

*На правах рукописи*



**ПАХОМОВ АЛЕКСАНДР ФИЛИППОВИЧ**

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

03.02.04 – зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2016

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова и биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН.

**Научный руководитель:**

кандидат биологических наук, доцент  
**Огурцов Сергей Викторович**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук  
**Харитонов Сергей Павлович**  
Институт проблем экологии  
и эволюции им. А.Н.Северцева РАН,  
ведущий научный сотрудник Научно-  
информационного центра кольцевания птиц

кандидат биологических наук  
**Бабушкина Ольга Владимировна**  
Санкт-Петербургский  
государственный университет,  
научный сотрудник кафедры  
зоологии позвоночных

**Ведущая организация:**

**Институт проблем передачи  
информации РАН им. А.А. Харкевича**

Защита диссертации состоится «24» октября 2016 г. в «15» часов «30» минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, д. 1 стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.  
Факс: 8(495) 939-43-09; E-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2016 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 (способностью определять направление движения относительно сторон света) и навигацией (способностью определять свое местоположение относительно цели без сенсорного контакта с ней). В 50-е гг. XX века Г. Крамером была предложена концепция «карты и компаса» (Kramer, 1953), согласно которой птицы во время миграции (или хоминга) должны сначала определить свое местоположение относительно цели движения (этап карты, навигация), а потом направление предполагаемого движения к ней относительно сторон света (этап компаса, ориентация).

Птицы при определении сторон света могут использовать 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). Вопрос о природе навигационной карты птиц остается открытым: накоплены данные, косвенно указывающие, что навигационная система может иметь как магнитную, так и ольфакторную (запаховую) природу. Гипотеза ольфакторной карты имеет ряд убедительных доказательств, полученных в экспериментах по хомингу на голубях и морских птицах (Wallraff et al., 1995; Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009). 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.

Если магнитная карта существует, возникает вопрос, какие именно параметры геомагнитного поля (напряженность, склонение и наклонение) 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). Во многих районах существует проблема определения долготы, которую птицы могут решить, используя для этого склонение. Однако на данный момент нет экспериментальных доказательств того, что птицы способны воспринимать данный параметр магнитного поля.

Способность птиц воспринимать магнитное поле в настоящее время можно считать доказанной. 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 (Zarka et al. 2009), а вторая связана с намагниченными частицами оксидов железа. Локализация магниторецептора на магнитных частицах в точности неизвестна, но предполагается, что он находится в надклювье и иннервируется глазничной ветвью тройничного нерва. Считается, что эта магниторецепторная система возможно участвует в работе магнитной навигационной карты мигрирующих птиц (Kishkinev et al., 2013), однако строгих экспериментальных доказательств этого факта на данный момент не существует.

Существует множество фактов, говорящих в пользу модели бирадикальных реакций (Ritz et al., 2000), объясняющей механизм работы магнитного компаса птиц (см обзоры: Кишкинев, Чернецов, 2014; Liedvogel, Mouritsen, 2009). Однако эта модель имеет ряд теоретических проблем. Слабые осциллирующие поля (влияние которых рассматривается как диагностический метод для выявления наличия в изучаемой системе бирадикальных реакций) малой амплитуды, которая использовалась в ряде экспериментальных работ (Ritz et al., 2004; Thalau et al., 2005), не могут воздействовать на работу магнитного компаса, если исходить из принятой в данный момент модели (Kavokin, 2009). Поэтому наличие эффекта влияния слабых осциллирующих полей на способность птиц ориентироваться по магнитному полю нуждается в независимом подтверждении.

Наличие трех независимых компасных систем (звездной, солнечной и магнитной) говорит об избыточности информации, которую птицы получают от компасов, и предполагает возможность иерархии между компасами. Не исключено, что иерархические связи между компасными системами могут различаться у разных видов (Chernetsov, 2015) и, возможно, у разных популяций одного вида. Полученные в настоящее время данные о взаимоотношении компасов у разных видов не позволяют выявить какие-то закономерности данного явления, что требует дополнительных экспериментов на разных видах и в разных экспериментальных условиях.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состояла в изучении роли магнитного поля в навигации и ориентации у воробьиных мигрантов.

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 смещения по долготе.

- 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.

**Научная новизна.** Настоящая работа, которая посвящена изучению природы навигационной карты мигрирующих птиц и механизму работы магнитного компаса, а также взаимоотношениям различных компасных систем во время миграций, является оригинальным научным исследованием. Впервые было показано, что навигационная карта мигрирующих воробьиных птиц имеет магнитную компоненту, и для определения долготы дальние мигранты, в отличие от ближних, используют один из параметров магнитного поля – склонение. Данные, полученные в экспериментах по виртуальному магнитному смещению птиц с пересеченной глазничной ветвью тройничного нерва, позволяют утверждать, что по данной ветви передается магнитная информация, которая используется птицами при навигации. Подтвержден эффект влияния слабых осциллирующих полей на способность птиц ориентироваться по магнитному полю. Результаты опытов по конфликту компасных систем на садовой славке указывают на доминирующее положение магнитного компаса у данного вида по сравнению с другими компасными системами, что согласуется с результатами ранее проведенных экспериментов на других видах европейских дальних и ближних мигрантов.

**Теоретическая и практическая значимость.** В первую очередь, работа имеет фундаментальный характер. Вопрос о том, как птицы находят дорогу к местам зимовки или размножения, является одним из самых изучаемых в современной орнитологии. Несмотря на более чем полувековую историю активного изучения данной проблемы, в настоящее время нет четкого ответа на вопрос, как птицы находят дорогу во время сезонных миграций. У данного исследования есть и практическое значение. Знание того, как птицы могут определять свое местоположение отличным от человека способом, без использования спутников на околоземной орбите и системы GPS, может привести к появлению и развитию новых методов определения местоположения на поверхности Земли без использования спутниковых систем в любой точке Земли и при любых погодных условиях. Разгадка механизма работы магнитного компаса мигрирующих птиц, основанного на бирадикальных реакциях, может способствовать появлению и бурному развитию компактных квантовых компьютеров.

**Апробация результатов.** Результаты были доложены на Международной конференции «Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника)» (ЗБС МГУ, 2015); 10-ой конференции Европейского союза орнитологов (Бадахос, Испания, 2015); XIV Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Алматы, Казахстан, 2015); Научной конференции «Ориентация и навигация животных» (Москва, 2014); V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2012); Международной аспирантской школе по сенсорной экологии (Лунд, Швеция, 2012); 8-ой конференции Европейского союза орнитологов (Рига, Латвия, 2011).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 10 работ, из которых 3 – в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы (общие положения), физическая и сенсорная основа навигационной карты мигрирующих птиц, механизм работы магнитного компаса, положение магнитного компаса в иерархии компасных систем мигрирующих птиц, заключение, выводы, список опубликованных работ, список литературы. Работа изложена на 129 страницах машинописного текста, включает 31 рисунок, 2 таблицы. Список литературы состоит из 253 наименований, из них 245 на иностранных языках.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **I. ВВЕДЕНИЕ**

В этой главе обоснована актуальность изучаемой проблемы, а также сформулированы цель и задачи работы.

