

ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ МИГРИРУЮЩИХ ПТИЦ

© 2016 г. Н. С. Чернецов

Биологическая станция “Рыбачий”, Зоологический институт РАН, Рыбачий,
Калининградская обл., 238535, Россия

С.-Петербургский государственный университет, С.-Петербург 199034, Россия

e-mail: nikita.chernetsov@gmail.com

Поступила в редакцию 12.01.2015 г.

Вопрос, как мигрирующие птицы находят дорогу к районам зимовок и обратно к местам размножения, занимал исследователей с начала научного изучения биологии птиц. Показано, что мигрирующие птицы обладают компасными системами, которые позволяют им выбирать и поддерживать компасное направление. Этим компасным системам известно три: солнечная, звездная и магнитная. Детали их устройства не вполне ясны и нуждаются в дальнейших исследованиях. Иерархия и взаимодействие компасных систем мигрирующих птиц изучены плохо; вероятно, в этом отношении отдельные виды птиц существенно различаются. В ходе миграций птицы обучаются пользоваться картой, которая позволяет осуществлять истинную навигацию, т.е. позволяет птице определять ее положение относительно цели миграции. Физическая природа навигационной карты является предметом интенсивных исследований; в настоящее время наиболее многообещающе выглядят гипотезы геомагнитной и, возможно, ольфакторной карты. В изучении формирования навигационной карты большую роль сыграли работы отечественных исследователей, в том числе опубликованные в “Зоологическом журнале” (Соколов и др., 1984). Врожденной карты у мигрирующих птиц нет, и молодые особи впервые достигают видоспецифичных районов зимовок, пользуясь компасным чувством и отсчитывая время, в течение которого необходимо двигаться в определенных генетически закрепленных направлениях. В последние годы появляется все больше данных, что у молодых птиц (может быть, не всех видов мигрантов) есть некоторый механизм контроля своего положения на трассе пролета, который позволяет им компенсировать неточности пространственно-временной программы миграции.

Ключевые слова: птицы, миграция, ориентация, навигация, компасные системы, навигационная карта

DOI: 10.7868/S0044513416020070

Мигрирующие птицы ежегодно совершают перемещения на сотни и тысячи километров, что позволяет им эффективно эксплуатировать ресурсы в разных климатических зонах. При этом в первые же годы после начала научного изучения миграций птиц стало понятно, что птицы проявляют верность местам предыдущего размножения, т.е. обладают способностью вернуться на следующий год в район радиусом несколько километров после зимы, проведенной в сотнях и тысячах километров от этого района (Соколов, 1991). Учитывая расстояния, на которые совершаются миграционные перемещения, очевидно, что регистрация десятков процентов птиц в местах предыдущего размножения после перемещений за тысячи километров не может быть случайностью. Если бы птицы после зимовки лишь случайно возвращались в непосредственный район рождения или предыдущего размножения, регистрации помеченных в предыдущие годы особей были редким исключением, их были бы единицы за всю более чем столетнюю историю кольцева-

ния. Реально наблюдаемые проценты возврата у воробьиных — дальних мигрантов, до 13% после первой зимы (Bushuev et al., 2012) и 30–40% у взрослых особей (Соколов, 1991), могут быть объяснены только способностью к истинной навигации, т.е. нахождению цели миграции без прямого сенсорного контакта с ней. Было также показано, что многие виды перелетных птиц проявляют верность и районам своих зимовок на уровне, сопоставимом с верностью районам размножения (Mewaldt, 1976; Salewski et al., 2000). Точно так же лишь существование истинной навигации может объяснить способность многих морских птиц, в частности трубконосых, находить маленькие острова, где они гнездятся, после дальних, часто кругосветных, и многолетних кормовых перемещений в Мировом океане (Jouventin, Weimerskirch, 1990; Åkesson, Weimerskirch, 2014).

В середине 20 в. была предложена концепция “карты и компаса”, согласно которой мигрирующая (или совершающая хоминг) птица должна сперва определить, где она находится по отноше-

нию к цели (или, что то же самое, где находится цель по отношению к ней; этап карты), а затем выбрать направление на цель и поддерживать его (этап компаса; Kramer, 1953, 1957, 1961). Способность пользоваться “компасом”, т.е. выбирать и поддерживать определенное компасное направление, называется ориентацией, способность пользоваться “картой”, т.е. определять положение цели перемещений без прямого сенсорного контакта, — навигацией. Компасные системы, вообще говоря, нужны не только для осуществления миграционных перемещений (Wiltschko R., Wiltschko W., 2015). Любое животное, которому необходимо достаточно долго двигаться по прямой линии (даже если масштаб перемещений относительно невелик), нуждается в компасной системе, независимой от местных ориентиров. Навигационная карта, позволяющая определять положение цели в ситуации, когда с ней нет сенсорного контакта (визуального, звукового, ольфакторного), нужна только животным, которые регулярно покидают свой обычный район обитания и оказываются достаточно далеко за его пределами.

Следует подчеркнуть, что концепция карты и компаса, которая была сформулирована в середине 20 в. и продолжает оставаться важнейшей теоретической основой исследований дальней ориентации и навигации животных (Wiltschko R., Wiltschko W., 2015), не привязана к конкретным механизмам ориентации и навигации. Компасная система и навигационная система (карта) в принципе могут быть основаны на разных физических принципах и на разных сенсорных модальностях. Иначе говоря, вопрос, как перелетные птицы находят дорогу, на самом деле состоит из двух вопросов (природа компаса и природа карты), и ответы на эти вопросы могут быть различными.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ОРИЕНТАЦИИ И НАВИГАЦИИ

Основной метод изучения ориентации и навигации птиц — это поведенческие эксперименты. Когда появилась возможность индивидуально метить птиц (кольцевание), немедленно начались исследования успешности возвращения птиц к “дому” (как правило, к гнезду) при экспериментальном завозе. Это поведение стали называть хомингом (от англ. homing, стремление/возвращение к дому, home). Исследователи не без оснований предполагали, что, по крайней мере, в период размножения мотивация вернуться к гнезду у птиц высока, и интерпретировали долю вернувшихся как показатель навигационных способностей данного вида или популяции (Rüppel, 1934, 1935; Wallraff, 2005). Исследования с применением радиопередатчиков показали, однако, что

картина не столь однозначна и, помимо мотивации (которую напрямую измерить невозможно) и способности к навигации, есть и другие физиологические факторы (в частности, способность быстро изменить суточный ритм активности), которые могут влиять на успешность и скорость хоминга (Mukhin et al., 2009; Мухин, Кобылков, 2014).

Многие исследования хоминга проводили и проводят на почтовых голубях (*Columba livia f. domestica*), т.к. у этих domestифицированных птиц мотивация вернуться к голубятне высока всегда, вне зависимости от сезона. Другое дело, что предки почтовых голубей, дикие скальные голуби — оседлые птицы, совершающие кормовые перемещения на единицы километров, максимум на 15–20 км. Насколько используемые ими источники компасной и особенно картографической информации сходны с теми, что используют мигранты на тысячи километров — большой вопрос.

Существенный прогресс в изучении ориентации птиц был достигнут, когда Г. Крамер показал, что спонтанная ночная миграционная активность (Zugunruhe), о существовании которой было известно задолго до начала научного изучения миграций птиц (Berthold, 1996), носит направленный характер (Kramer, 1949). Если поместить перелетную птицу в период миграции в круглую клетку, она будет прыгать преимущественно в том направлении, куда летела бы, если бы была свободна. Это открытие позволило проводить исследования пространственной ориентации птиц в контролируемых лабораторных условиях и привело к значительному прогрессу в изучении ориентации и навигации птиц. Не будет преувеличением сказать, что птицы являются наиболее изученной в данном отношении группой совершающих дальние миграции животных именно благодаря существованию поведенческой парадигмы, которая позволяет поставить лабораторный эксперимент.

В настоящее время прогресс в области изучения ориентации и навигации птиц достигается сочетанием поведенческих экспериментов, как в лаборатории в круговых аренах, так и в поле на свободнолетящих птицах, помеченных передатчиками (Cochran et al., 2004; Thorup et al., 2007; Chernetsov et al., 2011; Schmaljohann et al., 2013), нейроанатомических исследований (Heuers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014) и сочетанием этих методов (Zapka et al., 2009; Kishkinev et al., 2013). Кроме того, биофизические исследования, как чисто теоретические, так и в сочетании с поведенческими экспериментами, вносят большой вклад в изучение ориентации, особенно механизмов работы магнитного компаса (см. обзор: Кишкинёв, Чернецов, 2014). Можно без преувеличения сказать, что исследования ориентации и навигации птиц (и других животных) — одно из наиболее междисциплинарных направлений зоологии.

КОМПАСНЫЕ СИСТЕМЫ

В настоящее время среди исследователей существует консенсус, согласно которому ориентационная система птиц является избыточной. Обычно признают существование как минимум трех разных компасных систем: *солнечной*, основанной на видимом движении Солнца по небосводу (Kramer, 1951, 1953; Schmidt-Koenig, 1990), *звездной*, основанной на картине созвездий (Emlen, 1967, 1967a; Wiltschko W. et al., 1987; Wiltschko R., Wiltschko W., 2009a), и *магнитной*, основанной на направлении линий геомагнитного поля (Wiltschko W., Wiltschko R., 1972). Использование для выбора и поддержания компасного направления иных ориентиров, например Луны (Wiltschko R., Wiltschko W., 1999), не доказано и считается маловероятным.

Солнечную и звездную компасные системы часто объединяют под названием астрономическая или небесная компасная система, т.к. обе эти системы основаны на закономерностях движения небесных светил и на использовании зрительного анализатора. Их противопоставляют магнитному компасу, устроенному принципиально иначе и основанному на отдельной сенсорной системе (магниторецепторной; Mouritsen, 2013, 2015). Однако детальный анализ показывает, что солнечный и звездный компасы устроены существенно по-разному, и объединение этих систем вряд ли оправдано.

Солнечный компас

Солнечный компас основан на закономерностях движения Солнца по небосводу с востока на запад через юг (в северном полушарии) или через север (в южном полушарии). Использование закономерностей этого движения для определения компасного направления возможно только при учете времени суток, т.е. солнечный компас является зависимым от чувства времени, т.е. внутренних часов. В северном полушарии в солнечный полдень Солнце находится строго на юге — но чтобы использовать эту информацию, надо знать, когда наступает солнечный полдень.

Кроме того, для эффективного использования солнечного компаса необходимо учитывать, что скорость движения Солнца по небосводу в горизонтальной плоскости не равномерна в течение дня: сразу после восхода Солнце быстро поднимается над горизонтом, а непосредственно перед заходом быстро опускается, при низкой скорости горизонтального движения (изменения азимута). С другой стороны, около солнечного полудня высота Солнца над горизонтом изменяется медленно, а азимут меняется быстрее, чем утром и вечером. Конкретная форма солнечной дуги зависит от географической широты и от времени года.

Поскольку экспериментально изменить положение Солнца невозможно, а создать сколь угодно реалистичную имитацию в планетарии трудно, большинство исследований солнечного компаса проводили и проводят методом сдвига внутренних часов: птиц в течение достаточно продолжительного периода содержат на искусственном фотопериоде, отличающемся на несколько часов от естественного, а когда внутренние часы окажутся синхронизированы с этим искусственным фотопериодом, птиц тестируют в солнечную погоду в природе. Передвинуть Солнце на небе невозможно, но можно перевести внутренние часы животного, что при использовании зависимого от времени компаса дает эквивалентный результат. При интерпретации результатов экспериментов необходимо учитывать вышеупомянутую неравномерность движения Солнца по небосводу. Многие авторы исходят из того, что сдвиг внутренних часов на 1 ч приводит к отклонению показаний солнечного компаса на 15°. Это, однако, неверно: летом на 50° с.ш. сдвиг часов на 6 ч может приводить к отклонению показаний солнечного компаса на 130° (Wiltschko R., Wiltschko W., 2015). Эксперименты на почтовых голубях показали, что они учитывают эту неравномерность (Wiltschko R. et al., 2000). Более того, голуби при использовании солнечного компаса учитывают только азимут Солнца и игнорируют его высоту над горизонтом (Schmidt-Koenig, 1958; Keeton, 1979).

