alerstam T. Where on earth can animals use a geomagnetic bi-coordinate map for navigation? // Ecography. – 2012 - V. 35. - P. 1039–1047.
44. Bulyuk V.N., Tsvey A. Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors // J. Ornithol. – 2006 – V. 147. – P. 298–309.
45. Bushuev A.V., Husby A., Sternberg H., Grinkov V.G. Quantitative genetics of basal metabolic rate and body mass in free-living pied flycatchers // J. Zool. – 2012 – V. 288. – № 4. – P. 245–251.
46. Cashmore A.R. Cryptochromes: enabling plants and animals to determine circadian time // Cell. – 2003 – V. 114. – P. 537–543.
47. Cashmore A.R., Jarillo J.A., Wu Y.-J., Liu D. Cryptochromes: Blue Light Receptors for Plants and Animals // Science. – 1999 – V. 284. – P. 760–765.
48. Chaves I., Pokorny R., Byrdin M., Hoang N., Ritz T., Brettel K., Essen L.-O., Horst G.T.J. van der, Batschauer A., Ahmad M. The Cryptochromes: Blue Light Photoreceptors in Plants and Animals // Annu. Rev. Plant Biol. – 2011 – V. 62. – P. 335–364.
49. Chernetsov N., Kishkinev D., Kosarev V., Bolshakov C.V. Not all songbirds calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study // J. Exper. Biol. – 2011 – V. 214. – P. 2540–2543.
50. Chernetsov N., Kishkinev D., Mouritsen H. A long-distance avian migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration // Curr. Biol. – 2008 – V. 18. – P. 188–190.
51. Chernetsov N. Avian compass systems: do all migratory species possess all three? // J. Avian Biol. – 2015 – V. 46. – № 4. – P. 342–343.

52. Cintolesi F., Ritz T., Kay C., Timmel C., Hore P. Anisotropic recombination of an immobilized photoinduced radical pair in a 50- μ T magnetic field: a model avian photomagnetoceptor // Chem. Phys. – 2003 – V. 294. – P. 385–399.
53. Cochran W.W., Mouritsen H., Wikelski M. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues // Science. – 2004 – V. 304. – P. 405–408.
54. Coemans M., Hzn J., Nuboer J. The orientation of the e-vector of linearly polarized light does not affect the behaviour of the pigeon *Columba livia* // J. Exper. Biol. – 1994 – V. 191. – P. 107–123.
55. Coemans M., Vos Hzn J., Nuboer J. No evidence for polarization sensitivity in the pigeon // Naturwissenschaften. – 1990 – V. 77. – P. 138–142.
56. Cramp S., Brooks D. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic, vol. VI. Warblers. – Oxford: Oxford University Press, 1992 – 906 p.
57. Dacke M., Nordström P., Scholtz C.H. Twilight orientation to polarised light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus* // J. Exper. Biol. – 2003. – V. 206. – P. 1535–1543.
58. Davila A.F., Winklhofer M., Shcherbakov V.P., Petersen N. Magnetic pulse affects a putative magnetoreceptor mechanism // Biophys. J. – 2005 – V. 89. – P. 56–63.
59. Deutschlander M.E., Phillips J.B., Munro U. Age-dependent orientation to magnetically-simulated geographic displacements in migratory Australian silvereyes (*Zosterops l. lateralis*) // Wilson J. Ornithol. – 2012 – V. 124. – P. 467–477.
60. Diego-Rasilla J.F., Luengo R.M. Celestial orientation in the marbled newt (*Triturus marmoratus*) // J. Ethol. – 2002 – V. 20. – P. 137–141.
61. el Jundi B, Pfeiffer K, Heinze S, Homberg U. Integration of polarization and chromatic cues in the insect sky compass // J. Comp. Physiol. A. – 2014 – V. 200. – P. 575–589.
62. Emlen S.T. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*: part I: evidence for use of celestial cues // Auk. – 1967a – V. 84. – № 3. – P. 309–342.
63. Emlen S.T. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of celestial orientation // Auk. – 1967b – V. 84. – № 4. – P. 463–489.
64. Emlen S.T. Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation // Science. – 1970 – V. 170. – P. 1198–1201.