### **II. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

В этой главе рассматриваются теоретические и экспериментальные работы, посвященные изучению природы навигационной карты мигрирующих птиц (рассматриваются гипотезы ольфакторной и магнитной карт, навигации по астрономическим ориентирам, а также использование инфразвука и гравитационного поля при навигации), участия тройничного нерва в работе навигационной карты, компасным системам мигрирующих птиц (магнитной, звездной и солнечной) и их взаимоотношениям. Более подробно рассматриваются магнитный компас и механизм его работы.

### **III. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ (ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ)**

Подробно методика каждого эксперимента описана в главах по каждой из проблем, рассматриваемых в рамках данной диссертации. В данной главе приведены общие для всех

экспериментов положения, такие как место проведения и сроки, а также обработка данных и применяемые статистические методы.

### **Место проведения и сроки**

Эксперименты проводили на Биологической станции «Рыбачий» (Калининградская область, Куршская коса, п. Рыбачий) и на полевом стационаре «Фрингила» в 11 км к югу от главного здания станции. Работу проводили во время осенней и весенней миграций в 2010-2015 гг.

### **Обработка данных и статистические методы**

Для регистрации ориентационного поведения использовали модифицированные конуса Эмлена (Emlen, Emlen, 1966), представляющие 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 в течение всего эксперимента. При анализе ориентации проводили подсчет количества царапин, оставленных птицами на побелке, по 36 секторам (по 10° каждый), при < 40 царапинах птица считалась неактивной в этом тесте.

При анализе ориентации для каждой птицы высчитывали средние значения направления в градусах  $\alpha$ , длины вектора  $r$  и уровень значимости  $p$  по тесту Рейли (отличается ли данное распределение от кругового). Разброс предпочитаемых направлений в контрольной и экспериментальной группах птиц сравнивали при помощи непараметрического теста Мардия-Уотсон-Уиллера. Для статистического анализа использовали программу Oriana 2.02 (Kovach Computing Services, Великобритания).

## **IV. ФИЗИЧЕСКАЯ И СЕНСОРНАЯ ОСНОВА НАВИГАЦИОННОЙ КАРТЫ МИГРИРУЮЩИХ ПТИЦ**

### **4.1. ПРИРОДА НАВИГАЦИОННОЙ КАРТЫ И ЕЁ СВЯЗЬ С ТРОЙНИЧНЫМ НЕРВОМ**

В опытах по виртуальному магнитному смещению, проведенных на австралийских белоглазках и славках-завирушках (Fischer et al., 2003; Henshaw et al., 2010; Deutschlander et al., 2012), было показано, что взрослые особи при имитации смещения в «северную магнитную точку» были дезориентированы при тестировании в круговых аренах, в отличие от молодых. По мнению авторов, данный факт служит доказательством наличия у данных видов магнитной карты. Однако данные исследования являются недостаточно убедительными по ряду причин: 1) 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 этого смещения;

2) авторы работ постоянно перемещали птиц из естественного магнитного поля, в котором их содержали до эксперимента, в искусственное магнитное поле, имитирующее точку смещения во время эксперимента. Таким образом, для птиц в случае, если для определения координат они используют магнитное поле, подобное изменение параметров магнитного поля представляло собой виртуальное перемещение из одной точки в другую на сотни и тысячи километров. Птицы в подобного рода экспериментах должны постоянно находиться в измененном магнитном поле (до и во время ориентационных экспериментов).

На данный момент показано, что интактный (неповрежденный) 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 исследованиях (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 (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 с пересеченной глазничной ветвью тройничного нерва.

#### **4.1.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Работу проводили во время весеннего миграционного сезона (начало мая – первая половина июня) в 2012-2015 гг на полевом стационаре «Фрингилла». В качестве модельного вида была выбрана тростниковая камышевка *Acrocephalus scirpaceus*. Взрослых птиц после поимки при помощи паутинных сетей содержали в индивидуальных клетках (50 x 40 x 40 см) минимум 3-5 дней до первых тестов. Проект был разбит на два этапа: во время первого этапа проверяли гипотезу магнитной навигационной карты, во время второго – участие глазничной ветви тройничного нерва в её работе.

##### **I этап**

Птиц ( $n = 17$ ) тестировали в двух условиях: контроль и при виртуальном магнитном смещении. В контрольных условиях птицы имели доступ ко всем астрономическим ориентирам и естественному магнитному полю Куршской косы (параметры поля: напряженность 50100 нТл, склонение  $+5.5^\circ$ , наклонение  $70^\circ$ ). После 3-5 тестов каждой особи в контроле и получения значимого среднего направления всей группы экспериментальных птиц проводили виртуальное магнитное смещение – птиц помещали в измененное магнитное поле, имитирующее поле, характерное для окрестностей Звенигородской биостанции МГУ имени М. В. Ломоносова в Московской области (напряженность 52000 нТл, склонение  $+10^\circ$ , наклонение  $72.2^\circ$ ). Для

создания искусственного магнитного поля использовалась колючая система Меррита, представляющей собой куб со стороной 2 м. При виртуальном магнитном смещении птиц содержали и тестировали внутри колец. Таким образом, птицы не покидали искусственное магнитное поле от начала до окончания эксперимента.

Тестирование птиц в конусах Эмлена проводили после окончания навигационных сумерек, когда солнце опускалось на  $12^\circ$  ниже уровня горизонта и более. Каждый тест продолжался 40 мин. Методика обработки данных, полученных в конусах Эмлена, подробно описана в разделе Материалы и методы (общие положения).

## **II этап**

Методика второго этапа была аналогична первому, однако после контрольных тестов птиц ( $n = 34$ ) разделили на две группы – ложнооперированные и оперированные птицы. У оперированных птиц ( $n = 16$ ) проводили билатеральное пересечение глазничной ветви тройничного нерва (вырезался кусок длиной около 2 мм) под общим наркозом. Ложнооперированные птицы ( $n = 18$ ) подвергались аналогичной операции, но без финальной стадии – пересечения самого нерва. После операции птиц содержали в клетках в течение минимум 3-5 дней, после чего помещали в индивидуальные клетки, находящиеся в искусственном магнитном поле, создаваемом магнитными кольцами. Параметры искусственного магнитного поля имитировали параметры поля, характерного для окрестностей ЗБС МГУ.

Процедура проведения ориентационных экспериментов была аналогично методике тестов, проводившихся во время первого этапа. 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**

### **4.1.2.1. Магнитная карта птиц существует**

Взрослые тростниковые камышевки во время весенней миграции ориентировались 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 (здесь и далее 95% CI) равен  $7^\circ$ – $43^\circ$ ; рис. 1, А). В искусственном магнитном поле птицы изменили направление ориентации с северо-востока на северо-запад ( $\alpha = 298^\circ$ ,  $r = 0.52$ ,  $p < 0.008$ ,  $n = 17$ , 95% CI равен  $264^\circ$ – $332^\circ$ ; рис.1, 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 Подмоскovie (критерий Марджия-Уотсона-Уиллера:  $W = 11.66$ ,  $p = 0.003$ ; 99%-ые доверительные интервалы (здесь и далее 99% CI) не перекрываются: 99% CI для поля Куршской косы равен  $2^{\circ}$ – $48^{\circ}$ , для поля ЗБС МГУ  $253^{\circ}$ – $343^{\circ}$ ). Ориентация камышевок в искусственном поле была неотличима от ориентации птиц, которые были реально перемещены в Московскую область в рамках более ранних экспериментов на данном виде (Chernetsov et al., 2008).