Большая часть исследований солнечного компаса птиц была проведена на почтовых голубях (Schmidt-Koenig, 1958; Keeton, 1979; Wiltschko W. et al., 1976, 1984), поскольку проводить эксперименты со сдвигом внутренних часов проще всего в поведенческом контексте хоминга, а хоминг проще всего изучать у голубей. Чтобы сдвинуть внутренние часы у воробьиной птицы, ее надо взять в неволю и продержать несколько дней (Mukhin et al., 2009), что может существенным образом повлиять на мотивацию вернуться к гнезду. Поэтому большую часть исследований солнечного компаса воробьиных птиц проводили в немиграционном поведенческом контексте (Wiltschko W., Balda, 1989; Duff et al., 1998; Wiltschko W. et al., 1999). Было даже высказано предположение, что солнечный компас существует, но не используется птицами для миграционной ориентации (Wiltschko R., Wiltschko W., 2015). С этой точкой зрения невозможно согласиться: по крайней мере некоторые виды мигрирующих птиц, в частности малые дрозды (*Catharus minimus*) и свэнсоновы дрозды (*C. ustulatus*), выбирают направление миграционного полета по информации, получаемой от точки захода Солнца (т.е. тоже от солнечного компаса, по сути дела), а поддерживают его с помощью магнитного компаса (Cochran et al., 2004). Существование та-

кого механизма постулировали и для других видов воробьиных птиц, в частности для американских овсянок (Muheim et al., 2006a, 2007, 2009), но для дроздов оно, на наш взгляд, доказано методически безупречно.

Помимо зависимого от счетчика времени солнечного компаса, было сделано предположение о существовании другого способа определять стороны света по движению Солнца (Muheim et al., 2006a). Этот гипотетический способ основан на том, что если птица определит (напрямую или через посредство полосы максимальной поляризации) точку захода Солнца и запомнит это направление, перенеся его на магнитный азимут или просто на ландшафтный ориентир, а затем, не меняя своего положения, определит точку восхода Солнца, она сможет найти биссектрису угла между азимутами захода и восхода. Биссектриса этого угла всегда, в любое время года и в любой точке земной поверхности (кроме географических полюсов, но они для мигрирующих птиц мало релевантны) является осью север-юг. Этот способ определять стороны света с помощью Солнца очень прост и изящен, но утверждение авторов, что их экспериментальные данные доказывают его использование (Muheim et al., 2006a), является ошибочным (Liu, Chernetsov, 2012). Существование такого независимого от чувства времени солнечного компаса на данный момент остается гипотетическим.

Скорее всего, “классический” солнечный компас используется мигрирующими птицами, в первую очередь дневными мигрантами, для компасной ориентации. Небольшое количество данных, подтверждающих это, связано с методическими трудностями изучения солнечного компаса в миграционном контексте и в целом со сложностью применения метода круговых арен для изучения направленности дневной миграционной активности.

Звездный компас

Вторая астрономическая компасная система, которой пользуются мигрирующие птицы – это звездный компас. Способность мигрирующих птиц ориентироваться по картине звездного неба была показана вскоре после открытия солнечного компаса (Sauer F., 1956, 1957) и затем неоднократно подтверждена разными авторами (Кац, Михельсон, 1978; Bingman, 1984, 1987; Mouritsen, Larsen, 2001). Сначала предполагали, что птицы получают от звезд позиционную информацию (Sauer F., 1957; Sauer E.G.F., Sauer E.M., 1960), но вскоре было показано, что это не так: звездная информация используется для компасной ориентации, но не является компонентом карты (Wallraff, 1960).

Уже в 1960-е гг. было показано, что звездный компас мигрирующих птиц развивается в онтогенезе сложным образом (Emlen, 1967a). В предмиграционный период молодые индиговые овсянки (*Passerina cyanea*) обучаются находить центр вращения звездного неба, находящийся рядом с Полярной звездой, который в северном полушарии является направлением на географический север. К тому моменту, когда начинается осенняя миграция, индиговые овсянки в экспериментах С. Эмлена обучались использовать картину звездного неба (рисунок созвездий), используя положение центра вращения как точку отсчета (север). Овсянки, которых выращивали в планетарии под небом, которое вращалось вокруг звезды Бетельгейзе (α Ориона), в дальнейшем под естественным осенним небом считали севером направление на Бетельгейзе и отсчитывали популяционно-специфическое направление осенней миграции от этого ложного “севера” (Emlen, 1967a, 1970). При этом они уже не обращали внимание на то, что небо вращается не так, как они привыкли, т.е. вращение более не использовалось как точка отсчета.

С. Эмлен проводил свои исследования в планетарии, где естественная картина звездного неба была имитирована довольно точно (Emlen, 1970). Дальнейшие исследования показали, что и весьма грубая имитация звездного неба (всего 16 светящихся точек) достаточна, чтобы молодые мигранты нашли центр вращения и научились отсчитывать направление от него, “считая” его севером (Wiltschko W. et al., 1987; Able, Able, 1990; Weindler et al., 1997). В дальнейшем птицы научаются находить центр вращения неба (или его имитации), не наблюдая медленное движение звезд, а лишь используя выученный геометрический рисунок светящихся точек (настоящих звезд или их имитации). Сформированный таким образом звездный компас более не нуждается во вращении неба (под стационарным небом в планетарии птицы ориентируются точно так же, как и под вращающимся) и не зависит от чувства времени (Emlen, 1970; Wiltschko W. et al., 1987; Weindler et al., 1997), что существенно отличает его от солнечного компаса.

Обнаруженная С. Эмленом система развития звездного компаса у индиговых овсянок поражает воображение своей сложностью. Ее использование требует от птиц хорошо развитых когнитивных способностей, гораздо более сложных, чем использование магнитного компаса, который обычно кажется людям наиболее удивительным. Но если магнитный компас (см. ниже) использует недостаточно изученные и отсутствующие у людей сенсорные модальности, к тому же, по-видимому, основанные на весьма сложных квантово-механических процессах (Кишкинёв, Чернецов, 2014; Крылов и др., 2014), то звездный ком-

пас в описанном виде не может работать без развитых когнитивных способностей (Chernetsov, 2015). В частности, от птиц требуется способность заметить очень медленное вращение неба (15° в час) и тем или иным способом выделить центр вращения, что является нетривиальной когнитивной задачей (Mukhin, 1999; Alert et al., 2015). В полном объеме описанная система развития звездного компаса в онтогенезе, помимо индиговых овсянок, была показана также на садовых славках (*Sylvia borin*) (Wiltschko W. et al., 1987; Weindler et al., 1997). В ряде случаев использование сформированного в ходе наблюдений за вращением неба звездного компаса показать не удалось, возможно, из-за фототактических артефактов, которых трудно избежать при содержании и тиротировании птиц в неволе (Michalik et al., 2014).

Кроме того, до сих пор независимость вполне развитого звездного компаса от внутренних часов показана не вполне строго. Эта особенность, отличающая звездный компас от солнечного, была продемонстрирована С. Эмленом на индиговых овсянках (Emlen, 1967a) и затем подтверждена в экспериментах с мухоловками-пеструшками (*Ficedula hypoleuca*) и черноголовыми славками (*Sylvia atricapilla*) (Mouritsen, Larsen, 2001). Однако оба этих исследования были проведены в магнитном поле, которое хотя и было искажено по сравнению с естественным, но могло предоставить компасную информацию. Скорее всего, звездный компас мигрирующих птиц в сформированном виде для успешного функционирования действительно не нуждается в правильно синхронизированных внутренних часах, но это еще необходимо строго показать.

Магнитный компас

Магнитный компас – это третья независимая компасная система мигрирующих птиц. Этот компас основан на сенсорной модальности, которой нет у человека разумного (*Homo sapiens*), из-за чего использование магнитного компаса поражает воображение исследователей. С этим связан скептицизм, с которым столкнулись авторы первых сообщений об использовании мигрирующими птицами геомагнитной информации для ориентации (Merkel, Wiltschko W., 1965; Wiltschko W., 1968). Авторитетные исследователи миграций птиц писали, что “исследования неастрономической ориентации птиц не более успешны, чем исследования телепатии людей. То угасающий, то вновь усиливающийся интерес к ним питается склонностью к загадочному и мистическому” (Дольник, 1973). Ситуация изменилась после того, как была опубликована ключевая статья в журнале Science с данными о существовании магнитного компаса и его инклинационной природе у зарянки (*Erithacus rubecula*) (Wiltschko W., Wiltsc-

hko R., 1972), а также после того, как сторонники и противники магнитной ориентации провели совместное исследование и опубликовали его результаты, убедительно показавшие правоту первых (Emlen et al., 1976).

В настоящее время существование магнитной компасной системы у птиц не подвергается сомнению. Есть сообщения об использовании магнитного компаса млекопитающими (Burda et al., 1990; Deutschlander et al., 2003; Holland et al., 2006), морскими черепахами (Lohmann K.J., 1991; Lohmann K.J., Lohmann C.M.F., 1993), земноводными (Deutschlander et al., 1999; Diego-Rasilla et al., 2010, 2013) и костистыми рыбами (Quinn et al., 1981). Долгое время после открытия магнитного компаса животных его сенсорный механизм оставался неизвестным, однако в последние 15–20 лет в этой области достигнут существенный прогресс (Wiltschko R., Wiltschko W., 2015).

Согласно доминирующей точке зрения, геомагнитная компасная ориентация опирается на восприятие магнитного поля с помощью светозависимых бирадикальных химических реакций, рецепторной магниточувствительной молекулой является один из типов белка криптохрома, а магниторецепция осуществляется в сетчатке глаза. В результате магнитное поле воспринимается в виде зрительного образа, т.е. птицы буквально “видят” магнитное поле (Solov'ov et al., 2010; Mouritsen, 2013, 2015). В данной статье мы не будем подробно останавливаться на предполагаемом механизме работы магнитного компаса птиц и отсылаем читателя к ранее опубликованному обзору (Кишкин'ев, Чернецов, 2014; Крылов и др., 2014). Отметим лишь, что в самое последнее время выяснилось, что предложенная ранее биофизическая модель бирадикальной магниторецепции птиц (Schulten et al., 1978; Ritz et al., 2000) не может объяснить некоторые экспериментальные эффекты (Kavokin, 2009; Kavokin et al., 2014; Engels et al., 2014) и нуждается в серьезной модификации. Скорее всего, общие принципы работы магнитного компаса птиц современная сенсорная физиология описывает правильно, но многие весьма существенные моменты нуждаются в прояснении и уточнении.