65. Emlen S.T., Emlen J.T. A technique for recording migratory orientation of captive birds // *Auk*. – 1966 – V. 83. – № 3. – P. 361–367.
66. Falkenberg G., Fleissner G., Schuchardt K., Kuehbacher M., Thalau P., Mouritsen H., Heyers D., Wellenreuther G., Fleissner G. Avian Magnetoreception: Elaborate Iron Mineral Containing Dendrites in the Upper Beak Seem to Be a Common Feature of Birds // *PLoS ONE*. – 2010 – V. 5. – P. e9231.
67. Fischer J.H., Munro U., Phillips J.B. Magnetic navigation by an avian migrant? / In *Avian migration*. – Berlin; Springer, 2003 – P. 423–432.
68. Flammarique I.N., Browman H.I. Foraging and prey-search behaviour of small juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) under polarized light // *J. Exper. Biol.* – 2001. – V. 204. – P. 2415–2422.
69. Fleissner G., Holtkamp-Rötzler E., Hanzlik M., Winklhofer M., Fleissner G., Petersen N., Wiltshko W. Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons // *J. Comp. Neurol.* – 2003 – V. 458. – P. 350–360.
70. Fleissner G., Stahl B., Thalau P., Falkenberg G., Fleissner G. A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons // *Naturwissenschaften*. – 2007 – V. 94. – P. 631–642.
71. Foster J.J., Sharkey C.R., Gaworska A.V., Roberts N.W., Whitney H.M., Partridge J.C. Bumblebees learn polarization patterns // *Curr. Biol.* – 2014 - V.24 - P. 1415–1420.
72. Fransson T., Jakobsson S., Johansson P., Kullberg C., Lind J., Vallin A. Bird migration: magnetic cues trigger extensive refuelling // *Nature*. – 2001 – V. 414. – P. 35–36.
73. Freake M.J. Evidence for orientation using the e-vector direction of polarised light in the sleepy lizard *Tiliqua rugosa* // *J. Exper. Biol.* – 1999 - V. 202. – P. 1159–1166.
74. Freake M.J. Homing behaviour in the sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*): the role of visual cues and the parietal eye // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 2001 – V. 50. – P. 563–569.
75. Freake M.J., Muheim R., Phillips J.B. Magnetic maps in animals: a theory comes of age? // *Q. Rev. Biol.* – 2006. – V. 81. – P. 327–347.
76. Freire R., Dunston E., Fowler E.M., McKenzie G.L., Quinn C.T., Michelsen J. Conditioned response to a magnetic anomaly in the Pekin duck (*Anas platyrhynchos domestica*) involves the trigeminal nerve // *J. Exper. Biol.* – 2012 – V. 215. – P. 2399–2404.

77. Füller E., Kowalski U., Wiltschko R. Orientation of homing pigeons: compass orientation vs piloting by familiar landmarks // J. Comp. Physiol. A. – 1983 – V. 153. –P. 55–58.
78. Fusani L., Bertolucci C., Frigato E., Foà A. Cryptochrome expression in the eye of migratory birds depends on their migratory status // J. Exper. Biol. – 2014 – V. 217. – P. 918–923.
79. Gagliardo A. Forty years of olfactory navigation in birds // J. Exper. Biol. – 2013 – V. 216 – P. 2165–2171.
80. 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 // J. Exper. Biol. – 2013 – V. 216. – P. 2798–2805.
81. Gagliardo A., Ioalè P., Filannino C., Wikelski M. Homing pigeons only navigate in air with intact environmental odours: a test of the olfactory activation hypothesis with GPS data loggers // PLoS ONE – 2011 – V. 6. – P. E22385.
82. Gagliardo A., Ioale P., Savini M., Wild J. Having the nerve to home: trigeminal magnetoreceptor versus olfactory mediation of homing in pigeons // J. Exper. Biol. – 2006 – V. 209. – P. 2888–2892.
83. Gagliardo A., Ioalè P., Savini M., Wild M. Navigational abilities of homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated magnetic information when young // J. Exper. Biol. – 2008 – V. 211. – P. 2046–2051.
84. Gagliardo A., Ioalè P., Savini M., Wild M. Navigational abilities of adult and experienced homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated magnetic information // J. Exper. Biol. – 2009 – V. 212. – P. 3119–3124.
85. Giunchi D., Vanni L., Baldaccini N.E., Spina F., Biondi F. New cue-conflict experiments suggest a leading role of visual cues in the migratory orientation of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* // J. Ornithol. – 2015 – V. 156. – P. 113–121.
86. Goymann W., Spina F., Ferri A., Fusani L. Body fat influences departure from stopover sites in migratory birds: evidence from whole-island telemetry // Biol. Lett. – 2010 – V. 11. – P. rsbl20091028.
87. Gould J.L. Animal navigation: a wake-up call for homing // Curr. Biol. – 2009 – V. – 19. - № 8. – P. R338–R339.

88. Greenwood V.J., Smith E.L., Church S.C., Partridge J.C. Behavioural investigation of polarisation sensitivity in the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) and the European starling (*Sturnus vulgaris*) // J. Exper. Biol. – 2003 – V. 206. – P. 3201–3210.
89. Griffin E.A., Staknis D., Weitz C.J. Light-independent role of CRY1 and CRY2 in the mammalian circadian clock // Science. – 1999 – V. 286. – P. 768–771.
90. Grubb T.C. Olfactory navigation to the nesting burrow in Leach's petrel (*Oceanodroma leucorhoa*) // Anim. Behav. – 1974 – V. 22. – P. 192–202.
91. Gschweng M., Kalko E.K., Querner U., Fiedler W., Berthold P. All across Africa: highly individual migration routes of Eleonora's falcon // P. Roy. Soc. B - Biol. Sci. – 2008 – V. 275. – P. 2887–2896.
92. Gwinner E., Wiltschko W. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin* // J. Comp. Physiol. – 1978 – V. 125. – P. 267–273.
93. Hagstrum J.T. Infrasound and the avian navigational map // J. Exper. Biol. – 2000 – V. 203. – P. 1103–1111.
94. Hagstrum J.T. Infrasound and the avian navigational map // J. Navigation. – 2001 – V. 54. – P. 377–391.
95. Hanzlik M., Heunemann C., Holtkamp-Rötzler E., Winklhofer M., Petersen N., Fleissner G. Superparamagnetic Magnetite in the Upper Beak Tissue of Homing Pigeons // Biometals. – 2000 – V. 13. – P. 325–331.
96. Harada Y. The relation between the migration function of birds and fishes and their lagenal function // Acta Otolaryngol. – 2008 – V. 128. – P. 432–439.
97. Harada Y., Taniguchi M., Namatame H., Iida A. Magnetic materials in otoliths of bird and fish lagena and their function // Acta Otolaryngol. – 2001 – V. 121. – P. 590–595.
98. Helbig A.J. Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE-and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*) // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1991 – V. 28. – P. 9–12.
99. Henshaw I., Fransson T., Jakobsson S., Kullberg C. Geomagnetic field affects spring migratory direction in a long distance migrant // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2010 – V. 64. – P. 1317–1323.