Результаты опытов по виртуальному магнитному смещению с Куршской косы в Подмоскovie показали, что у 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). Было показано, что при физическом перемещении с Куршской косы в Подмоскovie взрослые тростниковые камышевки компенсируют смещение на 1000 км на восток, что говорит о наличии у тестируемого вида навигационных способностей. В опытах по виртуальному смещению при изменении только параметров магнитного поля мы добились аналогичного эффекта: птицы изменили свое направление с северо-восточного (при тестировании в поле Куршской косы) на запад-северо-западное (при тестировании в поле Московской области). При этом 95% CI в рассматриваемых исследованиях (виртуальное магнитное смещение и реальное физическое) в контрольных и экспериментальных условиях перекрываются, что говорит в пользу того, что птиц в данных экспериментах одинаково реагируют как на физическое перемещение с миграционной трассы, так и на виртуальное путем изменения только магнитного поля.

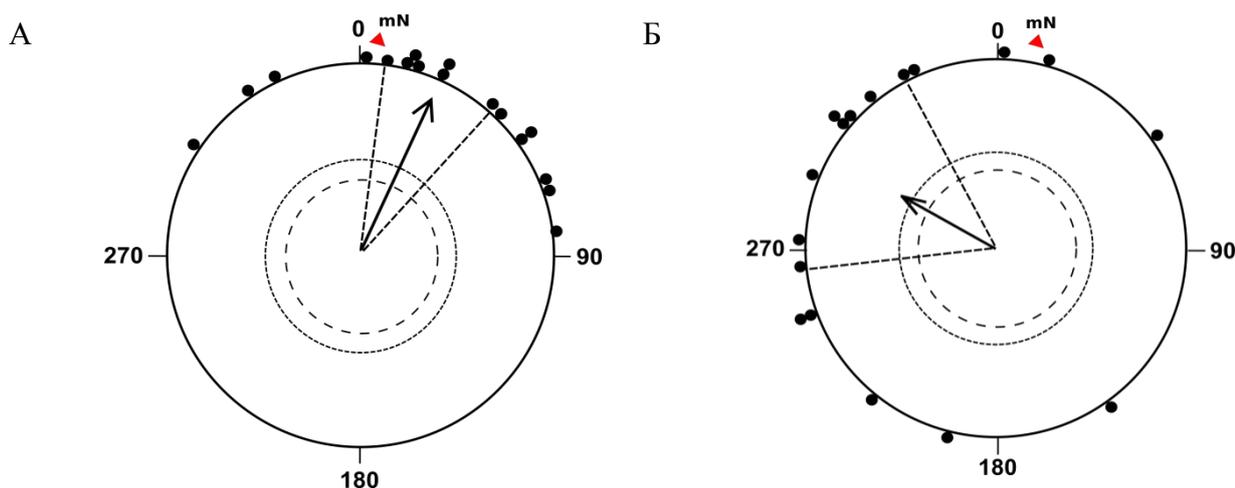


Рис 1. Ориентация тростниковых камышевок в магнитном поле Куршской косы (А) и Звенигорода (Б). Черные кружки обозначают среднее направление активности каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги показывают соответственно 5 %-ый и 1 %-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии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

Это первое прямое экспериментальное доказательство, что птицы могут использовать при навигации во время сезонных миграций параметры магнитного поля, то есть их навигационная карта действительно имеет магнитную природу. Ранее это было показано для ракообразных, морских черепах и рыб (Boles, Lohmann, 2003; Lohmann, Lohmann, 2006; Putman et al., 2011, 2013).

#### **4.1.2.2. Участие тройничного нерва в работе навигационной карты воробьиных мигрантов**

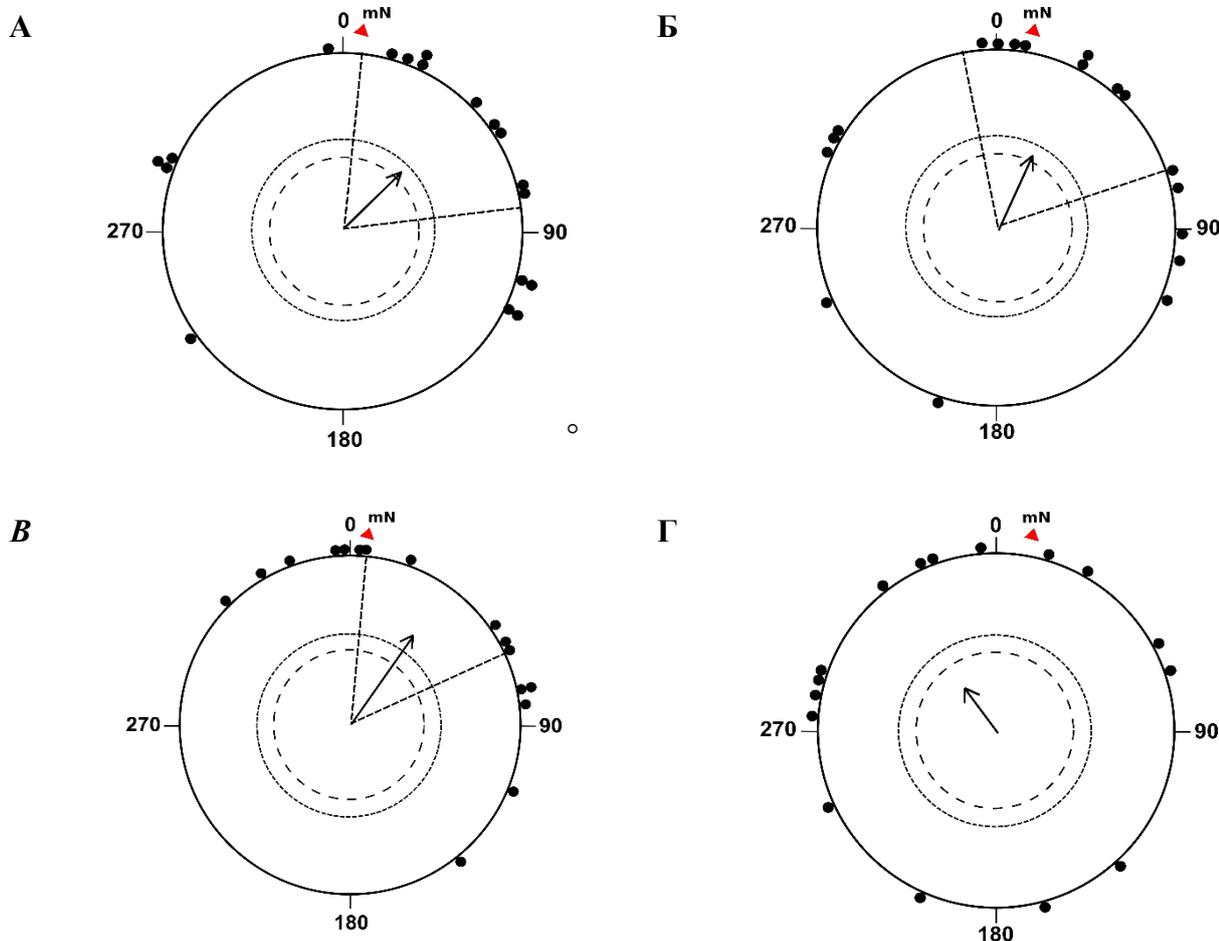
И ложнооперированные, и оперированные птицы в контрольных условиях ориентировались северо-восточном миграционном направлении (ложнооперированные птицы:  $\alpha = 36^\circ$ ,  $r = 0.64$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 16$ , 95% CI равен  $8^\circ$ – $63^\circ$ ; рис. 2,А; оперированные птицы ( $\alpha = 43^\circ$ ,  $r = 0.47$ ,  $p = 0.016$ ,  $n = 18$ , 95% CI равен  $6^\circ$ – $81^\circ$ ; рис. 2,В). Как мы видим, доверительные интервалы этих двух направлений пересекаются. При тестировании в условиях виртуального магнитного смещения в Подмосковье птицы с прооперированной ветвью тройничного нерва продолжали ориентироваться в северо-восточном миграционном направлении ( $\alpha = 25^\circ$ ,  $r = 0.45$ ,  $p = 0.024$ ,  $n = 18$ , 95% CI равен  $345^\circ$ – $64^\circ$ ; рис. 2,Б), а ложнооперированные птицы оказались дезориентированы ( $\alpha = 323^\circ$ ,  $r = 0.33$ ,  $p = 0.18$ ,  $n = 16$ ; рис. 2,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 следует обратить внимание, что как в экспериментах с интактными (не подвергавшихся операции) птицами (рис. 1), так и в экспериментах с прооперированным нервом (рис. 2), разброс предпочитаемых птицами направлений в контрольных условиях меньше, чем в измененном магнитном поле. Данный факт указывает на то, 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. Если мы сравним ориентацию оперированных птиц с ориентацией интактных птиц в поле Куршской косы и оперированных птиц в поле Подмосковья в опытах по физическому и виртуальному смещению на данном виде, то окажется, что эти направления не отличаются и 95% CI выборки перекрываются (критерий Мардия-Уотсона-Уилера:  $W = 6.23$ ,  $p = 0,044$ ; 95% CI для оперированных птиц равен  $345^\circ$ – $64^\circ$ , а для интактных птиц  $264^\circ$ – $332^\circ$ ). Это означает, что птицы с пересеченной глазничной ветвью тройничного нерва неспособны к тому, чтобы определить, что они были виртуально смещены с миграционной трассы на восток и компенсировать это магнитное смещение. Результаты ранее проведенных нейробиологических исследований и поведенческих экспериментов (Heyers et al., 2010; Kishkinev et al., 2013; Lefeldt et al., 2014) вместе с результатами по виртуальному магнитному смещению (см предыдущий раздел) и опытами по пересечению тройничного нерва позволяют говорить о том, что