Считается, что магнитный компас, в отличие от солнечного и звездного, является врожденным. Поскольку он не связан с видимым движением светил по небосводу, магнитный компас может функционировать круглосуточно и не зависит от внутренних часов животного. Светозависимость магнитного компаса означает, что он не может функционировать в полной темноте, но освещенность, характерная для звездной безлунной ночи, уже достаточна для его успешной работы. Может сложиться впечатление, что это идеальный компасный механизм, делающий астро-

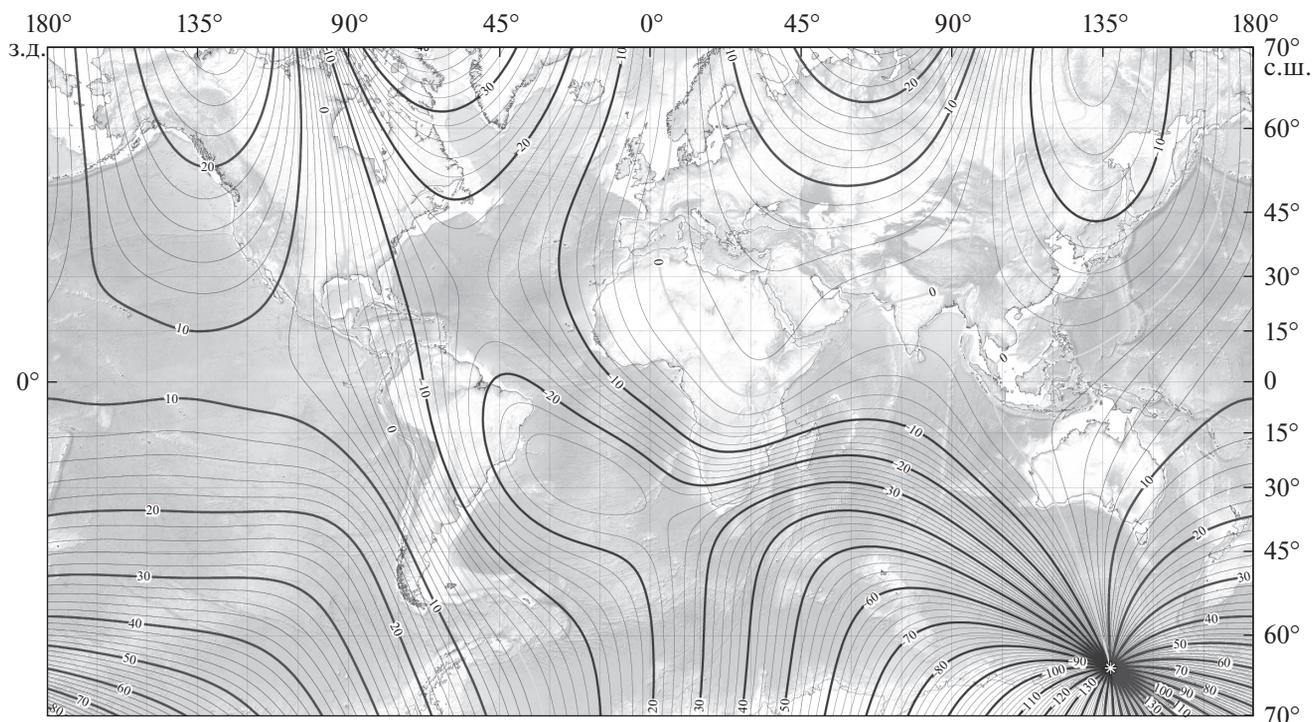


Рис. 1. Карта изолиний магнитного склонения (изогон). Основана на данных U.S. NOAA National Geophysical Data Center и Cooperative Institute for Research in Environmental Sciences; источник: http://ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/data/WMM2015/WMM2015_D_MERC.pdf. Изогоны проведены через 2° склонения.

номические компасы излишними. Однако следует помнить, что магнитные полюса не совпадают с географическими, из-за чего направление на магнитный север, вообще говоря, не совпадает с географическим. Угол между этими направлениями, называемый магнитным склонением или деклинацией, в районах, регулярно посещаемых мигрирующими птицами, может изменяться от -20° до $+20^\circ$ (рис. 1). В результате некоторые мигранты, например свэнсонов дрозд из популяции, гнездящейся на Аляске (деклинация $+20^\circ$) и зимующей на севере Южной Америки (деклинация -10° ; Delmore et al., 2012; Ruegg et al., 2014), в ходе годового цикла посещают районы, где истинный географический азимут магнитного севера отличается на 30° . Понятно, что такая ошибка компасной системы неприемлема. Птица из такой популяции не сможет успешно решать стоящие перед ней ориентационные задачи, если будет пользоваться только магнитным компасом.

Иерархия и интеграция компасных систем

Избыточность компасных систем птиц явно требует существования иерархии этих систем и правил интеграции получаемой от них информации. Неоднократно было показано, что хотя магнитный компас и считается врожденным, его успешное использование во время миграции у ря-

да видов птиц зависит от возможности наблюдать вращение небесной сферы, дневное (Able, Able, 1990a, 1993; Weindler et al., 1998) или ночное (Emlen, 1970; Шумаков, Зеленова, 1988; Able, Able, 1990; Weindler et al., 1995; Michalik et al., 2014). Птицы, лишённые в период роста и развития до начала первой осенней миграции возможности наблюдать вращение небесной сферы, оказывались при тестах в естественном магнитном поле без доступа к астроориентирам или дезориентированы, или проявляли бимодальную ориентацию вдоль оси миграционного направления, т.е. были неспособны выбрать правильный конец оси. Молодые зарянки, наблюдавшие вращение имитации звездного неба в течение 3 недель, смогли откалибровать магнитный компас, в то время как птицы, наблюдавшие вращение в течение одной недели или меньшего времени, были дезориентированы, так же как и птицы, вовсе не видевшие вращения (Michalik et al., 2014). Не исключено, однако, что значение имеет не только продолжительность экспозиции под вращающейся небесной сферой в послегнездовой период, но попадание этой экспозиции на чувствительный период в онтогенезе, как это известно для формирования навигационной карты района "дома", куда птица возвращается после первой зимовки (Löhrl, 1959; Соколов и др., 1984, 1987). В целом можно сказать, что до начала первой ми-

грации магнитный компас воробьиных птиц калибруется вращением небесной сферы, причем солнечный компас (основанный на видимом движении Солнца по горизонту) и вращение звездного неба выступают в данном случае как единая астрономическая компасная система.

Во время самой миграции взаимодействие компасных систем выглядит иначе. Многие авторы проводили эксперименты по конфликту компасных систем, в ходе которых они манипулировали либо направлением магнитного поля, либо астрономической информацией (с помощью зеркал или поляризационных фильтров). Результаты этих экспериментов были крайне противоречивыми (см. обзоры Muheim et al., 2006; Liu, Chernetsov, 2012). В одних случаях мигрирующие птицы калибровали астрономический (звездный) компас по магнитному (Wiltschko et al., 1998, 1999; Sandberg et al., 2000), в других — наоборот, направление выбиралось птицами по солнечному компасу с помощью поляризационной картины, возникающей на заходе (и восходе) Солнца, а поддерживалось во время ночного миграционного полета, когда ни само Солнце, ни поляризационную картину наблюдать невозможно, по магнитному компасу (Moore et al., 1985; Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006a, 2007, 2009). В некоторых экспериментах взаимодействия компасных систем вообще не происходило, а имело место простое доминирование одного из компасов, т.е. “неверные” показания экспериментально манипулированного компаса просто игнорировались птицами (Кац, Михельсон, 1978; Wiltschko R. et al., 2008; Chernetsov et al., 2011; Schmaljohann et al., 2013; Åkesson et al., 2015). Отмечены и случаи, когда тот же коллектив авторов на том же виде с помощью разных методов получал противоречивые результаты (Gaggini et al., 2010; Guinchi et al., 2015).

Следует подчеркнуть, что описанную в предыдущем абзаце сложную и запутанную картину, на наш взгляд, не следует трактовать в том смысле, что ничего не понятно и больша́я, если не бо́льшая, часть упомянутых работ являются ошибочными и не должны приниматься во внимание. Хотя многие из вышеупомянутых авторов критиковали методические подходы своих коллег, возможно, отчасти справедливо (Wiltschko R. et al., 2008, 2008a; Muheim et al., 2008), по крайней мере, некоторые из этих исследований выполнены весьма скрупулезно, так что полученные в них противоречивые результаты вряд ли являются артефактами. Так, на наш взгляд, трудно предъявить методические претензии к исследованию Кохрана и соавторов (Cochran et al., 2004), которые показали, что малые и свэнсоновые дрозды выбирают направление ночного миграционного полета по поляризационной информации, получаемой от точки захода Солнца, а поддерживают направление с помощью магнитного компаса —

т.е. калибруют магнитный компас по поляризационному (солнечному). С другой стороны, не менее убедительными являются исследования, которые продемонстрировали, что певчие дрозды (*Turdus philomelos*) и обыкновенные каменки (*Oenanthe oenanthe*) этого не делают (Chernetsov et al., 2011; Schmaljohann et al., 2013) и что у этих видов наблюдается простое доминирование одной из компасных систем, скорее всего геомагнитной.

Наиболее логичным объяснением этих противоречий, на наш взгляд, является предположение, что иерархия компасных систем различается у разных видов мигрирующих птиц, а возможно, и у разных популяций одного вида. Некоторые птицы, например совершающие дальние миграции и пересекающие в их ходе районы с очень разными значениями магнитного склонения, регулярно сверяют магнитный компас по астрономическому. Другие виды, которые мигрируют на более короткие расстояния или в ходе даже довольно дальних перелетов остаются в пределах схожих значений магнитного склонения (подчеркнем — склонение не должно быть близко к нулю, вполне достаточно, если оно относительно постоянно на всем маршруте), не нуждаются в столь сложной с когнитивной точки зрения системе и благополучно обходятся одним лишь магнитным (или только звездным) компасом. Кроме того, цена ориентационной ошибки существенно отличается для птицы, которая мигрирует на ближние и средние дистанции над сушей, не пересекая экологических барьеров (например, зяблик или зяблик (*Fringilla coelebs*) из прибалтийской популяции; Паевский, 1971) и для птицы, которая пересекает пустыни или моря и зимует на относительно небольших островах (например, для малого веретенника (*Limosa lapponica baueri*), мигрирующего с Аляски в Новую Зеландию; Gill et al., 2009). В первом случае ошибка в выборе направления в 5° или даже 10° может не повлечь неблагоприятных последствий, а во втором ошибка на $30'$ фатальна. Если естественный отбор ставит перед разными видами и популяциями мигрирующих птиц навигационные и ориентационные задачи различной сложности, нет ничего удивительного в том, что реализованные системы будут различны, даже если сенсорная основа ориентации сходна или идентична. Отбор не будет вырабатывать “идеального навигатора” (так же, как он не поддерживает “идеальную машину для полета”; Дольник, 1995), а поддержит лишь ту точность ориентации и навигации, которая необходима для выживания популяции.

Нельзя также исключить и возможность того, что некоторые мигрирующие птицы могут вторично лишаться тех или иных ориентационных систем, или скажем осторожнее, эти системы могут у некоторых видов работать существенно хуже, чем у других (Chernetsov, 2015). Некоторые

данные указывают на то, что не обязательно все виды мигрантов успешно используют все три компасные системы (солнечную, звездную и магнитную): так, садовые славки, лишенные доступа к магнитной информации на заходе Солнца (т.е. не способные откалибровать магнитный компас по закату = солнечному), были дезориентированы глубокой ночью, даже если имели доступ к правильной звездной компасной информации (Pakhomov, Chernetsov, 2014). Разумеется, это еще больше усложняет картину.

НАВИГАЦИОННАЯ КАРТА

В отличие от компасных систем, о которых исследователи дальней ориентации птиц знают сравнительно много (хотя, как видно из вышеизложенного, многие вопросы остаются открытыми), ясности относительно физической природы системы навигации (“карты”) гораздо меньше. Существуют две основные концепции того, как карта в принципе могла бы быть устроена. Одна концепция – это *мозаичная карта* (Wallraff, 1974). Согласно этой концепции, животное запоминает мозаику ориентиров, которые окружают район, к которому необходимо вернуться. Эти ориентиры, или реперные точки, могут быть как ландшафтными (визуальными), так и, вообще говоря, любыми другими, например ольфакторными или магнитными. Большинство людей пользуются при навигации по знакомой местности именно мозаичной картой: мы знаем, как пройти от остановки общественного транспорта к дому, от дома к ближайшему магазину или к школе.

Мозаичная карта не идентична когнитивной карте, как ее понимали Толман (Tolman, 1948) и последующие авторы (O’Keefe, Nadel, 1978). Когнитивная карта предполагает, что животное обладает ментальной репрезентацией геометрических параметров пространства и, как следствие этого, может прокладывать новые (короткие) маршруты между отдельными точками этого пространства. Мозаичная карта, вполне пригодная для навигации, может и не обладать такими свойствами.

Другой вариант карты – это *градиентная карта* (Wallraff, 1974). Согласно этой концепции, птицы (или другие животные) измеряют градиент того или иного показателя, который регулярно и предсказуемо изменяется на пространственном масштабе, сопоставимом с масштабом перемещений или, идеально, несколько превышающем его. Таким показателем могут быть параметры геомагнитного поля (общая напряженность, магнитное наклонение и магнитное склонение) или, возможно, концентрации определенных веществ в атмосфере. В отличие от мозаичной карты, которая вряд ли может использоваться на расстояниях, превышающих немногие десятки километ-

ров, градиентная карта потенциально может применяться для навигации на масштабе в сотни и тысячи километров. Для этого мигрирующие птицы нуждаются в бикоординатной градиентной сетке, которая использовала бы два градиента, соответствующие географической широте и долготе.