100. Heyers D., Manns M., Luksch H., Mouritsen H. A Visual Pathway Links Brain Structures Active during Magnetic Compass Orientation in Migratory Birds // PLoS ONE. – 2007 – V. 2. – P. e937.
101. Heyers D., Zapka M., Hoffmeister M., Wild J.M., Mouritsen H. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird // PNAS. – 2010 – V. 107. – P. 9394–9399.
102. Holland R.A. Differential effects of magnetic pulses on the orientation of naturally migrating birds // J. Roy. Soc. Interface. – 2010 – V. 7. – P. rsif20100159.
103. Holland R.A., Helm B. A strong magnetic pulse affects the precision of departure direction of naturally migrating adult but not juvenile birds // J. Roy. Soc. Interface. – 2013 – V. 10. – P. 20121047.
104. 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 // J. Exper. Biol. – 2009 – V. 212. – P. 4065–4071.
105. Horváth G., Varjú D. Polarized light in animal vision: polarization patterns in nature. – Berlin: Springer, 2004 – 448 p.
106. Hzn J.V., Coemans M., Nuboer J. No evidence for polarization sensitivity in the pigeon electroretinogram // J. Exper. Biol. – 1995 – V. 198. – P. 325–335.
107. Kavokin K. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds // Bioelectromagnetics. – 2009 – V. 30. – P. 402–410.
108. Kavokin K., Chernetsov N., Pakhomov A., Bojarinova J., Kobylkov D., Namozov B. Magnetic orientation of garden warblers (*Sylvia borin*) under 1.4 MHz radiofrequency magnetic field // J. Roy. Soc. Interface. – 2014. – V. 11. – P. 20140451.
109. Keary N., Ruploh T., Voss J., Thalau P., Wiltshko R., Wiltshko W., Bischof H.-J. Oscillating magnetic field disrupts magnetic orientation in Zebra finches, *Taeniopygia guttata* // Front. Zool. – 2009 – V. 6. – P. 25.
110. Kirschvink J.L. Uniform magnetic fields and double-wrapped coil systems: improved techniques for the design of bioelectromagnetic experiments // Bioelectromagnetics. – 1992 – V. 13. – P. 401–411.

111. Kirschvink J.L. Microwave absorption by magnetite: A possible mechanism for coupling nonthermal levels of radiation to biological systems // *Bioelectromagnetics*. – 1996 – V. 17. – P. 187–194.
112. Kishkinev D. 2015. Sensory mechanisms of long-distance navigation in birds: a recent advance in the context of previous studies // *J. Ornithol.* – 2015 – P. 1–17.
113. Kishkinev D., Chernetsov N., Heyers D., Mouritsen H. Migratory reed warblers need intact trigeminal nerves to correct for a 1,000 km eastward displacement // *PloS ONE*. – 2013 – V. 8. – P. e65847.
114. Kishkinev D., Chernetsov N., Mouritsen H. A double-clock or jetlag mechanism is unlikely to be involved in detection of east-west displacements in a long-distance avian migrant // *Auk*. – 2010 – V. 127. – P. 773–780.
115. Kramer G. Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren // *Naturwissenschaften*. – 1950 – V. 37. – P. 377–378.
116. Kramer G. Experiments on bird orientation // *Ibis*. – 1952 – V. 94. – P. 21.
117. Kramer G. Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? // *J. Ornithol.* – 1953 – V. 94. – P. 201–219.
118. Kullberg C., Lind J., Fransson T., Jakobsson S., Vallin A. Magnetic cues and time of season affect fuel deposition in migratory thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) // *P. Roy. Soc. B - Biol. Sci.* – 2003 – V. 270. – P. 373–378.
119. Kullberg C., Henshaw I., Jakobsson S., Johansson P., Fransson T. Fuelling decisions in migratory birds: geomagnetic cues override the seasonal effect // *P. Roy. Soc. B - Biol. Sci.* – 2007 – V. 274. – P. 2145–2151.
120. Lau J.C.S., Rodgers C.T., Hore P.J. Compass magnetoreception in birds arising from photo-induced radical pairs in rotationally disordered cryptochromes // *J. Roy. Soc. Interface*. – 2012 – V. 9. – P. 3329–3337.
121. Lednor A., Walcott C. The orientation of pigeons at gravity anomalies // *J. Exper. Biol.* – 1984 – V. 111. – P. 259–263.
122. Lefeldt N., Dreyer D., Schneider N.-L., Steenken F., Mouritsen H. Migratory blackcaps tested in Emlen funnels can orient at 85 degrees but not at 88 degrees magnetic inclination // *J. Exper. Biol.* – 2015 – V. 218. – P. 206–211.

