



Изучение миграций птиц сегодня: некоторые достижения и новые сложности

Н.С. Чернецов^{1,2}

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: nikita.chernetsov@zin.ru

² Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия.

Представлена 4 мая 2023; после доработки 17 августа 2023; принята 12 сентября 2023.

РЕЗЮМЕ

Рассмотрены основные направления изучения миграций птиц, в которых за последние годы достигнуты существенные успехи. В этих направлениях прогресс за это время привёл к существенному пересмотру представлений, сложившихся ранее. Это – внешние проявления миграции, т.е. дальность миграционных бросков, их скорость, продолжительность миграционных остановок, высота миграционного полёта, которые вместе составляют пространственно-временной ход миграции. Новые знания позволили поставить новые вопросы относительно физиологических адаптаций, которые делают такие перелёты возможными, и контролирующих этот процесс факторов. Существенный прогресс достигнут в изучении ориентации и навигации птиц при дальних миграционных перемещениях; правда, в основном это касается одного аспекта, а именно – механизма магниторецепции и использования магнитной информации для ориентации. Кроме того, исследователи миграций птиц не могут остаться в стороне от революции «-омики», которая так же, как и исследования внешней стороны миграции, вызвана технологическими достижениями, в первую очередь – появлением и распространением методов секвенирования нового поколения. Полученные новые данные вызвали надежду разобраться в генетических основах эндогенного контроля миграций. В этой области разрыв между ожиданиями и реальными результатами остаётся довольно большим, и основной задачей является изучение механизмов, обеспечивающих миграционное поведение птиц на молекулярном и клеточном уровне. Полученные на данный момент новые результаты касаются в основном процессов, которые в этом отношении охарактеризованы относительно хорошо, в первую очередь это – особенности энергетического обмена у мигрантов и ответ на стрессорные воздействия.

Ключевые слова: генетика поведения, миграция, ориентация, птицы, телеметрия

Bird migration research today: some achievements and new challenges

N.S. Chernetsov^{1,2}

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: nikita.chernetsov@zin.ru

² Saint Petersburg University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia.

Submitted May 4, 2023; revised August 17, 2023; accepted September 12, 2023.

ABSTRACT

This review deals with the topics of bird migration research that have seen significant progress in the recent years. In these fields, earlier views have been significantly re-considered. They include the manifestation of migration, i.e. length of migratory flights, their speed, duration of stopovers, flight altitude, which taken together form the

spatio-temporal realization of migration. New data on this array of research questions make it possible to ask new questions about physiological adaptations that make such flights possible, and factors that govern these processes. Significant progress is also evident in the study of long-distance orientation and navigation of migrating birds. However, it mainly concerns the mechanisms of magnetoreception and use of magnetic cues for orientation. Besides, students of bird migration could not ignore the ‘-omics’ revolution, which, like the studies of the manifestation of migration, was mainly caused by technological advances, mainly by the advent of next generation sequencing techniques. The new data obtained by these methods raised the hope to sort out the genetic basis of endogenous control of bird migration. However, the gap between the expectations and the actual results remains. To close this gap, new research into the molecular and cellular mechanisms that underlie migratory behavior is necessary. The results available now mainly refer to the processes that are relatively well understood, mainly the mechanisms of energy turnover and stress response.

Key words: genetics of behavior, migration, orientation, birds, telemetry

ВВЕДЕНИЕ

Миграции птиц привлекали внимание людей задолго до начала научного изучения биологии. Важнейшим шагом на пути научного познания дальних перемещений птиц была эпоха великих географических открытий, когда европейские исследователи обнаружили в далёких странах не только экзотических животных, но и хорошо известных им европейских птиц. Следующий важный шаг в изучении миграций птиц был сделан, когда на рубеже XIX и XX веков появился и стал активно применяться метод кольцевания, т.е. пожизненного индивидуального мечения птиц. Кольцевание в современном виде, как научный метод исследования биологии птиц, было изобретено датским орнитологом-любителем Г.Х.К. Мортенсенем. Активное развитие кольцевание получило благодаря деятельности И. Тинеманна, руководителя орнитологической станции «Росситтен» на Куршской косе в Восточной Пруссии (ныне – Калининградская область России) (Thienemann 1931). Кольцевание птиц позволило получить ценную информацию о путях миграций и сезонном распределении ряда видов птиц, в первую очередь тех, от которых удавалось получить заметное количество дальних находок. Эта информация была обобщена в т.н. атласах кольцевания, от первого атласа, основанного на данных кольцевания на орнитологических станциях «Росситтен» и «Гельголанд» (Schüz und Weigold 1931) до самого современного проекта (Spina et al. 2022).