За использование мигрирующими птицами градиентной карты, по крайней мере на расстояниях в несколько километров или несколько десятков километров, говорят результаты важного эксперимента, проведенного Соколовым и коллегами на Куршской косе (Соколов и др., 1984). Авторы показали, что для того, чтобы вернуться на следующий год в район своего рождения, молодые зяблики должны иметь возможность свободно перемещаться в данном районе. Птицы, которых авторы содержали до 50–70-дневного возраста в полуоткрытом павильоне, а затем вывезли за пределы района рождения, оказались неспособны вернуться. По-видимому, для формирования связи с территорией рождения (или, иначе говоря, для формирования карты), зябликам необходимо перемещаться на масштабе хотя бы нескольких сотен метров или нескольких километров и ощущать какие-то физические градиенты.

Что касается физической природы навигационной карты, в настоящее время наиболее распространенными и активно обсуждаемыми возможностями являются ольфакторная (запаховая) и магнитная карта (Kishkinev, 2015). Кроме этих двух гипотез, в качестве источника навигационной информации предлагают также инфразвук и гравитационные аномалии, но эти концепции всерьез обсуждают значительно меньшее число исследователей.

Ольфакторная карта

Запаховая карта как источник навигационной информации была впервые предложена Папи и соавторами (Papi et al., 1971, 1972) и на протяжении уже сорока лет является предметом бурных дискуссий (Wallraff, 1999, 2005; Gagliardo, 2013). Большая часть экспериментальных данных, подтверждающих эту теорию, получена на почтовых голубях и заключается в том, что птицы, лишенные запаховой информации (путем затыкания ноздрей, уничтожения ольфакторного эпителия путем промывки ноздрей водным раствором сульфата цинка $ZnSO_4$, применением местной анестезии или, наиболее радикально, перерезкой обонятельного нерва), возвращаются к своей голубятне существенно хуже, чем контрольные птицы (см. обзор Wallraff, 2005). Это касается всех основных параметров, обычно применяемых для оценки эффективности хоминга у голубей – разброса начальных направлений, скорости возвра-

шения и доли вернувшихся птиц. Многие ранние эксперименты проводили без корректного контроля (Wallraff, 1980, 1981), что давало основание для критики концепции запаховой карты. В последние годы сторонники концепции ольфакторной карты провели эксперименты по хомингу голубей со всеми необходимыми контрольными опытами (Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009). Эти эксперименты убедительно показали, что лишь голуби с интактным обонятельным нервом способны к успешному хомингу, в то время как птицы с пересеченным обонятельным нервом неспособны решить эту задачу. Пересечение глазничной ветви тройничного нерва (V1), которая, как считается, передает магнитную информацию (Mora et al., 2004; Heyers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014), не влияло на успешность хоминга у почтовых голубей. Аналогичные результаты были получены и на атлантических пестрых буревестниках (*Calonectris borealis*): эти птицы тоже используют для хоминга информацию, получаемую по обонятельному нерву, но могут вернуться в колонию без информации, получаемой по V1 (Gagliardo et al., 2013). Впрочем, способность трубконосых к успешному хомингу без геомагнитной информации была и ранее независимо продемонстрирована разными авторами (Benhamou et al., 2003; Bonadonna et al., 2003; Mouritsen et al., 2003).

Следует, однако, подчеркнуть, что гипотеза ольфакторной навигации сталкивается с критикой. Основное возражение, выдвигаемое против этой концепции, заключается в том, что плохо понятно, какие летучие вещества могли бы обеспечить существование достаточно стабильных градиентов на расстояниях в десятки, сотни и тем более тысячи километров. Моделирование показало, что если над океаном, где атмосферные потоки более стабильны и предсказуемы, такие градиенты более или менее представимы, то в континентальных районах запаховая картина слишком непостоянна и динамична, чтобы ее можно было использовать для навигации (Waldvogel, 1987). Сторонники ольфакторной карты активно возражают и утверждают, что современные данные показывают реалистичность этой концепции с точки зрения физики атмосферы (Wallraff, Andreae, 2000; Wallraff, 2013), однако в настоящее время вопрос не может считаться однозначно разрешенным. Существующие экспериментальные данные в пользу использования запаховой карты относятся в основном к морским птицам (трубконосым) и почтовым голубям. Возможно, что над океаном градиенты запахов действительно играют навигационную роль; что же касается почтовых голубей, можно представить, что ольфакторно-навигационные возможности их диких предков, ведущих оседлый образ жизни, были чрезвычайно гипертрофированы искусственным отбором. Несколько выбивается из этого ряда

эксперимент, в котором мигрирующие кошачьи птицы (*Dumetella carolinensis*), смещенные с трассы пролета на 1000 км, оказались неспособны компенсировать смещение, если их ольфакторный эпителий был уничтожен промывкой раствором сульфата цинка (Holland et al., 2009). Сам автор признает, что трудно представить себе запаховую информацию, стабильно обеспечивающую навигацию на таком пространственном масштабе, и называет эти результаты удивительными (Holland, 2014).

Следует также упомянуть т.н. активационную гипотезу, согласно которой запахи как таковые не используются почтовыми голубями для навигации, а лишь активируют некую “независимую неольфакторную навигационную систему” (Jorge et al., 2009, 2010). Согласно этим авторам, любые сильные необычные запахи, в том числе явно искусственные и не несущие навигационной информации (например, запахи лаванды или эвкалипта), могут “активировать” навигационную систему голубей. Данная гипотеза вызвала довольно бурную дискуссию (Gould, 2009; Gagliardo et al., 2011; см. обзор Wallraff, 2014); на наш взгляд, ее недостатки достаточно подробно разобраны в последней цитированной работе, к которой мы и отсылаем заинтересованного читателя.

Магнитная карта

Гипотеза магнитной навигационной карты, на наш взгляд, является в данный момент наиболее обоснованной. Следует, однако, подчеркнуть, что несмотря на то, что данная гипотеза неоднократно обсуждалась разными авторами (Гоулд, 1989; Phillips, 1996; Walker et al., 2002; Freake et al., 2006; Kishkinev, 2015) и воспринимается многими далекими от исследований навигации животных людьми как доказанный факт, по крайней мере в отношении мигрирующих птиц это (пока) именно гипотеза, а не убедительно подтвержденная фактами теория. Убедительным доказательством этой гипотезы могут быть данные, полученные в результате экспериментов с “виртуальным магнитным смещением”, когда птиц помещают в искусственное магнитное поле, соответствующее параметрам естественного поля в удаленных районах, и получают предсказуемый ориентационный ответ в круговых аренах – например, ориентацию, направленную на компенсацию виртуального смещения. При этом магнитное поле должно быть единственным измененным параметром, все остальные теоретически возможные источники навигационной информации (запахи, фотопериод, доступ к астроориентирам и т.д.) должны быть неизменными. Такие данные были получены нами в самое последнее время (Kishkinev et al., 2015). Дезориентация птиц в результате

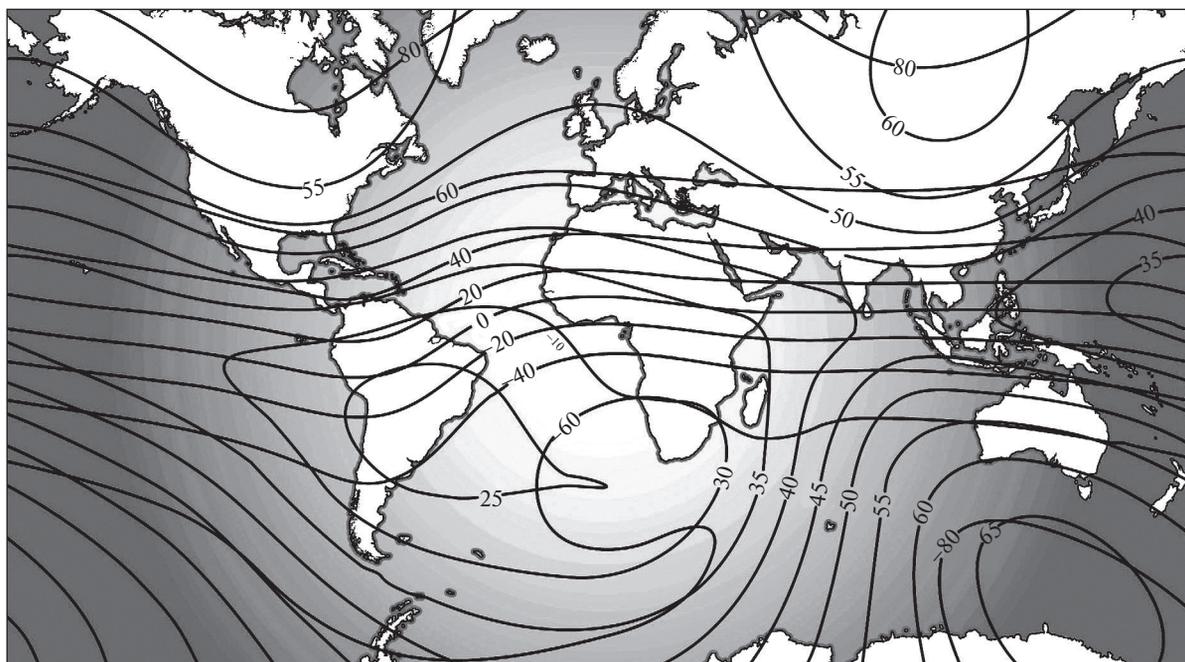


Рис. 2. Карта с изолиниями напряженности геомагнитного поля (изодинамами, светло-серые, в мкТл) и изолиниями магнитного наклонения (изоклинами, темно-серые, в градусах к горизонтالي). Карта в проекции Меркатора, из Boström et al. (2012), с изменениями. Изодинамы и изоклины могут образовывать хорошую координатную сетку (например, в Сибири, в Индийском океане), а могут быть почти параллельны (Северная Америка, Австралия).

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.

Гипотеза геомагнитной карты исходит из предположения, что мигрирующие птицы используют градиентную карту, основанную на регулярном изменении параметров магнитного поля Земли: общей напряженности поля и магнитного наклонения, или инклинации. Оба этих параметра в самых общих чертах варьируют от полюсов к экватору: напряженность поля максимальна (ок. 60000 нТл) в районе магнитных полюсов и минимальна (ок. 30000 нТл, местами до 24000 нТл) в районе магнитного экватора; инклинация равна $+90^\circ$ на северном магнитном полюсе, 0° на магнитном экваторе (т.е. линии геомагнитного поля параллельны поверхности Земли; это и есть определение магнитного экватора) и -90° на южном магнитном полюсе (Скайлс, 1989). Однако это лишь наиболее грубое описание; в действительности изолинии напряженности (изодинамы) и инклинации (изоклины) геомагнитного поля не строго параллельны географическим параллелям и друг другу (рис. 2). В некоторых местах (например, в районе Индийского океана) изодинамы и изоклины образуют координатную сетку, вполне пригодную для чисто магнитной навигации по двум осям (север–

юг и запад–восток); однако в других обширных районах, например, в южной части Северной Америки и в Австралии, они идут параллельно друг другу и не предоставляют информации по одной из осей (запад–восток; Boström et al., 2012).

Таким образом, геомагнитная карта, основанная на напряженности поля и магнитном наклоне, может обеспечить бикоординатную навигацию в некоторых районах, но далеко не везде на Земле. Если же птицы могут воспринимать не только напряженность и наклонение, но и магнитное склонение, то проблема географической долготы (оси запад–восток) оказывается полностью решенной, а бикоординатность навигации обеспеченной (Скайлс, 1989; рис. 1). В принципе мигрирующие птицы обладают сенсорными возможностями для измерения деклинации: для этого нужно воспользоваться магнитным и астрономическим (солнечным или звездным) компасами и сравнить полученные значения. В таком случае карта оказывается не чисто геомагнитной, а магнитно-астрономической, т.к. один из градиентов измеряется с помощью астрономического компаса. Однако напрямую в эксперименте способность мигрирующих птиц определять магнитное склонение и использовать его как элемент карты до сих пор не была показана. Это многообещающее направление исследований навигации птиц.