123. Lefeldt N., Heyers D., Schneider N.-L., Engels S., Elbers D., Mouritsen H. Magnetic field-driven induction of ZENK in the trigeminal system of pigeons (*Columba livia*) // J. Roy. Soc. Interface. – 2014 – V. 11. – P. 20140777.
124. Liedvogel M., Feenders G., Wada K., Troje N.F., Jarvis E.D., Mouritsen H. Lateralized activation of Cluster N in the brains of migratory songbirds // Eur. J. Neurosci. – 2007a – V. 25. – P. 1166–1173.
125. Liedvogel M., Maeda K., Henbest K., Schleicher E., Simon T., Timmel C.R., Hore P., 126.
126. Mouritsen H. Chemical magnetoreception: bird cryptochrome 1a is excited by blue light and forms long-lived radical-pairs // PLoS ONE. – 2007b – V. 2. – P. e1106.
127. Liedvogel M., Mouritsen H. Cryptochromes—a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? // J. Roy. Soc. Interface. – 2009 – V. 12. – P. rsif20090411.
128. Lin C., Todo T. The cryptochromes // Genome Biol. – 2005 – V. 6. – P. 220.
129. Liu X., Chernetsov N. N. Avian orientation: multi-cue integration and calibration of compass systems // Chinese Birds. – 2012 – V. 3. – P. 1–8.
130. Lohmann K.J., Lohmann C.M. Sea turtles, lobsters, and oceanic magnetic maps // Mar. Freshw. Behav. Physiol. – 2006 – V. 39. – P. 49–64.
131. Lowenstamo H.A. Magnetite in Denticle Capping in Recent Chitons (Polyplacophora) // Geol. Soc. Am. Bull. – 1962 – V. 73. – P. 435–438.
132. Mahmoud A., Reed C., Maklad A. Central projections of lagenar primary neurons in the chick // J. Comp. Neurol. – 2013 – V. 521. – P. 3524–3540.
133. Matthews G. Sun navigation in homing pigeons // J. Exper. Biol. – 1953 – V. 30. – P. 243–267.
134. Matthews G. 1963. The astronomical bases of “nonsense” orientation // Proc. XIII. Intern. Ornithol. Congr. – 1963 – P. 415–429.
135. Merkel F.W., Wiltshko W. Magnetismus und Richtungsfinden zugunruhiger Rotkehlchen *Erithacus rubecula* // Vogelwarte. – 1965 – V. 23. – P. 71–77.
136. Mewaldt L. California “crowned” sparrows return from Louisiana // Western Bird Bander. – 1963 – V. 38. – P. 1–4.
137. Mewaldt L.R. California sparrows return from displacement to Maryland // Science. – 1964 – V. 146. – P. 941–942.

138. Mewaldt L.R., Cowley L.T., Won P.-O. California sparrows fail to return from displacement to Korea // *Auk*. – 1973 – V. 90. – P. 857–861.
139. Middendorff von A. Die Isepiptesen Russlands. – *Mem. Acad. Sci. St. Petersburg*, 1859 – 143 p.
140. Möller A., Sagasser S., Wiltschko W., Schierwater B. Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass // *Naturwissenschaften*. – 2004 – V. 91. – P. 585–588.
141. Moore F.R. Sunset and the orientation of a nocturnal migrant bird // *Nature*. – 1978 – V. 274. – P. 154–156.
142. Moore F.R. Sunrise, skylight polarization, and the early morning orientation of night-migrating warblers // *Condor*. – 1986 – V. 88. – P. 493–498.
143. Moore F.R., Aborn D.A. Time of departure by Summer Tanagers (*Piranga rubra*) from a stopover site following spring trans-gulf migration // *Auk*. – 1996 – V. 113. – P. 949–952.
144. Moore F.R., Phillips J.B. Sunset, skylight polarization and the migratory orientation of yellow-rumped warblers, *Dendroica coronata* // *Anim. Be.* – 1988 – V. 36. – P. 1770–1778.
145. Mora C.V., Davison M., Wild J.M., Walker M.M. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon // *Nature*. – 2004. – V. 432. – P. 508–511.
146. Moreau R.E. Palaeartic-African bird migration systems. – San Diego: Academic Press, 1972 – 384 p.
147. Mouritsen H. 2013. The magnetic senses. / In *Neurosciences-From Molecule to Behavior: a university textbook*. – Berlin: Springer, 2013 – P. 427–443.
148. Mouritsen H., Feenders G., Liedvogel M., Wada K., Jarvis E.D. Night-vision brain area in migratory songbirds // *PNAS* – 2005 – V. 102. – P. 8339–8344.
149. 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 // *PNAS* – 2004 – V. 101. – P. 14294–14299.
150. Mouritsen H., Larsen O.N. Migrating young pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* do not compensate for geographical displacements // *J. Exper. Biol.* – 1998 – V. 201. – P. 2927–2934.
151. Mouritsen H., Larsen O.N. Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass // *J. Exper. Biol.* – 2001 – V. 204. – P. 3855–3865.