В течение XX века в тех районах, где кольцевание птиц приводит к получению сколько-нибудь разумного количества дальних находок

колец, собран материал на основе т.н. «широких данных», т.е. многих десятков тысяч повторных находок от миллионов окольцованных птиц, про которых известны дата и место кольцевания, а также дата и место повторной находки. Развитие спутниковых технологий привело к тому, что, начиная с 90-х гг. XX века, достаточно массовым явлением стало прослеживание птиц, помеченных спутниковыми передатчиками (Sokolov 2011). Несмотря на постоянное удешевление технологии и появление новых методов, в частности – датчиков уровня освещённости (McKinnon and Love 2018), число особей птиц разных видов, помеченных такими устройствами, было и всегда останется на несколько порядков меньше, чем число окольцованных птиц (максимум десятки тысяч против десятков миллионов). Однако объём информации и уровень детализации, которые можно получить от птиц, помеченных спутниковыми и радиопередатчиками, а также датчиками уровня освещённости, намного превышает таковые для окольцованных птиц. Такого рода материал, когда достаточно детальная информация получается от относительно небольшого числа особей, можно считать «глубокими данными».

В задачу настоящего обзора не входит подробный обзор новых методов прослеживания миграций птиц и тем более полученных с их помощью результатов. В обзоре выделены четыре направления в науке о миграциях птиц, которые стали развиваться в последние 10–15 лет на основе данных, которые удаётся получить с помощью новых методов. В этих направлениях прогресс за это время привёл к существенному пересмотру представлений, сложившихся

ранее. Это, во-первых, внешние проявления миграции, т.е. дальность миграционных бросков, их скорость, продолжительность миграционных остановок, высота миграционного полёта – всё то, что обобщённо можно назвать *пространственно-временным ходом миграции*. Во-вторых, новые знания об этом комплексе вопросов вызывают новые вопросы о физиологических приспособлениях, которые делают наблюдаемые сверхдальние и сверхвысотные миграционные полёты возможными, и о *факторах, контролирующих этот процесс*. В-третьих, это – комплекс вопросов, объединяемый под названием *ориентации и навигации птиц* при дальних миграционных перемещениях. Эти вопросы тесно увязаны с поведением птиц, нейробиологическими механизмами, которые обеспечивают это поведение, и сенсорными механизмами ориентации. И в-четвёртых, исследователи миграций птиц, конечно, не могли остаться в стороне от происходящей на наших глазах революции «-омики», которую так же, как и исследования внешней стороны миграции, вызвали технологические достижения, в первую очередь – появление и распространение секвенирования нового поколения (NGS). Эта революция вызвала надежду разобраться в *генетических основах* эндогенного контроля миграций, которая, как нам кажется, пока является несколько преждевременной. Вопросы, касающиеся прогресса в понимании эндокринного контроля миграционного состояния птиц, рассматриваются в другой статье (Цвей [Tsvey] 2023) и не будут освещены в настоящем обзоре.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ХОД МИГРАЦИИ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ВОЗМОЖНОСТИ

Новые сведения о дальности и скорости миграционных бросков и продолжительности миграционных остановок были получены в течение первых двух десятилетий XXI века с помощью спутниковых передатчиков. В первую очередь, конечно, следует упомянуть широко известную статью о беспосадочном перелёте аляскинского подвида малого веретенника *Litosa lapponica baueri* Naumann, 1836 с Аляски в Новую Зеландию (Gill et al. 2009). Беспосадочный полёт на расстояние, превышающее 10 тыс.

километров, продолжающийся 8–9 суток подряд, мало того, что поражает воображение, но и ставит целый ряд вопросов относительно расхода энергии на полёт, навигационных способностей и проблемы депривации сна. Существовавшие представления об энергетической цене полёта у птиц (Дольник [Dolnik] 1995; Hedenström 2008) не допускали возможности таких дальних беспосадочных перелётов. Выдвигавшиеся отдельными авторами предположения, что энергетическая цена миграционного полёта у адаптированных для дальних миграций видов птиц значительно ниже, чем (тогда) общепринятое значение – в 10–12 раз выше уровня базального метаболизма (Chernetsov 2010, 2012a), не встречали понимания у наиболее авторитетных исследователей (Hedenström 2012). Тем не менее полученные данные однозначно указывают, что расход энергии на миграционный полёт превышает минимально возможный расход энергии в покое не в 10–12, а «всего лишь» в 6–7 раз (Chernetsov 2012b).