В отличие от магнитного склонения, способность птиц воспринимать напряженность поля и

наклонение были показаны экспериментально. Эксперименты с использованием оперантного обучения показали, что голуби могут реагировать на одновременное сильное изменение напряженности и инклинации поля (Mora et al., 2004), причем информация поступает в мозг птицы по V1, а также на изменение одной лишь инклинации (Mora et al., 2014). Аналогичные результаты были получены на домашних утках (*Anas platyrhynchos f. domestica*; Freire et al., 2012). Нам удалось показать, что способность тростниковых камышевок (*Acrocephalus scirpaceus*) компенсировать реальное физическое смещение на 1000 км по долготе во время весенней миграции критически зависит от возможности получать информацию по V1 (Kishkinev et al., 2013). Интактные камышевки способны компенсировать долготное смещение (Chernetsov et al., 2008), ложнооперированные птицы тоже, а вот особи с пересеченным V1 продолжают ориентироваться так же, как и до смещения (Kishkinev et al., 2013). Хотя в нашей работе не была показана природа передаваемой по V1 информации, косвенные данные позволяют предположить, что эта информация магнитная. Взятые вместе, эти данные, на наш взгляд, довольно убедительно указывают на то, что (1) мигрирующие птицы могут воспринимать информацию о силе и направлении магнитного поля; (2) эта информация передается в мозг по V1; (3) эта информация используется при навигации на масштабе в сотни и тысячи километров. Твердым доказательством существования магнитной (или магнитно-астрономической, см. выше) карты у птиц являются успешные и независимые воспроизводимые эксперименты по виртуальному магнитному смещению, в которых получен предсказуемый ориентационный ответ, аналогичный ответу при реальном смещении в заданную точку (Kishkinev et al., 2015). Кроме того, неизвестна структура магнито-рецепторов, которые, как предполагается, иннервируются V1 (см. обзор: Кишкинёв, Чернецов, 2014). Есть целый ряд косвенных свидетельств того, что такие рецепторы существуют (Mouritsen, Nore, 2012) и передают информацию о напряженности и инклинации магнитного поля (Mora et al., 2004; Heyers et al., 2010; Lefeldt et al., 2014), возможно, используемую для дальнейшей навигации (Kishkinev et al., 2013). Но структура и точная локализация этих рецепторов остается неизвестной; высказывавшиеся ранее мнения по этому вопросу оказались ошибочными (Treiber et al., 2012).

Если геомагнитная карта существует, неизбежно должен встать вопрос о ее пространственном разрешении. Различия в напряженности поля от полюса до экватора составляет ок. 30000 нТл; расстояние от полюса до экватора составляет ок. 10000 км. Таким образом, в среднем вариация напряженности поля составляет 3 нТл/км. При этом суточная вариация напряженности поля в

одной точке составляет десятки нТл, а магнитные бури могут изменять поле на сотни и в исключительных случаях до 1000 нТл (Скайлс, 1989). Таким образом, пространственное разрешение геомагнитной карты может составлять ок. 25–50 км (на меньших расстояниях шум становится сильнее сигнала), в то время как точность навигации птиц существенно (примерно на порядок) выше (см. обзор: Соколов, 1991). Или мигрирующие птицы должны применять достаточно изощренные алгоритмы выделения сигнала из шума, или навигация птиц является многоступенчатым процессом с использованием магнитной карты на больших и средних расстояниях и какой-то другой системы на малых расстояниях перемещений.

Иные навигационные системы

Помимо предполагаемых запаховой и магнитной (или магнитно-астрономической) карты, высказывались идеи об использовании птицами иных источников информации для исследования в качестве карты. На раннем этапе исследований было высказано предположение об использовании силы Кориолиса (Yeagley, Whitmore, 1947). Это предположение давно не рассматривается всерьез и сейчас принадлежит истории науки.

Другая экзотическая гипотеза, об использовании голубями для навигации гравитационных аномалий, продолжает обсуждаться и в наши дни (Larkin, Keeton, 1978; Каневский и др., 1985; Blaser et al., 2013, 2014). Ее суть заключается в том, что птицы якобы могут ощущать неоднородность гравитационного поля Земли и использовать гравитационные аномалии, вызванные разной плотностью горных пород в разных районах Земли, как источник навигационной информации (или воспринимать их как помехи). Основная проблема этой гипотезы даже не в том, что все подтверждающие ее данные имеют чисто коррелятивный характер (учитывая природу гравитационного взаимодействия, трудно представить, как мог бы выглядеть эксперимент в контролируемых условиях), и не в том, что использование гравитационной карты требует от голубей способности различать углы направления действия силы тяжести, отличающиеся на единицы угловых секунд. Хуже всего, что для восприятия гравитационных аномалий требуется не только способность воспринимать направление “вниз” (т.е. к центру гравитационной массы Земли) в данной точке, но и способность сравнивать его с направлением “вниз” в удаленной точке. Этой способностью вестибулярная система ни птиц, ни человека не обладает; в противном случае мы бы воспринимали, что направления “вниз” в С.-Петербурге и Владивостоке сильно отличаются, а, прилетев из Европы в Новую Зеландию, ощущали, что ходим “вниз головой”. Отсутствие у любых животных

способности ощущать с помощью вестибулярного аппарата “замороженное” направление “вниз дома”, независимое от локального направления “вниз”, заставляет относиться к гравитационной гипотезе как к научному курьезу, несмотря на недавние публикации в уважаемых научных журналах (Blaser et al., 2013, 2014).

Из “нетрадиционных” навигационных гипотез наиболее серьезно выглядит предположение об использовании инфразвука (Hagstrum, 2001, 2003, 2013). Некоторые структуры ландшафта, например горные хребты и особенно морские побережья, генерируют постоянный инфразвук с частотой от 0.1 до 10 Гц, который может быть источником пространственной информации для животных, в т.ч. птиц, способных его воспринимать. Существуют коррелятивные данные о том, что эффективность хоминга почтовых голубей изменяется, когда происходят природные или антропогенные инфразвуковые возмущения (Hagstrum, 2000). Эта гипотеза выглядит гораздо менее экзотично, чем предположения об использовании силы Кориолиса или гравитационных аномалий. Вряд ли инфразвук является основным источником навигационной информации для дальних мигрантов (он не образует бикоординатной сетки), но его использование некоторыми птицами как одного из местных ландшафтных ориентиров вполне возможно и не противоречит известным законам природы.

Наконец, одной из первых была высказана гипотеза астрономической навигации птиц, основанной на наблюдении за движением Солнца и звезд (Matthews, 1953; Sauer F., 1957; Sauer E.G.F., Sauer E.M., 1960). Эти гипотезы, однако, в дальнейшем не нашли подтверждения. В настоящее время считается, что как Солнце (Schmidt-Koenig, 1961, 1990), так и звезды (Mouritsen, Larsen, 2001) предоставляют птицам лишь компасную информацию. В частности, для использования Солнца или звезд для истинной навигации птицам пришлось бы определять их положение на небе с высокой точностью — неизвестно, способны ли птицы на это (Hodos, 1993). Экспериментальные данные также не подтверждают гипотезу астрономической навигации.

Пространственно-временная программа и контроль положения на трассе миграции

Со времен классических экспериментов Пердека (Perdeck, 1958) на скворцах (*Sturnus vulgaris*) принято считать, что взрослые опытные мигранты, совершающие перелет не в первый раз, пользуются навигационной картой, а молодые птицы, совершающие первую в жизни миграцию (в Северном полушарии это обычно происходит осенью), не имеют сформированной карты. Считается, что молодые птицы, мигрирующие в районы

зимовки, где они никогда ранее не были, используют не карту, которая, как считается, у птиц не является врожденной, а формируется на основе индивидуального опыта, а врожденную пространственно-временную программу (Gwinner, Wiltschko, 1978). Эта программа в предельно упрощенном виде может быть сформулирована так: “начать миграцию в таком-то возрасте, лететь в направлении α в течение n дней, затем сменить курс на β и поддерживать его в течение m дней и т.д.; в конце концов прибудешь в место назначения (район зимовки)”. Контроль положения на трассе миграции у молодых птиц считается отсутствующим. Эта концепция получила название “часов и компаса”, хотя более точным названием было бы концепция “календаря и компаса”. Главное, что она не предполагает существования врожденной карты.

Данная концепция является наиболее влиятельной и распространенной в настоящее время. Существует целый ряд данных в ее поддержку: действительно, эксперименты с беловенчными зонотрихиями (*Zonotrichia leucophrys*), которых смещали с северо-запада на северо-восток США, подтвердили способность взрослых опытных мигрантов заметить и скомпенсировать долготное смещение и неспособность молодых птиц это сделать (Thorup et al., 2007). Характер географического распределения находок окольцованных мухоловок-пеструшек (разброс находок) оказался в точности таким, каким он должен быть, если в первую осень жизни птицы пользуются часами и компасом и не умеют компенсировать неизбежные ошибки, снос ветром и т.д. (Mouritsen, 1998). Пространственно-временная программа оказалась наследуемой и промежуточной у гибридов первого поколения как во временном отношении (продолжительность миграционного беспокойства, Berthold, Querner, 1981; Berthold, 1988), так и в отношении направления (Helbig, 1991, 1996; Berthold et al., 1992). В недавнее время эти результаты, полученные в лабораторных тестах в конусах Эмлена, были подтверждены прослеживанием пути миграции птиц гибридного происхождения в природе (Delmore, Irwin, 2014).

Однако вскоре после того, как Э. Гвиннер и В. Вильчко показали, что молодые садовые славки показывают предпочитаемое направление спонтанной локомоторной активности в круговых аренах, соответствующее направлению миграции свободноживущих конспецификов, без внешних источников информации, лишь на основании врожденной программы (Gwinner, Wiltschko, 1978), Бек и Вильчко (Beck, Wiltschko, 1988) обнаружили, что молодые мухоловки-пеструшки сделать этого не могут. Мухоловки-пеструшки для успешного разворачивания врожденной пространственно-временной программы нуждаются в геомагнитной информации, соот-

ветствующей их природной трассе миграции. В дальнейшем было показано, что молодые восточные соловьи (*Luscinia luscinia*) осенью резко увеличивают скорость и степень жиронакопления, если их поместить в магнитные условия, соответствующие северному Египту, т.е. перед миграционным броском через Сахару. Птицы, оставшиеся в магнитном поле Швеции, не накапливали большого количества жира (Fransson et al., 2001). Речь идет о молодых птицах, у которых не было опыта пребывания в магнитных или иных условиях Египта.

На длиннохвостой синице (*Aegithalos caudatus*) было показано, что в ответ на сокращение длины дня молодые птицы увеличивают уровень локомоторной активности, что в природе, очевидно, соответствует увеличению скорости движения по трассе миграции у задержавшихся в северных районах птиц (Vojarinova, Babushkina, 2015). Эти и многие другие данные указывают на возможность того, что помимо часов (или календаря) и компаса, неопытные мигранты имеют некоторое врожденное представление о магнитных и/или фотопериодических условиях, в которых они должны находиться при нормальном, “в графике”, прохождении трассы осенней миграции, и могут корректировать миграционное поведение в случае отклонения от этого графика. Возможно, речь идет не о полноценной карте, а о системе “реперов”, основанных на геомагнитной или иной информации, позволяющих мигрантам-первогодкам контролировать свое положение на трассе миграции. Так, данные спутникового прослеживания перемещений молодых птиц, в частности чеглоков Элеоноры (*Falco eleonora*) Gschwend et al., 2008) и странствующих альбатросов (*Diomedea exulans*) Åkesson, Weimerskirch, 2014), исключительно трудно объяснить на основании одних только часов и компаса, без привлечения навигационных способностей и врожденного знания хотя бы элементов навигационной карты.

На наш взгляд, к настоящему времени накоплено достаточно данных, требующих ревизии концепции часов и компаса. По-видимому, молодые особи многих видов мигрантов (хотя, возможно, не всех) могут с разной степенью точности контролировать свое положение на трассе миграции на основе имеющейся у них врожденной информации. Какими источниками информации они при этом пользуются и какова точность контроля, должно быть предметом дальнейших исследований. Не исключено, что, как и в случае с иерархией компасных систем, будет обнаружена межвидовая вариация, определяемая, прежде всего, длиной и сложностью миграционного маршрута. Возможно, что зяблик из Прибалтики может достичь районов зимовки на юго-западе Европы и без врожденной навигационной карты, а вот чеглок Элеоноры, родившийся в

Средиземноморье, нуждается в подобной информации для того, чтобы долететь до зимовок на о-ве Мадагаскар. Еще труднее представить, как без навигационной карты могут обойтись бурокрылые ржанки (*Pluvialis fulva*), которые гнездятся на Аляске и зимуют на Гавайских о-вах (Johnson et al., 1997).