глазничная ветвь тройничного нерва вероятнее всего участвует в передаче магнитной информации и работе магнитной навигационной карты воробьиных мигрантов.

**п. Рыбачий (Куршская коса, Россия)**

**ЗБС МГУ (Подмосковье, Россия)**



*Рис. 2. Ориентация взрослых оперированных (А, Б) и ложнооперированных (В, Г) тростниковых камышевок в магнитном поле Куршской косы (Калининградская область) и поле, имитирующем магнитное поле в окрестностях ЗБС МГУ (Московская область). 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.*

**4.2. КОМПОНЕНТЫ НАВИГАЦИОННОЙ КАРТЫ**

Как было показано выше, тростниковые камышевки способны использовать магнитное поле для того, чтобы определить свое местоположение. Для определения широты они потенциально могут использовать наклонение или напряженность, значения которых меняются при движении от полюса к экватору и обратно, в то время как единственным параметром магнитного поля, который изменяется вдоль оси «запад-восток» и может служить маркером долготы, является склонение. И чтобы использовать склонение для определения долготы,

птицам потенциально необходим только магнитный компас, расположенный в сетчатке глаза, и один из астрономических компасов (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. Для проверки гипотезы использования птицами склонения для определения долготы были проведены эксперименты по виртуальному магнитному смещению (изменение склонения) на воробьиных мигрантах.

#### **4.2.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Эксперименты были выполнены во время осенней миграции с начала августа по конец октября в 2014-2015 гг. 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).

Каждую птицу по 3-5 раз 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. По окончании экспериментов в контрольных условиях птиц помещали в индивидуальные клетки, расположенные внутри магнитных колец системы Меррита. В экспериментальных условиях тростниковых камышевок и зарянок тестировали в магнитном поле, характерном для города Данди в северной Шотландии (напряженность  $\approx 50100$  нТл, склонение  $-3,5^\circ$ , наклонение  $70^\circ$ ). Таким образом, параметры поля отличались от поля Куршской косы только по одному параметру – склонению.

Процедура проведения ориентационных экспериментов была аналогично методике тестов, описанной в разделе Материалы и методы в главе по изучению природы карты. Общее количество проведенных тестов на тростниковых камышевках 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 на зарянках в контрольных условиях: 105 (2014-2015 гг.); при виртуальном магнитном смещении: 114 (2014-2015 гг.).

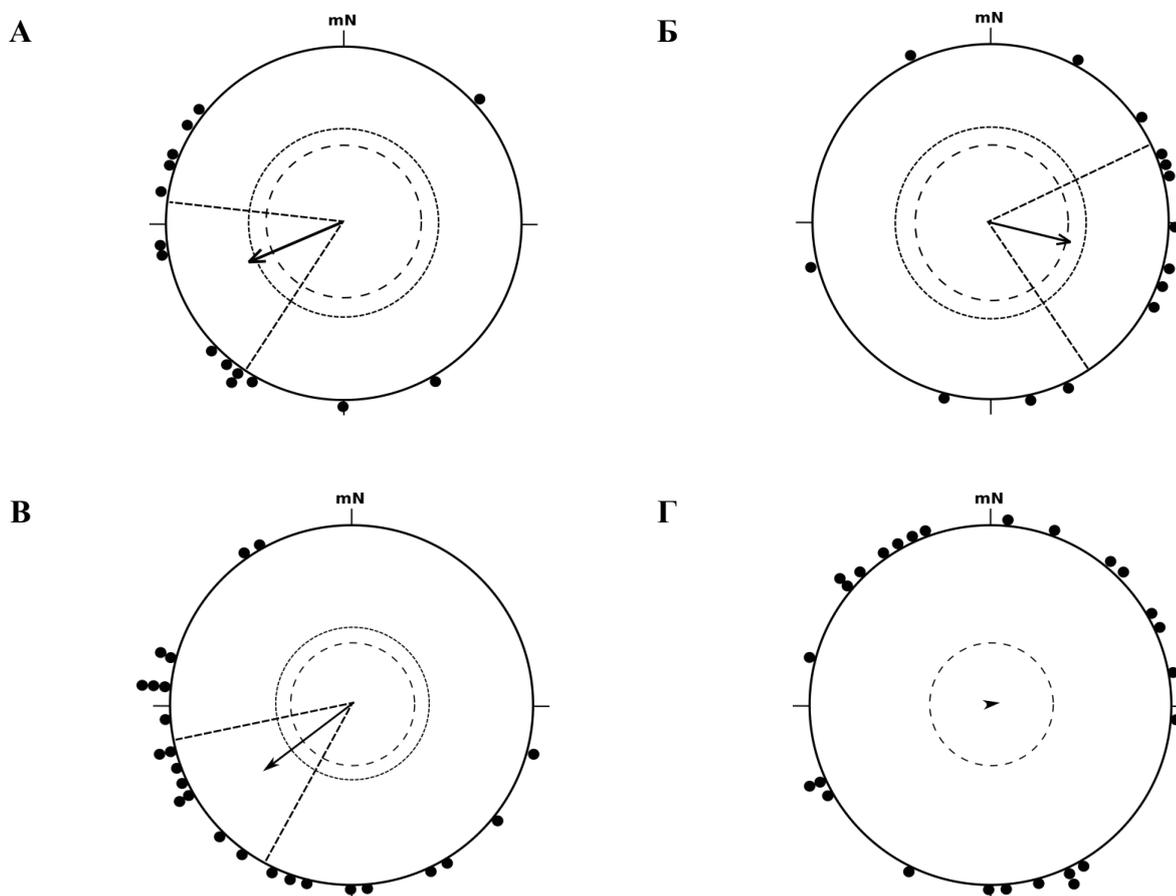
#### **4.2.2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