Помимо вопросов энергетического обмена, полученные данные по сверхдальним миграционным броскам ставят вопрос, как во время полёта в течение нескольких суток подряд птицы решают проблему депривации сна. Этот вопрос поднимали и раньше (Fuchs et al. 2006, 2009; Németh 2009; Rattenborg et al. 2004, 2009), однако его ставили в основном в контексте предполагаемого хронического недостатка сна у птиц, которые (почти) каждую ночь совершают миграционные броски и каким-то образом компенсируют этот недостаток краткосрочным дневным сном. Когда миграционный полёт продолжается 8–9 суток без остановки, возникает вопрос об острой депривации. Скорее всего, птицы решают этот вопрос за счёт однополушарного сна (иные варианты трудно представить). Наличие однополушарного сна в полете в природе было показано у больших фрегатов *Fregata minor* (Gmelin, 1789) (Rattenborg et al. 2016), но не во время миграции, а в ходе полётов за кормом в период размножения. Оказалось, что в полёте фрегаты спят очень мало (менее 3% времени), в то время как на суше они спят >50% времени, по-видимому, компенсируя недостаток сна в полёте. Можно предположить, что малые веретенники во время своих миграционных полётов через весь Тихий океан также

часть времени проводят в однополушарном сне, но так ли это, и какую долю времени миграционного броска занимает такой сон, неизвестно.

Не менее, а в каком-то смысле и более впечатляющие дальние миграционные броски совершают дупели *Gallinago media* (Latham, 1787), значительная часть которых без посадки летят из районов миграционных остановок в северной Европе через центральную часть Европы, Средиземное море и Сахару до мест остановок в зоне Сахеля, сразу южнее Сахары (Lindström et al. 2016). Эти птицы совершают миграционные броски на расстояние в 5500 км (что занимает у них 64 ч непрерывного полёта) без явной на то необходимости: и в центральной, и в южной Европе есть водно-болотные угодья, которые мигрирующие дупели могли бы использовать для остановок. Если этого не происходит, логично предположить, что птицам просто не нужно останавливаться, а беспосадочный бросок на 5500 км не представляет для них существенной проблемы (Hedenström 2010).

Кроме данных по продолжительности бросков, спутниковое прослеживание мигрирующих птиц позволяет получить данные о высоте полёта. Выяснилось, что горные гуси *Anser indicus* (Latham, 1790) машущим полётом пересекают Гималаи во время миграции с зимовок на уровне моря в Индии в районы размножения в Монголии. Они поднимаются с уровня моря на высоту 4000–6000 м н.у.м. в течение нескольких часов, набирая в среднем 1100 м по высоте в час (Hawkes et al. 2011, 2013). Сообщения о «гусях, летящих выше вершины г. Джомолунгма», кочующие из одного обзора миграции птиц в другой, в конечном итоге восходят к не очень надёжному наблюдению стаи гусей, будто бы летевших над вершиной г. Макалу (8487 м н.у.м.), сделанному с ледника Барун (Swan 1961). Это наблюдение вполне могло быть ошибочным из-за оптической иллюзии (Bishop et al. 2015). Эти утверждения не подтверждены данными спутникового прослеживания: по имеющимся данным, горные гуси пролетают над перевалами на минимально возможной высоте над землёй. Телеметрические данные о температуре и частоте сердечных сокращений горных гусей в полёте над Гималаями показали, что расход энергии на полёт у такой крупной птицы, как горный гусь, быстро возрастает с падением плотности возду-

ха (т.е. с увеличением высоты полёта). Это делает энергетически выгодным лететь как можно ниже над землёй и снижать высоту полёта в понижениях, даже если в дальнейшем высоту снова придётся набирать (Bishop et al. 2015). Однако в условиях Гималаев даже полёт на минимально возможной высоте соответствует более чем 5000 м н.у.м. Такой полёт, и тем более набор высоты за считанные часы, без длительной акклиматизации к высокогорным условиям, низкой плотности воздуха и низкому парциальному давлению кислорода, ставит вопросы о физиологических механизмах, которые делают это возможным.