Изложенные выше соображения могут быть кратко подытожены следующим образом. Мигрирующие птицы обладают компасными системами, которые позволяют им выбирать и поддерживать компасное направление. Этим систем в настоящее время известно три (солнечная, звездная и магнитная), хотя возможно, что не все виды и популяции одинаково успешно пользуются всеми тремя. Детали устройства каждой из этих систем не до конца ясны и нуждаются в дальнейших исследованиях, но само их существование является достаточно надежно установленным фактом. Иерархия и взаимодействие компасных систем мигрирующих птиц изучены весьма неполно; вполне вероятно, что в этом отношении отдельные виды птиц существенно различаются.

В ходе миграции птицы обучаются пользоваться картой, которая позволяет осуществлять истинную навигацию (определять свое положение относительно цели миграции) на масштабе их обычных перемещений. Физическая природа карты является предметом интенсивных исследований; в настоящее время наиболее многообещающие выглядят гипотезы геомагнитной и, возможно, ольфакторной карты.

Обычно считается, что карта формируется с опытом, в ходе миграционных перемещений. Иначе говоря, карта есть только для тех районов (и, возможно, их более или менее близких окрестностей), которые данная особь посещала в течение своей жизни. Врожденной карты неизвестных данной особи мест у мигрирующих птиц нет, и молодые особи впервые достигают видоспецифичных районов зимовок, пользуясь компасом и отсчитывая время, которое необходимо двигаться в определенных генетически закрепленных направлениях. Однако в последние годы появляется все больше данных в пользу представления, что у молодых птиц (может быть, не всех видов мигрантов) все же есть некоторый механизм (возможно, довольно грубый) контроля своего положения на трассе полета, который позволяет им до какой-то степени компенсировать неточности пространственно-временной программы. Возможно, этот механизм основан на параметрах геомагнитного поля.

Исследования ориентации и навигации птиц интенсивно развивались в 1950-х—начале 1980-х гг., после того как появились два основных метода поведенческих экспериментов: лабораторные тесты в круговых аренах (Kramer, 1949) и выпуски голу-

бей (хoming; Matthews, 1951). В этих исследованиях принимали участие советские ученые, особенно в исследованиях природы навигационной карты. В частности, одна из важнейших работ, доказавшая необходимость перемещений в районе рождения для того, чтобы мигранты могли в этот район вернуться (т.е. необходимость оценки каких-то физических градиентов для формирования карты), была сделана на Куршской косе сотрудниками Биологической станции Рыбачий Зоологического института АН СССР, а ее результаты опубликованы в 1984 г. в “Зоологическом журнале” (Соколов и др., 1984). Затем во второй половине 1980-х гг. и до конца 20 в. наметился некоторый спад в ориентационных исследованиях, который сменился новым подъемом, примерно начиная с 2000 года. Современный этап характеризуется тесным взаимодействием зоологов, нейробиологов и биофизиков. Российские исследователи и на этом этапе участвуют в изучении механизмов ориентации и навигации птиц (Chernetsov et al., 2004, 2008, 2011; Kavokin, 2009; Solov'yov et al., 2010; Kishkinev et al., 2010, 2013, 2015; Kavokin et al., 2014), однако это участие может и должно быть более активным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен А.Л. Мухину, Ю.Г. Бояриновой, Л.В. Соколову и анонимному рецензенту, чьи замечания помогли улучшить рукопись.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (15-04-05386) и участия Зоологического института РАН (01201351182). Работа также была поддержана СПбГУ (1.37.149.2014).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голд Д.Л., 1989. Существуют ли у животных магнитные карты? // Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме. Т. 1. М.: Мир. С. 334–349.
- Дольник В.Р., 1973. Астрономическая ориентация птиц // Ориентация птиц и территориальные связи популяций птиц. Рига: Зинатне. С. 14–61.
- Дольник В.Р., 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб: Наука. 360 с. (Труды Зоологического института РАН. Т. 179).
- Каневский В.А., Сытник К.М., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Мельников Д.И., Дыма А.Г., и др., 1985. Применение биотелеметрии в дистанционных геофизических исследованиях // Доклады АН СССР. Т. 282. № 2. С. 291–294.
- Кац Е.Б., Михельсон Х.А., 1978. Влияние изменения направления звездного и магнитного меридианов на ориентацию зарянок в круглых клетках в планетарии // Ориентация птиц. Рига: Зинатне. С. 180–193.
- Кишкин Д.А., Чернецов Н.С., 2014. Магниторецепторные системы у птиц: обзор современных исследований // Журнал общей биологии. Т. 75. № 2. С. 104–123.
- Крылов В.В., Осипова Е.А., Изюмов Ю.Г., 2014. Ориентационное поведение животных в геомагнитном поле и механизмы магниторецепции // Геофизические процессы и биосфера. Т. 13. № 4. С. 60–82.
- Мухин А.Л., Кобылков Д.С., 2014. Хоминг ночью – лучше день потерять, потом за полчаса долететь // Ориентация и навигация животных. Тезисы науч. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 42.
- Паевский В.А., 1971. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе / Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: Наука. С. 3–110 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 50).
- Скайлс Д.Д., 1989. Геомагнитное поле, его природа, история и значение для биологии / Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме. Т. 1. М.: Мир. С. 63–144.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Л. 233 с. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 230).
- Соколов Л.В., Большаков К.В., Виноградова Н.В., Дольник Т.В., Люлеева Д.С., и др., 1984. Проверка способности молодых зябликов запечатлевать и находить территорию будущего гнездования // Зоологический журнал. Т. 63. № 11. С. 1671–1681.
- Соколов Л.В., Высоцкий В.Г., Бардин А.В., 1987. Послегнездовая дисперсия мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л. С. 126–135 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 163).
- Шумаков М.Е., Зеленова Н.П., 1988. Онтогенез невизуальной ориентации у славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) // Тезисы докладов XII Прибалтийской орнитол. конф. Вильнюс. С. 255–257.
- Able K.P., Able M.A., 1990. Calibration of the magnetic compass of a migratory bird by celestial rotation // Nature. V. 347. № 6291. P. 378–380.
- Able K.P., Able M.A., 1990a. Ontogeny of migratory orientation in the Savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis*: Calibration of the magnetic compass // Animal Behaviour. V. 39. № 5. P. 905–913.
- Able K.P., Able M.A., 1993. Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization // Nature. V. 364. № 6437. P. 523–525.
- Åkesson S., Odin C., Hegedüs R., Ilieva M., Sjöholm C., Farakas A., Horváth G., 2015. Testing avian compass calibration: comparative experiments with diurnal and nocturnal passerine migrants in South Sweden // Biology Open. V. 4. № 1. P. 35–47.
- Åkesson S., Weimerskirch H., 2014. Evidence for sex-segregated ocean distributions of first-winter Wandering Albatrosses at Crozet Islands // PLoS ONE. V. 9. № 2. P. e86779.
- Alert B., Michalik A., Helduser S., Mouritsen H., Güntürkün O., 2015. Perceptual strategies of pigeons to detect a rotational centre – a hint for star compass learning? // PLoS ONE. V. 10. № 3. P. e0119919.

- Beck W., Wiltschko W., 1988. Magnetic factors control the migratory direction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas) // Proceedings of 19th International Ornithological Congress. P. 1955–1962.
- Benhamou S., Bonadonna F., Jouventin P., 2003. Successful homing of magnet-carrying white-chinned petrels released in the open sea // *Animal Behaviour*. V. 65. № 4. P. 729–734.
- Berthold P., 1988. Evolutionary aspects of migratory behavior in European warblers // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 1. № 3. P. 195–209.
- Berthold P., 1996. Control of bird migration. L.: Chapman & Hall. 355 p.
- Berthold P., Helbig A.J., Mohr G., Querner U., 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species // *Nature*. V. 360. № 6405. P. 668–670.
- Berthold P., Querner U., 1981. Genetic basis of migratory behavior in European warblers // *Science*. V. 212. № 4490. P. 77–79.
- Bingman V.P., 1984. Night sky orientation of migratory pied flycatchers raised in different magnetic fields // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 15. № 1. P. 77–80.
- Bingman V.P., 1987. Earth's magnetism and the nocturnal orientation of migratory European robins // *Auk*. V. 104. № 3. P. 523–525.
- Blaser N., Guskov S.I., Entin V.A., Wolfer D.P., Kanevskiy V.A., Lipp H.-P., 2014. Gravity anomalies without geomagnetic disturbances interfere with pigeon homing – a GPS tracking study // *Journal of Experimental Biology*. V. 217. № 22. P. 4057–4067.
- Blaser N., Guskov S.I., Meskenaitė V., Kanevskiy V.A., Lipp H.-P., 2013. Altered orientation and flight parts of pigeons reared on gravity anomalies: a GPS tracking study // *PLoS ONE*. V. 8. № 10. P. e77102.
- Bonadonna F., Chamaille-Jammes S., Pinaud D., Weimerskirch H., 2003. Magnetic cues: are they important in black-browed albatross *Diomedea melanophrys* orientation? // *Ibis*. V. 145. № 1. P. 152–155.
- Bojarinova J., Babushkina O., 2015. Photoperiodic conditions affect the level of locomotory activity during migration in the Long-tailed Tit (*Aegithalos c. caudatus*) // *Auk*. V. 132. № 2. P. 370–379.
- Boström J.E., Åkesson S., Alerstam T., 2012. Where on earth can animals use a geomagnetic bi-coordinate map for navigation? // *Ecography*. V. 35. № 11. P. 1039–1047.
- Burda H., Marhold S., Westenberger T., Wiltschko R., Wiltschko W., 1990. Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathergidae, Rodentia) // *Experientia*. V. 46. № 5. P. 528–530.
- Bushuev A.V., Husby A., Sternberg H., Grinkov V.G., 2012. Quantitative genetics of basal metabolic rate and body mass in free-living pied flycatchers // *Journal of Zoology*. V. 288. № 4. P. 245–251.
- Chernetsov N., 2015. Avian compass systems: do all migratory species possess all three? // *Journal of Avian Biology*. V. 46. № 4. P. 342–343.
- Chernetsov N., Berthold P., Querner U., 2004. Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*): inherited information and social interactions // *Journal of Experimental Biology*. V. 207. № 6. P. 937–943.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Kosarev V., Bolshakov C.V., 2011. Not all songbirds calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study // *Journal of Experimental Biology*. V. 214. № 15. P. 2540–2543.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Mouritsen H., 2008. A long-distance avian migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration // *Current Biology*. V. 18. № 3. P. 188–190.
- Cochran W.W., Mouritsen H., Wikelski M., 2004. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues // *Science*. V. 304. № 5669. P. 405–408.
- Delmore K.E., Fox J.W., Irwin D.E., 2012. Dramatic intraspecific differences in migratory routes, stopover sites and wintering areas, revealed using light-level geolocators // *Proceedings of the Royal Society B*. V. 279. № 1747. P. 4582–4589.
- Delmore K.E., Irwin D.E., 2014. Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide // *Ecology Letters*. V. 17. № 10. P. 1211–1218.
- Deutschlander M.E., Borland S.C., Phillips J.B., 1999. Extraocular magnetic compass in newts // *Nature*. V. 400. № 6742. P. 324–325.
- Deutschlander M.E., Freake M.J., Borland S.C., Phillips J.B., Madden R.C., Anderson L.E., Wilson B.W., 2003. Learned magnetic compass orientation by the Siberian hamster, *Phodopus sungorus* // *Animal Behaviour*. V. 65. № 4. P. 779–786.
- Deutschlander M.E., Phillips J.B., Munro U., 2012. Age-dependent orientation to magnetically-simulated magnetic displacements in migratory Australian silvereyes (*Zosterops l. lateralis*) // *Wilson Journal of Ornithology*. V. 124. № 3. P. 467–477.
- Diego-Rasilla F.J., Luengo R.M., Phillips J.B., 2010. Light-dependent magnetic compass in Iberian green frog tadpoles // *Naturwissenschaften*. V. 97. № 1. P. 1077–1088.
- Diego-Rasilla F.J., Luengo R.M., Phillips J.B., 2013. Use of a light-dependent magnetic compass for y-axis orientation in European common frog (*Rana temporaria*) tadpoles // *Journal of Comparative Physiology A*. V. 199. № 7. P. 619–628.
- Duff S.J., Brownlie L.A., Sherry D.F., Sangster M., 1998. Sun compass and landmark orientation by black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. V. 24. № 3. P. 243–253.
- Emlen S.T., 1967. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part I: Evidence of use of celestial cues // *Auk*. V. 84. № 3. P. 309–341.
- Emlen S.T., 1967a. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of celestial orientation // *Auk*. V. 84. № 4. P. 463–489.
- Emlen S.T., 1970. Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation // *Science*. V. 170. № 3963. P. 1198–1201.
- Emlen S.T., Wiltschko W., Demong N.J., Wiltschko R., Bergman S., 1976. Magnetic direction finding: evidence for its use in migratory indigo buntings // *Science*. V. 193. № 4252. P. 505–508.
- Engels S., Schneider N.-L., Lefeldt N., Hein C.M., Zapka M., et al., 2014. Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird // *Nature*. V. 509. № 7500. P. 353–356.