152. Muheim R., Bäckman J., Åkesson S. Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light // J. Exper. Biol. – 2002 – V. 205. – P. 3845–3856.
153. Muheim R., Henshaw I., Sjöberg S., Deutschlander M.E. BirdOriTrack: a new video-tracking program for orientation research with migratory birds // J. Field Ornithol. – 2014 – V. 85. – P. 91–105.
154. Muheim R., Phillips J.B., Åkesson S. Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds // Science. – 2006 – V. 313. – P. 837–839.
155. Mullarney K., Svensson L. Birds of Europe. – Princeton: Princeton University Press, 2009 – 416 p
156. Munro U., Munro J., Phillips J., Wiltschko R., Wiltschko W. Evidence for a magnetite-based navigational “map” in birds // Naturwissenschaften. – 1997a – V. 84. – P. 26–28.
157. Munro U., Munro J.A., Phillips J.B., Wiltschko W. Effect of wavelength of light and pulse magnetisation on different magnetoreception systems in a migratory bird // Austral. J. Zool. – 1997b – V. 45. – P. 189–198.
158. Munro U., Wiltschko R. Clock-shift experiments with migratory yellow-faced honeyeaters, *Lichenostomus chrysops* (Meliphagidae), an Australian day-migrating bird // J. Exper. Biol. – 1993 – V. 181. – P. 233–244.
159. Munro U., Wiltschko R. The role of skylight polarization in the orientation of a day-migrating bird species // J. Comp. Physiol. A. – 1995 – V. 177. – P. 357–362.
160. Neuss M., Wallraff H. Orientation of displaced homing pigeons with shifted circadian clocks: prediction vs observation // Naturwissenschaften. – 1988 – V. 75. – P. 363–365.
161. Nevitt G.A. Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds // J. Exper. Biol. – 2008 – V. 211. – P. 1706–1713.
162. Nevitt G.A., Bonadonna F. Sensitivity to dimethyl sulphide suggests a mechanism for olfactory navigation by seabirds // Biol. Lett. – 2005 – V. 1. – 303–305.
163. Nevitt G.A., Veit R.R., Kareiva P. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds // Nature. – 1995 – V. 376. – P. 680–682.
164. Nievergelt F., Liechti F., Bruderer B. Migratory directions of free-flying birds *versus* orientation in registration cages // J. Exper. Biol. – 1999. – V. 202. – P. 2225–2231.

165. Nießner C., Denzau S., Gross J.C., Peichl L., Bischof H.-J., Fleissner G., Wiltschko W., Wiltschko R. Avian ultraviolet/violet cones identified as probable magnetoreceptors // PLoS ONE. – 2011 – V. 6. – P. e20091.
166. Nießner C., Denzau S., Stapput K., Ahmad M., Peichl L., Wiltschko W., Wiltschko R. Magnetoreception: activated cryptochrome 1a concurs with magnetic orientation in birds // J. Roy. Soc. Interface. – 2013 – V. 10. – P. 20130638.
167. O'Keefe J., Nadel L. The hippocampus as a cognitive map. – Oxford: Oxford University Press, 1978 - 510 p.
168. Pakhomov A., Chernetsov N. Early evening activity of migratory Garden Warbler *Sylvia borin*: compass calibration activity? // J. Ornithol. – 2014 – V. 155. – P. 621–630.
169. Papi F., Fiore L., Fiaschi V., Benvenuti S. Olfaction and homing in pigeons // Ital. J. Zool. – 1972 – V. 6. – P. 85–95.
170. Papi F., Ioalé P., Fiaschi V., Benvenuti S., Baldaccini N. Olfactory navigation of pigeons: the effect of treatment with odorous air currents // J. Comp. Physiol. A. – 1974 – V. 94. – P. 187–193.
171. Parkyn D.C., Austin J.D., Hawryshyn C.W. Acquisition of polarized-light orientation in salmonids under laboratory conditions // Anim. Behav. – 2003 – V. 65. – P. 893–904.
172. Perdeck A. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments // Ardea. – 1958 – V. 46. – P. 1–37.
173. Perdeck A. Orientation of starlings after displacement to Spain // Ardea. – 1967 – V. 55. – P. 194–202.
174. Prinz K., Wiltschko W. Migratory orientation of pied flycatchers: interaction of stellar and magnetic information during ontogeny // Anim. Behav. – 1992 – V. 44. – P. 539–545.
175. Putman N.F., Endres C.S., Lohmann C.M., Lohmann K.J. Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles // Curr. Biol. – 2011 – V. 21. – P. 463–466.
176. Putman N.F., Lohmann K.J., Putman E.M., Quinn T.P., Klimley A.P., Noakes D.L. Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in Pacific salmon // Curr. Biol. – 2013 – V. 23. – P. 312–316.