И взрослые, и молодые тростниковые камышевки в поле Куршской косы (контрольные условия) ориентировались во время осенней миграции в юго-западном миграционном направлении (взрослые:  $\alpha = 248^\circ$ ,  $r = 0.59$ ,  $n = 15$ ,  $p = 0.004$ , 95% CI равен  $216^\circ$ – $279^\circ$ , рис 3,А; молодые:  $\alpha = 233^\circ$ ,  $r = 0.6$ ,  $n = 25$ ,  $p < 0.001$ , 95% CI равен  $210^\circ$ – $256^\circ$ , рис 3,В). При имитации магнитного поля северной Шотландии те же взрослые птицы изменили направление с юго-западного на юго-восточное ( $\alpha = 105^\circ$ ,  $r = 0.51$ ,  $n = 15$ ,  $p = 0.017$ , 95% CI равен  $65^\circ$ – $144^\circ$ ; рис 3,Б). Доверительные интервалы в контрольных условиях и при виртуальном смещении не

перекрываются. Эти два направления статистически отличаются друг от друга (критерий Мардия-Уотсон-Уиллера:  $W = 13.7$ ,  $p = 0.001$ ). В отличие от взрослых молодые камышевки в поле северной Шотландии были дезориентированы ( $\alpha = 87^\circ$ ,  $r = 0.036$ ,  $n = 25$ ,  $p = 0.97$ ; рис 3,Г).

**п. Рыбачий (Куршская коса, Россия)**

**г. Данди (северная Шотландия)**

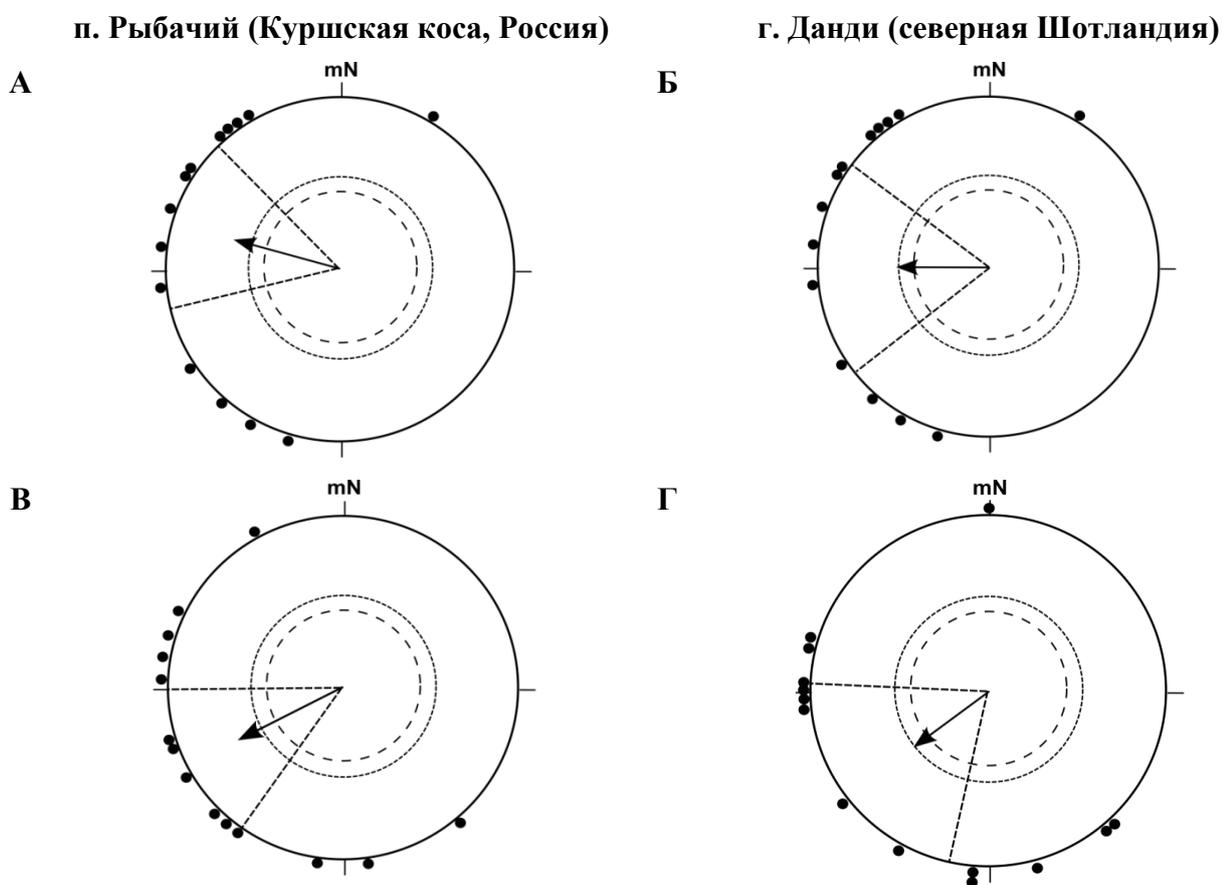


*Рис. 3. Ориентация взрослых (А, Б) и молодых (В, Г) тростниковых камышевок в магнитном поле Куршской косы (Калининградская область, Россия) и поле, имитирующем магнитное поле в окрестностях города Данди в северной Шотландии (Великобритания). Черные кружки обозначают ориентацию каждой птицы. Внутренний и внешний пунктирные круги показывают соответственно 5%-ый и 1%-ый уровни значимости теста Рейли. Радиальные пунктирные линии ограничивают 95%-ый доверительный интервал. mN – направление на магнитный север.*

При виртуальном магнитном смещении зарядок 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% CI =  $252^\circ$ – $308^\circ$ ; рис. 4,А), в измененном магнитном поле продолжали ориентироваться в том же направлении ( $\alpha = 269^\circ$ ,  $r = 0.54$ ,  $n = 14$ ,  $p = 0.014$ , 95% CI =  $232^\circ$ – $307^\circ$ ; рис. 4,Б). Эти два направления статистически не различаются (критерий Мардия- Уотсона-Уиллера:  $W = 0.59$ ,  $p =$

0.75), при этом перекрываются не только 95%, но и 99% 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 (в поле Куршской косы:  $\alpha = 242^\circ$ ,  $r = 0.68$ ,  $n = 14$ ,  $p < 0.001$ , 95% CI равен 215°–270, рис. 4,В; в поле Шотландии:  $\alpha = 233^\circ$ ,  $r = 0.52$ ,  $n = 14$ ,  $p = 0.02$ , 95% CI равен 193°–273°, рис. 4,Г). Аналогично тому, что было показано взрослыми зарянками, ориентация молодых особей в поле Куршской косы и 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°).