- Fischer J.H., Munro U., Phillips J.B., 2003. Magnetic navigation by an avian migrant? // Avian migration. Berlin – Heidelberg: Springer. P. 423–432.
- Fransson T., Jakobsson S., Johansson P., Kullberg C., Lind J., Vallin A., 2001. Magnetic cues trigger extensive refueling // Nature. V. 414. № 6859. P. 35–36.
- Freake M.J., Muheim R., Phillips J.B., 2006. Magnetic maps in animals: a theory comes of age? // Quarterly Review of Biology. V. 81. № 4. P. 327–347.
- Freire R., Dunston E., Fowler E.M., McKenzie G.L., Quinn C.T., Michelsen J., 2012. Conditioned response to a magnetic anomaly in the Pekin Duck (*Anas platyrhynchos domestica*) involves the trigeminal nerve // Journal of Experimental Biology. V. 215. № 14. P. 2399–2404.
- Gaggini V., Baldaccini N., Spina F., Giunchi D., 2010. Orientation of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: cue-conflict experiments during spring migration // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 64. № 8. P. 1333–1342.
- Gagliardo A., 2013. Forty years of olfactory navigation in birds // Journal of Experimental Biology. V. 216. № 12. P. 2165–2171.
- Gagliardo A., Bried J., Lambardi P., Luschi P., Wikelski M., Bonadonna F., 2013. Oceanic navigation in Cory's shearwaters: evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement // Journal of Experimental Biology. V. 216. № 15. P. 2798–2805.
- Gagliardo A., Ialalè P., Filannino C., Wikelski M., 2011. Homing pigeons only navigate in air with intact environmental odours: a test of the olfactory activation hypothesis with GPS data loggers // PLoS ONE. V. 6. № 8. P. e22385.
- Gagliardo A., Ialalè P., Savini M., Wild J.M., 2006. Having the nerve to home: trigeminal magnetoreceptor versus olfactory mediation of homing in pigeons // Journal of Experimental Biology. V. 209. № 15. P. 2888–2892.
- Gagliardo A., Ialalè P., Savini M., Wild M., 2008. Navigational abilities of homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated magnetic information when young // Journal of Experimental Biology. V. 211. № 13. P. 2046–2051.
- Gagliardo A., Ialalè P., Savini M., Wild M., 2009. Navigational abilities of adult and experienced homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated magnetic information // Journal of Experimental Biology. V. 212. № 19. P. 3119–3124.
- Gill R.E. Jr., Tibbitts T.L., Douglas D.C., Handel C.M., Mulcahy D.M., et al., 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? // Proceedings of the Royal Society B. V. 276. № 1656. P. 447–457.
- Gould J.L., 2009. Animal navigation: a wake-up call for homing // Current Biology. V. 19. № 8. P. R338–R339.
- Gschwend M., Kalko E.K.V., Querner U., Fielder W., Berthold P., 2008. All across Africa: highly individual migration routes of Eleonora's falcon // Proceedings of the Royal Society B. V. 275. № 1653. P. 2887–2896.
- Guinchi D., Vanni L., Baldaccini N.E., Spina F., Biondi F., 2015. New cue-conflict experiments suggest a leading role of visual cues in the migratory orientation of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* // Journal of Ornithology. V. 156. № 1. P. 113–121.
- Gwinner E., Wiltschko W., 1978. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin* // Journal of Comparative Physiology A. V. 125. № 3. P. 267–273.
- Hagstrum J.T., 2000. Infrasound and the avian navigational map // Journal of Experimental Biology. V. 203. № 7. P. 1103–1111.
- Hagstrum J.T., 2001. Infrasound and the avian navigational map // Journal of Navigation. V. 54. № 3. P. 377–391.
- Hagstrum J.T., 2013. Atmospheric propagation modeling indicates homing pigeons use loft-specific infrasonic "map" cues // Journal of Experimental Biology. V. 216. № 4. P. 687–699.
- Helbig A.J., 1991. Inheritance of a migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*) // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 28. № 1. P. 9–12.
- Helbig A.J., 1996. Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in Palearctic warblers (Aves: Sylviidae) // Journal of Experimental Biology. V. 199. № 1. P. 49–55.
- Heyers D., Zapka M., Hoffmeister M., Wild J.M., Mouritsen H., 2010. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird // Proceedings of National Academy of Sciences U.S.A. V. 107. № 20. P. 9394–9399.
- Hodos W., 1993. The visual capabilities of birds // Vision, brain, and behavior in birds. Cambridge, Mass.: MIT Press. P. 63–76.
- Holland R.A., 2014. True navigation in birds: from quantum physics to global migration // Journal of Zoology. V. 293. № 1. P. 1–15.
- Holland R.A., Thorup K., Gagliardo A., Bisson I., Knecht E., et al., 2009. Testing the role of sensory systems in the migratory heading of a songbird // Journal of Experimental Biology. V. 212. № 24. P. 4065–4071.
- Holland R.A., Thorup K., Vonhof M.J., Cochran W.W., Wikelski M., 2006. Bat orientation using Earth's magnetic field // Nature. V. 444. № 7120. P. 702.
- Johnson O.W., Warnock N., Bishop M.A., Bennett A.J., Johnson P.M., Kienholz R.J., 1997. Migration by radio-tagged Pacific Golden-Plovers from Hawaii to Alaska, and their subsequent survival // Auk. V. 114. № 3. P. 521–524.
- Jorge P.E., Marques A.E., Phillips J.B., 2009. Activational rather than navigational effects of odors on homing of young pigeons // Current Biology. V. 19. № 8. P. 650–654.
- Jorge P.E., Marques P.A.M., Phillips J.B., 2010. Activational effects of odors on avian navigation // Proceedings of the Royal Society B. V. 277. № 1678. P. 45–49.
- Kavokin K.V., 2009. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds // Bioelectromagnetics. V. 30. № 5. P. 402–410.
- Kavokin K., Chernetsov N., Pakhomov A., Bojarinova J., Kobylkov D., Namozov B., 2014. Magnetic orientation of garden warblers (*Sylvia borin*) under 1.4 MHz radiofrequency magnetic field // Journal of the Royal Society Interface. V. 11. № 97. P. 20140451.

- Kishkinev D., Chernetsov N., Heyers D., Mouritsen H., 2013. Migratory reed warblers need intact trigeminal nerves to correct for a 1,000 km eastward displacement // *PLoS ONE*. V. 8. № 6. P. e65847.
- Kishkinev D., Chernetsov N., Mouritsen H., 2010. A double-clock or jetlag mechanism is unlikely to be involved in detection of east–west displacements in a long-distance avian migrant // *Auk*. V. 127. № 4. P. 773–780.
- Kishkinev D., Chernetsov N., Pakhomov A., Heyers D., Mouritsen H., 2015. Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement // *Current Biology*. V. 25. № 19. P. R822–R824.
- Kishkinev D., 2015. Sensory mechanisms of long-distance navigation in birds: a recent advance in the context of previous studies // *Journal of Ornithology*. In press. doi: 10.1007/s10336-015-1215-4
- Kramer G., 1949. Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugruhe gekäfigter Vögel // *Ornithologie als biologische Wissenschaft*. Heidelberg: Carl Winter Verlag. S. 269–283.
- Kramer G., 1951. Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse // *Proc. X Ornithol. Congr. Uppsala*. S. 269–280.
- Kramer G., 1953. Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindorientierung verwertet? // *Journal für Ornithologie*. Bd. 94, H. 3/4. S. 201–219.
- Kramer G., 1957. Experiments in bird orientation and their interpretation // *Ibis*. V. 99. № 2. P. 196–227.
- Kramer G., 1961. Long-distance orientation // *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York, London: Academic Press. P. 341–371.
- Larkin T., Keeton W.T., 1978. An apparent lunar rhythm in the day-to-day variations in initial bearings of homing pigeons // *Animal migration, navigation and homing*. Berlin, New York: Springer. P. 92–106.
- Lefeldt N., Heyers D., Schneider N.-L., Engels S., Elbers D., Mouritsen H., 2014. Magnetic field-driven induction of ZENK in the trigeminal system of pigeons (*Columba livia*) // *Journal of the Royal Society Interface*. V. 11. № 100. P. 20140777.
- Liu X., Chernetsov N., 2012. Avian orientation: multi-cue integration and calibration of compass systems // *Chinese Birds*. V. 3. № 1. P. 1–8.
- Lohmann K.J., 1991. Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) // *Journal of Experimental Biology*. V. 155. № 1. P. 37–49.
- Lohmann K.J., Lohmann C.M.F., 1993. A light-independent magnetic compass in the leatherback sea turtle // *Biological Bulletin*. V. 185. № 1. P. 149–151.
- Löhr H., 1959. Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) // *Journal für Ornithologie*. Bd. 100. H. 2. S. 132–140.
- Matthews G.V.T., 1951. The experimental investigation of navigation in homing pigeons // *Journal of Experimental Biology*. V. 28. № 4. P. 508–536.
- Matthews G.V.T., 1953. Sun navigation in homing pigeons // *Journal of Experimental Biology*. V. 30. № 2. P. 243–267.
- Merkel F.W., Wiltschko W., 1965. Magnetismus und Richtungsfinden zugunruhiger Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) // *Vogelwarte*. Bd. 23. H. 1. S. 71–77.
- Mewaldt L.R., 1976. Winter philopatry in White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) // *North American Bird Bander*. V. 1. № 1. P. 14–20.
- Michalik A., Alert B., Engels S., Lefeldt N., Mouritsen H., 2014. Star compass learning: how long does it take? // *Journal of Ornithology*. V. 155. № 1. P. 225–234.
- Moore F.R., 1985. Integration of environmental stimuli in the migratory orientation of the Savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis* // *Animal Behaviour*. V. 33. № 2. P. 654–663.
- Mora C.V., Acerbi M.L., Bingman V.P., 2014. Conditioned discrimination of magnetic inclination in a spatial-orientation arena task by homing pigeons (*Columba livia*) // *Journal of Experimental Biology*. V. 217. № 23. P. 4123–4131.
- Mora C.V., Davison M., Wild J.M., Walker M.M., 2004. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon // *Nature*. V. 432. № 7016. P. 508–511.
- Mouritsen H., 1998. Modelling migration: the clock-and-compass model can explain the distribution of ringing recoveries // *Animal Behaviour*. V. 56. № 4. P. 899–907.
- Mouritsen H., 2013. The magnetic senses // *Neurosciences – from molecule to behavior*. A university textbook. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 427–443.
- Mouritsen H., 2015. Magnetoreception in birds and its use for long-distance migration // *Sturkie's Avian Physiology*. 6th ed. London: Academic Press. P. 113–133.
- Mouritsen H., Hore P.J., 2012. The magnetic retina: light-dependent and trigeminal magnetoreception in migratory birds // *Current Opinion in Neurobiology*. V. 22. № 2. P. 343–352.
- Mouritsen H., Huyvaert K.P., Frost B.J., Anderson D.J., 2003. Waved albatrosses can navigate with strong magnets attached to their head // *Journal of Experimental Biology*. V. 206. № 22. P. 4155–4166.
- Mouritsen H., Larsen O.N., 2001. Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass // *Journal of Experimental Biology*. V. 204. № 22. P. 3855–3865.
- Muheim R., Åkesson S., Phillips J.B., 2007. Magnetic compass of migratory Savannah Sparrows is calibrated by skylight polarization at sunrise and sunset // *Journal of Ornithology*. V. 148, Suppl. 2. P. 485–494.
- Muheim R., Åkesson S., Phillips J.B., 2008. Response to R. Wiltschko et al. (*J. Ornithol.*): Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds // *Journal of Ornithology*. V. 149. № 4. P. 659–662.
- Muheim R., Moore F.R., Phillips J.B., 2006. Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds – a review of cue-conflict experiments // *Journal of Experimental Biology*. V. 209. № 1. P. 2–17.
- Muheim R., Phillips J.B., Åkesson S., 2006a. Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds // *Science*. V. 313. № 5788. P. 837–839.
- Mukhin A., 1999. Nocturnal restlessness in caged juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* // *Avian Ecology and Behaviour*. V. 3. P. 91–97.
- Mukhin A., Grinkevich V., Helm B., 2009. Under cover of darkness: nocturnal life of diurnal birds // *Journal of Biological Rhythms*. V. 24. № 3. P. 225–231.