177. Rabøl J. Star navigation in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* and redstarts *Phoenicurus phoenicurus* // Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift. – 1998 – V. 92. – P. 283–289.
178. Rabøl J., Hansen S., Bardtrum L., Thorup K. Orientation of night-migrating passerines kept and tested in an inverted magnetic field // Ital. J. Zool. – 2002 – V. 69. – P. 313–320.
179. Rappl R., Wiltschko R., Weindler P., Berthold P., Wiltschko W. Orientation behavior of Garden Warblers (*Sylvia borin*) under monochromatic light of various wavelengths // Auk. – 2000. – V. 117. – P. 256–260.
180. Reppert S.M., Zhu H., White R.H. Polarized light helps monarch butterflies navigate // Curr. Biol. – 2004. – V. 14. – P. 155–158.
181. Ritz T., Adem S., Schulten K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // Biophys. J. – 2000. – V. 78. – P. 707–718.
182. Ritz T., Thalau P., Phillips J.B., Wiltschko R., Wiltschko W. Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass // Nature. – 2004. – V. 429. – P. 177–180.
183. Ritz T., Wiltschko R., Hore P., Rodgers C.T., Stapput K., Thalau P., Timmel C.R., Wiltschko W. Magnetic compass of birds is based on a molecule with optimal directional sensitivity // Biophys. J. – 2009 – V. 96. – P. 3451–3457.
184. Rodgers C.T., Hore P.J. Chemical magnetoreception in birds: The radical pair mechanism // PNAS. – 2009 – V. 106. – P. 353–360.
185. Rozhok A. Orientation and navigation in vertebrates. – Berlin: Springer, 2008 – 166 p.
186. Sandberg R. Sunset orientation of robins, *Erithacus rubecula*, with different fields of sky vision // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1991 – V. 28. – P. 77–83.
187. Sandberg R., Bckman J., Moore F.R., Lhmus M. Magnetic information calibrates celestial cues during migration // Anim. Behav. – 2000 – V. 60. – P. 453–462.
188. Sauer E.F., Sauer E.M. Star navigation of nocturnal migrating birds: the 1958 planetarium experiments // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. – 1960 – V. 25. – P. 463–473.
189. Sauer F. Die Sternorientierung nchtlich ziehender Grasmchen (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *currura*). // Zeits. f. Tierpsych. – 1957 – V. 14. – P. 20–70.

190. Schmaljohann H., Rautenberg T., Muheim R., Naef-Daenzer B., Bairlein F. Response of a free-flying songbird to an experimental shift of the light polarization pattern around sunset // *J. Exper. Biol.* – 2013. – V. 216. – P. 1381–1387.
191. Schmidt-Koenig K. Internal clocks and homing // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* – 1960 – V. 25. – P. 389-393.
192. Schmidt-Koenig K. The sun compass // *Experientia.* – 1998 – V. 46. – P. 336–342.
193. 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 – V. 111. – P. 1–5.
194. Semm P., Beason R.C. Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink // *Brain Res. Bull.* – 1990 – V. 25. – P. 735–740.
195. 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 // *Front. Behav. Neurosci.* – 2016 – V. 10. – № 29.
196. Solov'yov I.A., Greiner W. Light-Activated Magnetic Compass in Birds / In *Exciting Interdisciplinary Physics.* – Berlin: Springer, 2013 – P. 481-492.
197. Stapput K., Thalau P., Wiltschko R., Wiltschko W. Orientation of Birds in Total Darkness // *Curr. Biol.* – 2008 – V. 18. – P. 602–606.
198. Taylor D.H., Adler K. The pineal body: site of extraocular perception of celestial cues for orientation in the tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*) // *J. Comp. Physiol. A.* – 1978 – V. 124. – P. 357–361.
199. Thalau P., Ritz T., Stapput K., Wiltschko R., Wiltschko W. Magnetic compass orientation of migratory birds in the presence of a 1.315 MHz oscillating field // *Naturwissenschaften.* – 2005 – V. 92. – P. 86–90.
200. Thorup K., Bisson I.-A., Bowlin M.S., Holland R.A., Wingfield J.C., Ramenofsky M., Wikelski M. Evidence for a navigational map stretching across the continental US in a migratory songbird // *PNAS.* – 2007 – V. 104. – P. 18115–18119.
201. Thorup K., Ortqvist T.E., Rabøl J., Holland R.A., Tøttrup A.P., Wikelski M. Juvenile songbirds compensate for displacement to oceanic islands during autumn migration // *PLoS ONE.* – 2011 – V. 6. – P. 17903.