*Рис. 4. 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, mN – направление на магнитный север.*

В отличие от весенних опытов на тростниковых камышевках, когда при имитации физического смещения в Подмоскowie мы меняли все три параметра магнитного поля, в данном случае магнитные поля выбранных нами мест отличались только по одному параметру – склонению (Куршская коса:  $+5,5^\circ$ ; Северная Шотландия:  $-3^\circ$ ). В результате нами впервые были получены доказательства того, что птицы способны использовать значения склонения для определения долготы: 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 таким образом смещение. Если бы наша гипотеза была неверна, то птицы в поле Куршской косы и северной Шотландии ориентировались бы одинаково (в юго-западном направлении). Именно так повели себя взрослые зарянки: при виртуальном магнитном смещении 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 (камышевка) и ближних (зарянка) мигрантов может по-разному работать навигационная карта, и возможно 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. Однако молодые тростниковые камышевки оказались дезориентированными в этих условиях. Это может быть связано с тем, что молодые камышевки были виртуально перенесены в нетипичное для особей данной популяции место, с такими параметрами магнитного поля, с которыми они, в отличие от взрослых, ранее ни разу не сталкивались. Кроме этого, результаты опытов по жиронакоплению при имитации смещения к экологическим барьерам (Fransson et al., 2001, Kullberg et al., 2003, 2007) указывают на то, что у молодых особей, несмотря на отсутствие полноценной навигационной карты, существуют магнитные «реперные» точки, по которым может происходить контроль миграционного пути. Если 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, что мы наблюдали в наших осенних экспериментах на дальнем ночном мигранте.

Нам удалось выяснить некоторые особенности навигационной карты мигрирующих птиц. Во-первых, наши данные позволяют утверждать, что у дальних мигрантов, а именно у тростниковой камышевки, навигационная карта является магнитно-астрономической, а для определения долготы они используют один из параметров магнитного поля (склонение). Во-вторых, результаты весенних экспериментов по виртуальному магнитному смещению и пересечению глазничной ветви тройничного нерва совместно с данными ранее проведенных нейробиологических исследований (Heyers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014) указывают на то, что по тройничному нерву передается информация о параметрах магнитного поля, которая используется в работе магнитной карты.

## **V. МЕХАНИЗМ РАБОТЫ МАГНИТНОГО КОМПАСА**

Одна из моделей, которая описывает механизм работы магнитного компаса – «модель бирадикальных реакций» (Ritz et al., 2000). Данная модель имеет множество косвенных доказательств (Кишкинев, Чернецов, 2014). Согласно предположениям авторов этой модели, нарушение ориентации птиц при воздействии слабого осциллирующего поля считается диагностическим методом, подтверждающим эту модель. Хотя данная теоретическая модель объясняет многие свойства магнитного компаса, есть мнение, что именно факт влияния слабых осциллирующих полей не позволяет принять эту модель в том виде, в котором она существует в данный момент. Она не способна объяснить эффект влияния столь слабых осциллирующих полей на способность птиц ориентироваться на основании информации, получаемой от магнитного компаса (Kavokin, 2009). Все работы, в которых было показано наличие данного эффекта на мигрирующих птицах, были проведены в одной лаборатории на одном виде, поэтому для подтверждения или опровержения этого факта были проведены опыты, но на другом виде (садовой славке) и в другой миграционный сезон (осень вместо весны).

### **5.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Эксперименты проводили во время осенней миграции с начала августа по конец сентября в 2013-2015 гг. В качестве модельного вида была выбрана садовая славка ( $n = 19$  в 2013 г,  $n = 22$  в 2014 г и  $n = 16$  в 2015 г).

#### **Экспериментальные процедуры**

Эксперимент был разбит на два этапа: контрольные тесты и этап воздействия слабого осциллирующего магнитного поля.

##### **I этап: контрольные тесты.**

Во время первого этапа птиц тестировали в естественном магнитном поле в клетках, закрытых сверху плексигласовым (молочным) стеклом для предотвращения доступа к астрономическим ориентирам (звездам).

## **II этап: тесты в условиях воздействия слабых осциллирующих полей.**

После 3-5 опытов в контрольных условиях птиц тестировали при воздействии слабого осциллирующего поля. Для создания осциллирующего магнитного поля частотой 1,403 МГц и силой 1, 7, 20 и 190 нТл использовали кольца диаметром 0,75 м с намотанным на него коаксиальным кабелем (2x2,5мм, 50 Ом), соединенный с генератором высокочастотных сигналов Г4-158. Параметры осциллирующего поля проверяли до и после ориентационных экспериментов при помощи цифрового осциллографа SDS 200A (SoftDSP, Южная Корея), соединенного с компьютером. Клетки Эмлена, закрытые сверху плексигласовым стеклом, 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° (для более эффективного воздействия осциллирующего поля на способность спина электрона менять свое направление [Thalau et al, 2005]).

Общее количество проведенных тестов в контрольных условиях: 222 (2013 г.), 299 (2014 г.) и 263 (2015 г.). Общее количество проведенных тестов в условиях воздействия осциллирующих магнитных полей: 86 (2013 г.), 157 (2014 г.) и 183 (2015 г.).

## **5.2. 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% CI равен  $231^\circ$ – $264^\circ$ ; рис 5,А; в 2014 году:  $\alpha = 190^\circ$ ,  $n = 22$ ,  $r = 0.39$ ,  $p = 0.033$ , 95% CI равен  $140^\circ$ – $231^\circ$ ; рис 5,В; в 2015 году:  $\alpha = 206^\circ$ ,  $n = 16$ ,  $r = 0.45$ ,  $p = 0.033$ , 95% CI равен  $164^\circ$ – $247^\circ$ ; рис 5,Е). При воздействии слабых осциллирующих полей птицы при тестировании в поле с амплитудой 190 нТл в клеточных условиях оказались дезориентированы ( $\alpha = 236^\circ$ ,  $n = 18$ ,  $r = 0.22$ ,  $p = 0.414$  рис 5,Б). 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 в 2014 году (20 нТл:  $\alpha = 129^\circ$ ,  $n = 13$ ,  $r = 0.026$ ,  $p = 0.992$ , рис 5,Г; 7 нТл:  $\alpha = 256^\circ$ ,  $n = 16$ ,  $r = 0.056$ ,  $p = 0.952$ ; рис 5,Д) и в 2015 году (1 нТл:  $\alpha = 71^\circ$ ,  $n = 16$ ,  $r = 0.3$ ,  $p = 0.3$ , рис 5,Ё; 7 нТл:  $\alpha = 191^\circ$ ,  $n = 15$ ,  $r = 0.3$ ,  $p = 0.26$ , рис 5,Ж).