- O'Keefe J., Nadel L., 1978. The hippocampus as a cognitive map. Oxford: Oxford University Press. 570 p.
- Pakhomov A., Chernetsov N., 2014. Early evening activity of migratory Garden Warbler *Sylvia borin*: compass calibration activity? // Journal of Ornithology. V. 155. № 3. P. 621–630.
- Papi F., Fiore L., Fiaschi V., Benvenuti S., 1971. The influence of olfactory nerve section on the homing capacity of carrier pigeons // Monitore Zoologico Italiano N.S. V. 5. P. 265–267.
- Papi F., Fiore L., Fiaschi V., Benvenuti S., 1972. Olfaction and homing in pigeons // Monitore Zoologico Italiano N.S. V. 6. P. 85–95.
- Perdeck A.C., 1958. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments // Ardea. V. 46. № 1. P. 1–37.
- Phillips J.B., 1996. Magnetic navigation // Journal of Theoretical Biology. V. 180. № 4. P. 309–319.
- Ritz T., Adem S., Schulten K., 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // Biophysical Journal. V. 78. № 2. P. 707–718.
- Ruegg K., Anderson E.C., Boone J., Pouls J., Smith T.B., 2014. A role for migration-linked genes and genomic islands in divergence of a songbird // Molecular Ecology. V. 23. № 19. P. 4757–4769.
- Rüppell W., 1934. Versuche zur Ortstreue und Fernorientierung der Vögel. III. Heimfindeversuche mit Rauchschwalben (*Hirundo rustica*) und Mehlschwalben (*Delichon urbica*) von H. Warnat (Berlin-Charlottenburg) // Vogelzug. Bd. 5. S. 161–166.
- Rüppell W., 1935. Heimfindeversuche mit Staren 1934 // Journal für Ornithologie. Bd. 83. H. 3. S. 462–524.
- Quinn T.P., Merrill R.T., Brannon E.L., 1981. Magnetic field detection in sockeye salmon // Journal of Experimental Zoology. V. 217. № 1. P. 137–142.
- Salewski V., Bairlein F., Leisler B., 2000. Recurrence of some palaeartic migrant passerine species in West Africa // Ringing and Migration. V. 20. № 1. P. 29–30.
- Sandberg R., Bäckman J., Moore F.R., Löhmus M., 2000. Magnetic information calibrates celestial cues during migration // Animal Behaviour. V. 60. № 4. P. 453–462.
- Sauer F., 1956. Zugorientierung einer Mönchsgrasmücke (*Sylvia a. atricapilla*, L.) unter künstlichem Sternenhimmel // Naturwissenschaften. Bd. 43. H. 10. S. 231–232.
- Sauer F., 1957. Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*) // Zeitschrift für Tierpsychologie. Bd. 14. H. 1. S. 29–70.
- Sauer E.G.F., Sauer E.M., 1960. Star navigation of nocturnal migrating birds. The 1958 planetarium experiments // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. V. 25. P. 463–473.
- Schmaljohann H., Rautenberg T., Muheim R., Naef-Daenzer B., Bairlein F., 2013. Response of a free-flying songbird to an experimental shift of the light polarization pattern around sunset // Journal of Experimental Biology. V. 216. № 8. P. 1381–1387.
- Schmidt-Koenig K., 1958. Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens // Zeitschrift für Tierpsychologie. Bd. 15. H. 3. S. 301–331.
- Schmidt-Koenig K., 1961. Die Sonne als Kompaß im Heimorientierungssystem der Brieftauben // Zeitschrift für Tierpsychologie. Bd. 18. H. 2. S. 221–244.
- Schmidt-Koenig K., 1990. The sun compass // Experientia. V. 46. № 4. P. 336–342.
- Schulten K., Swenberg C.E., Weller A., 1978. A biomagnetic sensory mechanism based on magnetic field modulated coherent electron spin motion // Zeitschrift für Physikalische Chemie (NF). V. 111. № 1. P. 1–5.
- Solov'yov I., Mouritsen H., Schulten K., 2010. Acuity of a cryptochrome and vision-based magnetoreception system in birds // Biophysical Journal. V. 99. № 1. P. 40–49.
- Thorup K., Bisson I.-A., Bowlin M.S., Holland R.A., Wingfield J.C., et al., 2007. Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in a migratory songbird // Proceedings of National Academy of Sciences U.S.A. V. 104. № 46. P. 18115–18119.
- Tolman E.C., 1948. Cognitive maps in rats and men // Psychological Review. V. 55. № 4. P. 189–208.
- Treiber C.D., Salzer M.C., Riegler J., Edelman N., Sugar C., et al., 2012. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons // Nature. V. 484. № 7394. P. 367–370.
- Waldvogel J.A., 1987. Olfactory navigation in homing pigeons: are the current models atmospherically realistic? // Auk. V. 104. № 3. P. 369–379.
- Walker M.M., Dennis T.E., Kirschvink J.L., 2002. The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals // Current Opinion in Neurobiology. V. 12. № 6. P. 735–744.
- Wallraff H.G., 1960. Does celestial navigation exist in animals? // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. V. 25. P. 451–461.
- Wallraff H.G., 1974. Das Navigationssystem der Vögel. München – Wien: R. Oldenbourg.
- Wallraff H.G., 1980. Olfaction and homing in pigeons: nerve-section experiments, critique hypotheses // Journal of Comparative Physiology A. V. 139. № 3. P. 209–224.
- Wallraff H.G., 1981. The olfactory component of pigeon navigation: steps and analysis // Journal of Comparative Physiology A. V. 143. № 4. P. 411–422.
- Wallraff H.G., 1999. The magnetic map of homing pigeons: an evergreen phantom // Journal of Theoretical Biology. V. 197. № 2. P. 265–269.
- Wallraff H.G., 2005. Avian navigation: pigeon homing as a paradigm. Berlin – Heidelberg: Springer. 229 p.
- Wallraff H.G., 2013. Ratios among atmospheric trace gases together with winds imply exploitable information for bird navigation: a model elucidating experimental results // Biogeosciences. V. 10. № 11. P. 6929–6943.
- Wallraff H.G., 2014. Do olfactory stimuli provide positional information for home-oriented avian navigation? // Animal Behaviour. V. 90. P. e1–e6.
- Wallraff H.G., Andreae M.O., 2000. Spatial gradients in ratios of atmospheric trace gases: a study stimulated by experiments on bird navigation // Tellus B. V. 52. № 4. P. 1138–1157.

- Weindler P., Baumetz M., Wiltschko W., 1997. The direction of celestial rotation influences the development of stellar orientation in young garden warblers (*Sylvia borin*) // Journal of Experimental Biology. V. 200. № 15. P. 2107–2113.
- Weindler P., Beck W., Liepa V., Wiltschko W., 1995. Development of migratory orientation in pied flycatchers in different magnetic inclinations // Animal Behaviour. V. 49. № 1. P. 227–234.
- Weindler P., Böhme F., Liepa V., Wiltschko W., 1998. The role of the daytime cues in the development of magnetic orientation in a night-migrating bird // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 42. № 4. P. 289–294.
- Wiltschko R., Munro U., Ford H., Wiltschko W., 2008. Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds // Journal of Ornithology. V. 149. № 4. P. 607–614.
- Wiltschko R., Munro U., Ford H., Wiltschko W., 2008a. Response to the comments by R. Muheim, S. Åkesson, and J.B. Phillips to our paper “Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds” // Journal of Ornithology. V. 149. № 4. P. 663–664.
- Wiltschko R., Wiltschko W., 2015. Avian navigation: a combination of innate and learned mechanisms // Advances in the Study of Behavior. V. 47. P. 229–310.
- Wiltschko W., 1968. Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) // Zeitschrift für Tierpsychologie. Bd. 25. H. 5. S. 537–558.
- Wiltschko W., Balda R.P., 1989. Sun compass orientation in seed-caching scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) // Journal of Comparative Physiology A. V. 164. № 6. P. 717–721.
- Wiltschko W., Balda R.P., Jahnel M., Wiltschko R., 1999. Sun compass orientation in seed-caching corvids: its role in spatial memory // Animal Cognition. V. 2. № 4. P. 215–221.
- Wiltschko W., Daum P., Fergenbauer-Kimmel A., Wiltschko R., 1987. The development of the star compass in Garden Warblers, *Sylvia borin* // Ethology. V. 74. № 4. P. 285–292.
- Wiltschko W., Wiltschko R., 1972. Magnetic compass of European Robins // Science. V. 176. № 4030. P. 62–64.
- Wiltschko W., Wiltschko R., Keeton W.T., 1976. Effects of a “permanent” clock-shift on the orientation of young homing pigeons // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 1. № 3. P. 229–243.
- Wiltschko W., Wiltschko R., Keeton W.T., 1984. The effect of a “permanent” clockshift on the orientation of experienced homing pigeons. I. Experiments in Ithaca, New York, USA // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 15. № 4. P. 263–272.
- Yeagley H.L., Whitmore F.C., 1947. A preliminary study of a physical basis of bird navigation // Journal of Applied Physics. V. 18. № 12. P. 1035–1063.
- Zapka M., Heyers D., Hein C.M., Engels S., Schneider N.-L., et al., 2009. Visual, but not trigeminal, mediation of magnetic compass information in a migratory bird // Nature. V. 461. № 7268. P. 1274–1277.

ORIENTATION AND NAVIGATION OF MIGRATING BIRDS

N. S. Chernetsov

Biological Station “Rybachy”, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Rybachy 238535, Kaliningrad oblast, Russia
e-mail: nikita.chernetsov@gmail.com

St. Petersburg State University, St. Petersburg 199034, Russia

The question of how migrating birds find their way towards wintering areas and back fascinates researchers since the beginning of scientific studying the avian biology. Migrating birds are shown to possess a compass system, which allows them to select and maintain certain compass directions. Three such systems, as solar, stellar and magnetic ones, are known. Their details are not quite clear and need further research. The hierarchy and interaction of compass systems in migrating birds have been poorly studied; different species may vary in this respect. During migration, birds learn to use maps that make possible true navigation, i.e. to detect the position towards the goal of movement. The physical nature of navigational maps is an object of intensive research; currently, the most promising concepts are geomagnetic and possibly olfactory maps. A significant contribution to the formation of navigational maps was made by Soviet/Russian researchers, whose work was published in Zoologicheskii Zhurnal (Sokolov et al., 1984). Migrating birds have no innate map, and first-autumn individuals reach their species-specific wintering areas by using a compass sense and counting the time that should be spent for moving in certain genetically fixed directions. However, in the recent years, more and more data suggest that juveniles (maybe not of all species) do have some mechanism of controlling their position on the migratory route that allows them to compensate for errors of the spatial-temporal program of migration.

Keywords: birds, migration, orientation, navigation, compass systems, navigation map