202. Timmel C.R., Hore P.J. Oscillating magnetic field effects on the yields of radical pair reactions // *Chem. Phys. Lett.* – 1996 – V. 257. – P. 401–408.
203. Todo T., Ryo H., Yamamoto K., Toh H., Inui T., Ayaki H., Nomura T., Ikenaga M. Similarity among the *Drosophila* (6-4) photolyase, a human photolyase homolog, and the DNA photolyase-blue-light photoreceptor family // *Science*. – 1996 – V. 272. – P. 109–112.
204. Tolman E.C. Cognitive maps in rats and men // *Psychol. Review*. – 1948 – V. 55. – № 4. – P. 189–208.
205. Treiber C.D., Salzer M.C., Riegler J., Edelman N., Sugar C., Breuss M., Pichler P., Cadiou H., Saunders M., Lythgoe M., Shaw J., Keays D.A. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons // *Nature*. – 2012 – V. 484. – P. 367–371.
206. Viguiet C. Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme // *Rev. Philos. Fr. Etrang.* – 1882 – V. 14. P. 1–36.
207. Walcott C. The navigation of homing pigeons: Do they use sun navigation? // *NASA Special Publication*. – 1972. – V. 262. – P. 283.
208. Walcott C., Gould J., Kirschvink J. Pigeons have magnets // *Science*. – 1979 – V. 205. – P. 1027–1029.
209. Wallraff H.G. Das Navigationssystem der Vögel: Ein theoretischer Beitrag zur Analyse ungeklärter Orientierungsleistungen (Schriftenreihe Kybernetik). – München, Wien: R. Oldenbourg, 1974 – 136 p.
210. Wallraff H., Kiepenheuer J., Neumann M., Streng A. Homing experiments with starlings deprived of the sense of smell // *Condor*. – 1995 – V. 97. – № 1. – P. 20–26.
211. Wallraff H.G. Avian olfactory navigation: its empirical foundation and conceptual state // *Anim. Behav.* – 2004 – V. 67. – P. 189–204.
212. Wallraff H.G., Andreae M.O. Spatial gradients in ratios of atmospheric trace gases: a study stimulated by experiments on bird navigation // *Tellus B*. – 2000 – V. 52. – P. 1138–1156.
213. Weindler P., Baumetz M., Wiltschko W. The direction of celestial rotation influences the development of stellar orientation in young Garden Warblers (*Sylvia borin*) // *J. Exper. Biol.* – 1997 – V. 200. – P. 2107–2113.
214. Weindler P., Beck W., Liepa V., Wiltschko W. Development of migratory orientation in Pied Flycatchers in different magnetic inclinations // *Anim. Behav.* – 1995 – V. 49. P. 227–234.

215. Weindler P., Böhme F., Liepa V., Wiltschko W. The role of daytime cues in the development of magnetic orientation in a night-migrating bird // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1998a – V. 42. – P. 289–294.
216. Weindler P., Liepa V., Wiltschko W. The direction of celestial rotation affects the development of migratory orientation in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca* // *Ethology.* – 1998b – V. 104. – P. 905–915.
217. Weindler P., Wiltschko R., Wiltschko W. Magnetic information affects the stellar orientation of young bird migrants // *Nature.* – 1996 – V. 383. – P. 158 – 160.
218. Weiss B.P., Kim S.S., Kirschvink J.L., Kopp R.E., Sankaran M., Kobayashi A., Komeili A. Ferromagnetic resonance and low-temperature magnetic tests for biogenic magnetite // *Earth Planet. Sci Lett.* – 2004 – V. 224. – P. 73–89.
219. Weller R., Schrems O., Boddenberg A., Gäb S., Gautrois M. Meridional distribution of hydroperoxides and formaldehyde in the marine boundary layer of the Atlantic (48° N–35° S) measured during the Albatross campaign // *J. Geophysical Research: Atmospheres* (1984–2012). – 2000 – V. 105. – P. 14401–14412.
220. Wikelski M., Arriero E., Gagliardo A., Holland R.A., Huttunen M.J., Juvaste R., Mueller I., Tertitski G., Thorup K., Wild M., and others. True navigation in migrating gulls requires intact olfactory nerves // *Scientific Reports.* – 2015 – V. 5. – P. 17061
221. Willemoes M., Strandberg R., Klaassen R.H., Tøttrup A.P., Vardanis Y., Howey P.W., Thorup K., Wikelski M., Alerstam T. Narrow-front loop migration in a population of the common cuckoo *Cuculus canorus*, as revealed by satellite telemetry // *PloS ONE.* – 2014 – V. 9. – P. e83515.
222. Williams M.N., Wild J.M. Trigeminally innervated iron-containing structures in the beak of homing pigeons, and other birds // *Brain Res.* – 2001 – V. 889. – P. 243–246.
223. Wiltschko R., Gehring D., Denzau S., Nießner C., Wiltschko W. Magnetoreception in birds: II. Behavioural experiments concerning the cryptochrome cycle // *J. Exper. Biol.* – 2014a – V. 217. – P. 4225–4228.
224. Wiltschko R., Kumpfmüller R., Muth R., Wiltschko W. Pigeon homing: the effect of a clock-shift is often smaller than predicted // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1994 – V. 35. – P. 63–73.
225. Wiltschko R., Munro U., Ford H., Stapput K., Thalau P., Wiltschko W. Orientation of migratory birds under ultraviolet light. // *J. Comp. Physiol. A.* – 2014b – V. 200. – P. 339–407.