Результаты показали, что садовые славки, которые ориентируются в естественном магнитном поле под «молочным» стеклом, были дезориентированы при воздействии осциллирующего поля с частотой 1,403 МГц при различных амплитудах поля (1, 7, 20 и 190 нТл). Ранее было показано, что зарянки при частоте 1,315 МГц и естественной напряженности магнитного поля в 46000 нТл были дезориентированы при амплитуде осциллирующего поля от 15 до 150 нТл, но сохраняли ориентацию в миграционном направлении при 5 нТл (Ritz et al.,

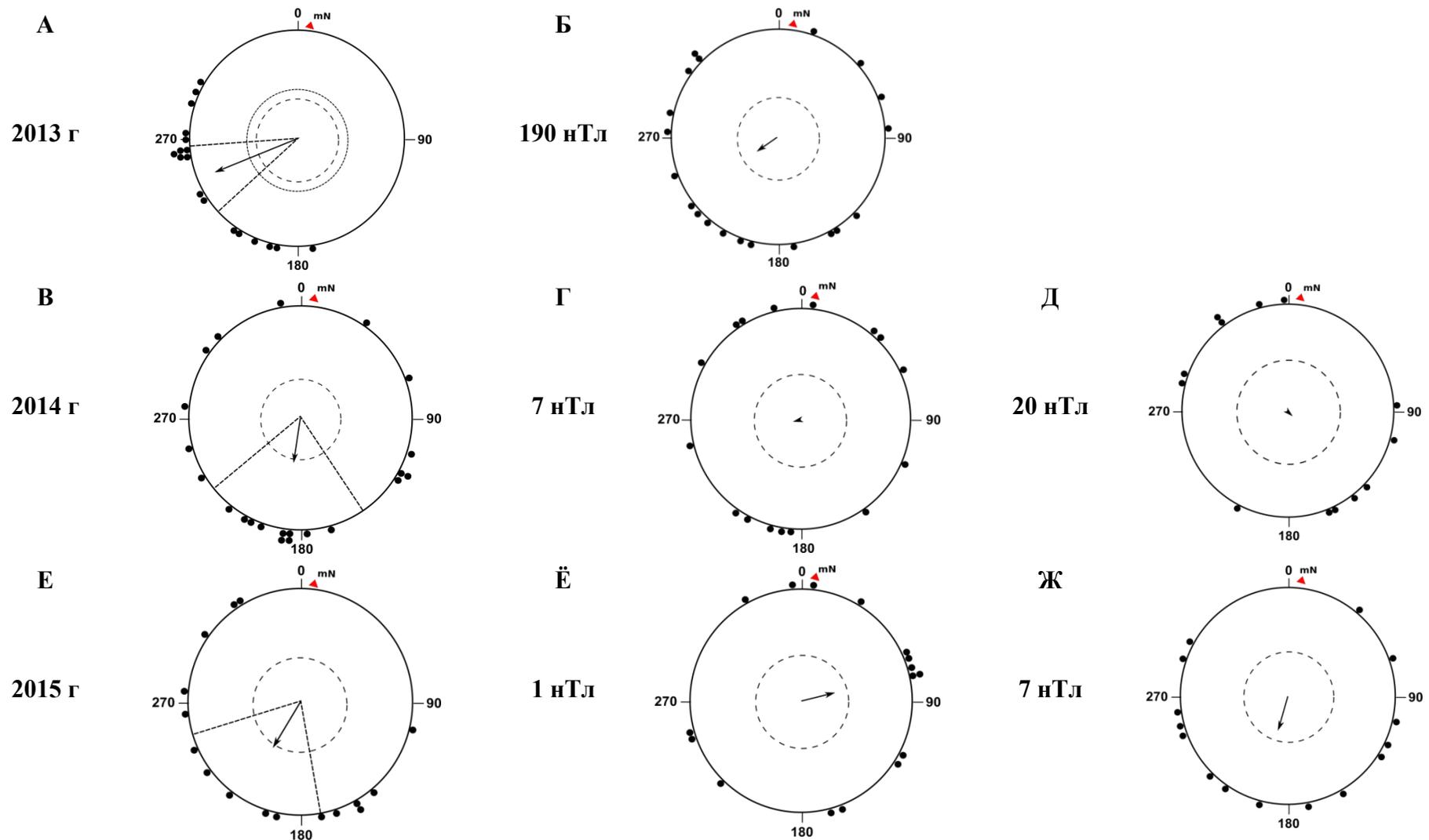


Рис. 5. Ориентация садовых славков в контрольных условиях (А, В и Г) и при воздействии осциллирующих полей частотой 1,403 МГц и амплитудой 1 нТл (Ё, 2014 год), 7 нТл (Г, 2014 год и Ж, 2015 год), 20 нТл (Д, 2014 год) и 190 нТл (Б, 2013 год). Черные кружки - среднее направление каждой птицы. Внутренний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

2009). По мнению авторов этой статьи, очень слабые осциллирующие поля (5 нТл и меньше) не способны влиять на бирадикальные реакции, в то время как в наших экспериментах на садовой славке птицы продолжали показывать дезориентацию при очень низких значениях амплитуды – всего 1 и 7 нТл.

Таким образом, мы подтвердили результаты ранее опубликованных работ, указывающие на наличие деструктивного влияния осциллирующих полей на способность птиц ориентироваться по магнитному полю (Ritz et al., 2004, 2009; Thalau et al., 2005). В отличие от работ, которые были проведены на ближнем мигранте (зарянка) во время весеннего миграционного сезона, в наших экспериментах мы показали эффект воздействия слабых осциллирующих полей 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. Во-вторых, деструктивное воздействие осциллирующего поля на работу магнитного компаса наблюдается при более низких амплитудах, чем это было показано ранее на другом виде. Результаты наших опытов вместе с данными экспериментов на зарянках (Ritz et al., 2004, 2009; Thalau et al., 2005) говорят о том, что в основе механизма работы магнитного компаса лежат бирадикальные реакции, что согласуется с моделью, предложенная Ритцем и его коллегами (Ritz et al., 2000). Однако теоретические замечания к рассматриваемой нами модели (Kavokin, 2009; Kavokin et al., 2014) указывают на то, 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**

До начала первой в своей жизни миграции (в премиграционный период) молодые птицы отдают предпочтение астрономическим компасам (звездному и солнечному), в то время как во время самой миграции наблюдается более сложная картина. Астрономические компаса доминируют над магнитным компасом у североамериканских видов (Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006b, 2007, 2009), в то время как европейские виды отдают предпочтение разным компасным системам. На данный момент нет четкой картины взаимоотношений между компасами у европейских мигрантов, что частично может быть 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.

### **6.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Эксперименты проводили во время осенней миграции с начала августа по конец сентября в 2014 году. В качестве модельного вида была выбрана садовая славка ( $n = 12$ ).

Садовых славок тестировали в двух условиях: контроль и ситуация конфликта компасов. При конфликте компасов птиц помещали в клетки Эмлена, которые были установлены внутри магнитных колец системы Гельмгольца, представляющих собой куб со стороной 1 м. При помощи магнитных колец проводили поворот горизонтальной составляющей магнитного поля на  $120^\circ$  по часовой стрелке, в результате магнитный север был расположен на юго-востоке. Таким образом, создавалась конфликтная ситуация, когда магнитный компас птиц предоставлял птице ложную информацию о сторонах света, а солнечный – правдивую. Птиц помещали в ситуацию конфликта компасов за 20 мин до заката и держали 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 птиц тестировали в естественном магнитном поле ещё в течение 2 часов. В контрольных условиях клетки Эмлена с птицами помещали в деревянные макеты магнитных колец. Если птицы калибруют свой магнитный компас по информации от солнца или поляризованного света на закате, как это было показано в работах на североамериканских видах (Cochran et al., 2004), то они должны изменить направление своей активности в конусах примерно на  $120^\circ$  против часовой стрелки по сравнению с контролем. Если же магнитный компас доминирует над астрономическими компасами, то птицы будут продолжать ориентироваться в том же направлении, что и в контрольных условиях.