226. Wiltschko R., Munro U., Ford H., Wiltschko W. Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds // *J. Ornithol.* – 2008 – V. 149. – P. 607–614.
227. Wiltschko R., Thalau P., Gehring D., Nießner C., Ritz T., Wiltschko W. Magnetoreception in birds: the effect of radio-frequency fields // *J. Roy. Soc. Interface.* – 2015 – V. 12. – P. 20141103.
228. Wiltschko R., Wiltschko W. The process of learning sun compass orientation in young homing pigeons // *Naturwissenschaften.* – 1980 – V. 67. P. – 512–514.
229. Wiltschko R., Wiltschko W. Clock-shift experiments with homing pigeons: a compromise between solar and magnetic information? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 2001 – V. 49. – P. 393–400.
230. Wiltschko R., Wiltschko W. Avian Navigation: A Combination of Innate and Learned Mechanisms // *Adv. Stud. Behav.* – 2015 – V. 47. – P. 229–310.
231. Wiltschko W. Further analysis of the magnetic compass of migratory birds / In *Animal migration, navigation, and homing* – Berlin: Springer, 1978. – P. 302–310.
232. Wiltschko W., Balda R.P., Jahnel M., Wiltschko R. Sun compass orientation in seed-caching corvids: its role in spatial memory // *Anim. Cogn.* – 1999 – V. 2. – P. 215–221.
233. Wiltschko W., Gwinner E. Evidence for an innate magnetic compass in garden warblers // *Naturwissenschaften.* – 1974 – V. 61. – P. 406–406.
234. Wiltschko W., Höck H., Merkel F.W. Outdoor experiments with migrating European Robins in artificial magnetic fields // *Z. Tierpsychol.* – 1971 – V. 29. – P. 409–415.
235. Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R. Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds // *Nature.* – 1993 – V. 364. – P. 525–527.
236. Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R. Effect of a magnetic pulse on the orientation of silvereyes, *Zosterops l. lateralis*, during spring migration // *J. Exp. Biol.* – 1998 – V. 201. – P. 3257–3261.
237. Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R. Avian orientation: the pulse effect is mediated by the magnetite receptors in the upper beak // *P. Roy. Soc. B - Biol. Sci.* – 2009 – V. 276. – № 1665. – P. 2227–2232.
238. Wiltschko W., Wiltschko R. Magnetic compass of European robins. // *Science.* – 1972 – V. 176. – № 4030. – P. – 62–64.

239. Wiltschko W., Wiltschko R. The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. I. Autumn experiments with European Warblers (Gen. *Sylvia*) // Z. Tierpsychol. – 1975a – V. 37. – P. 337–355.
240. Wiltschko W., Wiltschko R. The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. II. Spring experiments with European robins (*Erithacus rubecula*). // Z. Tierpsychol. – 1975b – V. 39. – P. 265–282.
241. Wiltschko W., Wiltschko R. Interrelation of magnetic compass and star orientation in night-migrating birds // J. Comp. Physiol. A. – 1976 – V. 109. - P. – 91–99.
242. Wiltschko W., Wiltschko R. Disorientation of inexperienced young pigeons after transportation in total darkness // Nature. – 1981 – V. 291. – P. 433–434.
243. Wiltschko W., Wiltschko R. Migratory orientation of European robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse // J. Comp. Physiol. A. – 1995 – V. 177. - P. – 363–369.
244. Wiltschko W., Wiltschko R. Magnetoreception in birds: two receptors for two different tasks // J. Ornithol. – 2007 – V. 148. – P. 61–76.
245. Wiltschko W., Wiltschko R., Jähnel M. The orientation behaviour of anosmic pigeons in Frankfurt a.M, Germany // Anim. Behav. – 1987 – V. 35. – P. 1324–1333.
246. Winklhofer M., Dylka E., Thalau P., Wiltschko W., Wiltschko R. 2013. Avian magnetic compass can be tuned to anomalously low magnetic intensities // P. Roy. Soc. B - Biol. Sci. – 2013 – V. 280. – P. 20130853.
247. Winklhofer M., Holtkamp-Rötzler E., Hanzlik M., Fleissner G., Petersen N. Clusters of superparamagnetic magnetite particles in the upper-beak tissue of homing pigeons: evidence of a magnetoreceptor // Eur. J. Mineral. – 2001 – V. 13. – P. 659–669.
248. Wu L.-Q., Dickman J.D. Magnetoreception in an avian brain in part mediated by inner ear lagena // Curr. Biol. – 2011 – V. 21. – P. 418–423.
249. Wu L.-Q., Dickman J.D. Neural correlates of a magnetic sense // Science. – 2012 – V. 336. – P. 1054–1057.
250. Xu P., Xiang Y., Zhu H., Xu H., Zhang Z., Zhang C., Zhang L., Ma Z. Wheat cryptochromes: subcellular localization and involvement in photomorphogenesis and osmotic stress responses // Plant Physiol. – 2009 – V. 149. – P. 760–774.

- 251. Zapka M., Heyers D., Hein C.M., Engels S., Schneider N.-L., Hans J., Weiler S., Dreyer D., Kishkinev D., Wild J.M., others. 2009. Visual but not trigeminal mediation of magnetic compass information in a migratory bird // *Nature*. – 2009 – V. 461. – P. 1274–1277.
- 252. Zapka M., Heyers D., Liedvogel M., Jarvis E.D., Mouritsen H. Night-time neuronal activation of Cluster N in a day- and night-migrating songbird // *Eur. J. Neurosci*. – 2010 – V. 32. – P. 619–624.
- 253. Zeil J, Ribi WA, Narendra A. Polarisation Vision in Ants, Bees and Wasps / In *Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences*. – Berlin: Springer, 2014 – P. 41-60.
- 254. Zhu H., Green C.B. A putative flavin electron transport pathway is differentially utilized in *Xenopus* CRY1 and CRY2 // *Curr. Biol*. – 2001 – V. 11. – P. 1945–1949.