Для анализа ориентации регистрацию активности птиц в клетках Эмлена проводили при помощи инфракрасных видеокамер, для анализа данных использовали специализированную программу BirdOriTrack (Muheim et al., 2014).

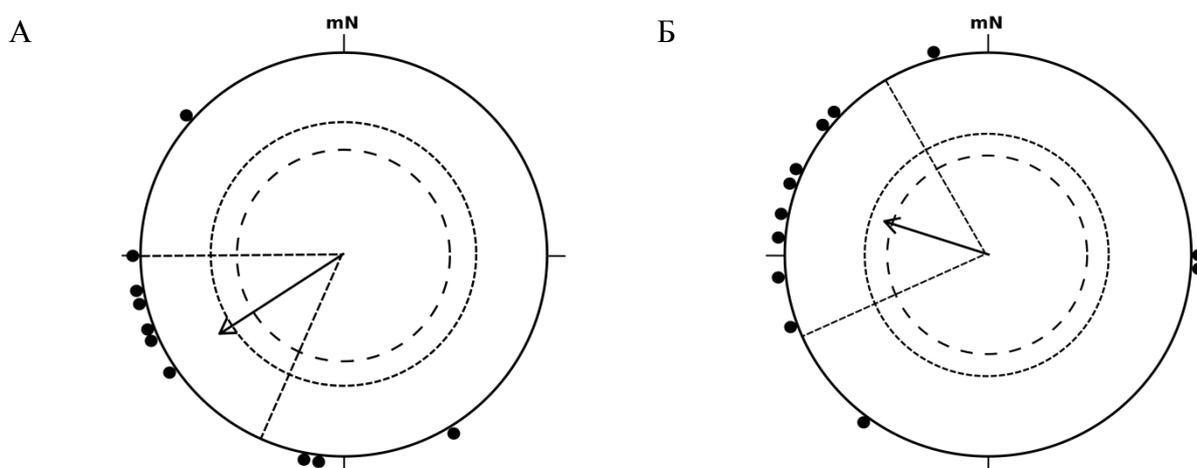
Общее количество проведенных тестов в контрольных условиях равно 40, в условиях конфликта компасов – 45.

## **6.2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

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% CI равен  $205\text{--}271^\circ$ ; рис 6,А). После экспозиции в конфликтных условиях садовые славки ориентировались в западно-северо-западном направлении ( $\alpha = 288^\circ$ ,  $n = 12$ ,  $r = 0.54$ ,  $p = 0.03$ ; 95% CI равен  $247\text{--}329^\circ$ ; рис 6,Б), а не повернули на  $120$  градусов против часов стрелки на юго-восток, как они если бы калибровали свой магнитный компас по солнечному. Критерий Мардия-Уотсона-Уиллера указывает на

отсутствие статистически значимых различий между ориентацией птиц в контрольных и экспериментальных условиях ( $W = 6,193$ ,  $p = 0,05$ ). Ориентация птиц, которые находились 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, которое ранее было показано для певчих дроздов, австралийских белоглазок, обыкновенных каменок и садовых словок (Wiltschko et al., 2008; Chernetsov et al., 2011; Schmaljohann et al., 2013; 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 разными значениями магнитного склонения, регулярно должны сверять показания магнитного компаса с информацией от астрономического. Другие виды, которые мигрируют на короткие и



*Рис. 6. 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.*

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 дистанции над сушей, не пересекая экологических барьеров, и для птицы, совершающей дальние перелеты над сушей и морем. Для ближних мигрантов ошибка в выборе направления на несколько градусов не повлияет на выживаемость особи, а для дальних мигрантов, например, летящих к определенному небольшому острову в океане, 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).

## **VII. ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В процессе работы над диссертацией удалось найти ответы на некоторые вопросы, связанные с ориентацией и навигацией птиц во время миграций. Во-первых, до недавнего времени существовали лишь косвенные свидетельства того, 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 наших 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. Было показано, что птицы, а именно взрослые тростниковые камышевки, могут использовать один из параметров магнитного поля, склонение, для определения долготы, в то время как взрослые зарянки такой способностью не обладают. То факт, что некоторые виды птиц могут использовать склонение, говорит о том, что навигационная карта воробьиных мигрантов является не чисто магнитной, а магнитно-астрономической. Различия между камышевками и зарянками могут указывать на то, 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. Следует подчеркнуть, 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 определению 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 км (Kishkinev et al., 2013). 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). Все эти данные позволяют нам предполагать, 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 в концепции «карты и компаса»), когда происходит определение направления к цели относительно сторон света и следование ему во время миграционного полета. Одна из моделей, объясняющая ее работу, является модель бирадикальных реакций (Ritz et al., 2000), для которой имеются многочисленные косвенные доказательства. Однако данная модель имеет ряд теоретических проблем (Kavokin, 2009): она не может объяснить наличие эффекта влияния очень слабых осциллирующих полей. 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 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. Магнитный компас у садовых славков занимает главенствующее положение в иерархии компасных систем, о чем говорит 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 относительно стабильным во времени и, по большей части, в пространстве источником информации, магнитное поле используется птицами в работе навигационной системы, что мы видим на примере тростниковой камышевки, обладающей

магнитно-астрономической картой. Кроме этого, 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. Кобылку Д.С., Лощагиной Ю.А., Литвинчук Ю.С., Четвериковой Р.С., Лубковской Р.С. за помощь в проведении ориентационных экспериментов. Мухину А.Л. и Шапаронову В.В. за комментарии и замечания по тексту диссертации. Доминику Хайерсу за помощь в проведении операций по пересечению глазничной ветви тройничного нерва. Всем сотрудникам Биологической станции «Рыбачий» за помощь и поддержку во время работы над диссертацией.

### **X. СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

**Статьи в научных журналах, рекомендованных ВАК:**

- 1) **Pakhomov A.** Early evening activity of migratory Garden Warbler *Sylvia borin*: compass calibration activity? / **A. Pakhomov**, N. Chernetsov // 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 / K. Kavokin, N. Chernetsov, **A. Pakhomov**, J. Bojarinova, D. Kobylkov, B. Namozov // The Journal of Royal Society Interface. – 2014. – V. 11 – P. 20140451.

3) Kishkinev D. Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement / D. Kishkinev, N. Chernetsov, **A. Pakhomov**, D. Heyers, H. Mouritsen // 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? / **A. Pakhomov**, N. Chernetsov // 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? / **A. Pakhomov**, N. Chernetsov // 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 / **А.Ф. Пахомов**, Н.С. Чернецов // 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 / К.В. Кавокин, Н.С. Чернецов, **А.Ф. Пахомов**, Ю.Г. Бояринова, Д.С. Кобылков, Б.Р. Намозов // 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 / **A. Pakhomov**, N. Chernetsov, D. Kobylkov, D. Kishkinev, R. A. Holland, H. Mouritsen // 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 // К.В. Кавокин, Н.С. Чернецов, **А.Ф. Пахомов**, Ю.Г. Бояринова, Д.С. Кобылков // Тезисы докладов XIV Международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Алматы, 2015. – с. 221-223.

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.