Как сверхдальние миграционные броски, как выяснилось, происходят не только над океаном, так и высотная миграция происходит не только над высочайшими горами в мире. Данные о миграции дроздовидных камышевок *Acrocephalus arundinaceus* (Linnaeus, 1758) над Сахарой показали, что во время длительных круглосуточных бросков эти птицы на восходе солнца резко увеличивали высоту полёта со средней высоты в 2400 м ночью до средней высоты 5350 м днём (и до 6267 м н.у.м.; Sjöberg et al. 2021). До сих пор было принято считать, что ночная миграция птиц в основном происходит на высотах до 2000 м н.у.м., и лишь немногие особи иногда летят на больших высотах (Bruderer et al. 2018). Авторы полагают, что главной причиной такого резкого увеличения высоты полёта является стремление лететь при более низкой температуре окружающей среды (около +15°C ночью на высоте ночного полёта и около -10°C днём на высоте дневного полёта). Кроме того, следует учитывать, что с точки зрения аэродинамики оптимальной высотой полёта является та максимальная высота, на которой количество доступного для дыхания кислорода только-только достаточно для обеспечения максимального объёма мышечной работы (Pennycuik 1978; Hedenström 2003). На высоте 6000 м н.у.м. птица при прочих равных условиях будет лететь в 1.4 раза ($\sqrt{2}$) быстрее, чем на уровне моря, благодаря меньшему сопротивлению более разреженного воздуха. Вопрос о физиологических и биохимических механизмах, которые обеспечивают интенсивную мышечную работу на протяжении многих часов подряд в таких условиях, становится ещё более актуальным.

СУТОЧНЫЙ И ГОДОВОЙ РИТМ ЛОКОМОТОРНОЙ АКТИВНОСТИ

Важные данные были получены не только с помощью передатчиков и логгеров, позволяющих определить географическое положение мигрирующей птицы. Коллективу исследователей из Швеции и Дании удалось получить полную запись локомоторной активности взрослого самца сорокопуга-жулана *Lanius collurio* Linnaeus, 1758 на протяжении 14 месяцев, с середины июля до конца сентября следующего года (Bäckman et al. 2017a, 2017b). Авторы исследования закрепили на птице 3D-акселерометр, который записывал ускорение по трём осям в пространстве на протяжении многих месяцев, а затем смогли снова поймать жулана, снять устройство и расшифровать запись активности птицы. Ночной миграционный полёт явно выделяется на актограмме как период непрерывной локомоторной активности на высоком уровне. Полученные на свободноживущей птице данные указывают, что ночные миграционные перемещения осенью ограничены тремя относительно короткими периодами в начале августа, первой половине сентября и начале ноября. Эти периоды миграционной активности соответствуют перемещениям из Дании в южную Европу (Балканский полуостров), с Балкан в район восточного Сахеля через Средиземное море и Сахару, и внутриафриканской миграции из Сахеля в окончательный район зимовки в южном полушарии. Если быстрое пересечение экологического барьера (Средиземного моря и Сахары) было известно и ранее, то почти столь же быстрая и ограниченная по времени миграция из северной в южную Европу и между первой и второй африканскими зимовкам оказалась неожиданностью. Ранее было принято считать, что при миграции над экологически благоприятными районами птицы продвигаются по трассе миграции постепенно, совершая броски длиной 200–300 км на протяжении части ночи (Chernetsov 2012b). Весенняя миграция жулана оказалась быстрой и более равномерной, чем осенняя (Bäckman et al. 2017a, 2017b), и лучше соответствовала имеющимся представлениям о быстром и относительно равномерном продвижении по трассе полёта.

Полученная картина ритма локомоторной активности существенно отличалась от того,

что наблюдается при экспериментальном изучении миграционного состояния птиц в клеточных условиях. Возможность получить круглосуточную запись активности перелётной птицы в природе появилась лишь недавно. До того годовые изменения суточного ритма локомоторной активности изучали в лаборатории, регистрируя локомоторную активность различными методами. Считалось, что ночная локомоторная активность мигрирующих птиц, т.н. *Zugunruhe*, является репрезентацией ночного миграционного полёта свободноживущих птиц, представляет одну из составляющих миграционного состояния (Berthold 1975; Дольник [Dolnik] 1975), развивается постепенно путём сдвига раннеутренней активности на ночные часы (Gwinner 1996; Bartell and Gwinner 2005) и проявляется (почти) каждую ночь в период миграции, как осенней, так и весенней. Вновь полученные данные по свободноживущим птицам явно указывают на то, что еженощная локомоторная активность, скорее всего, является артефактом клеточного содержания, который вызван невозможностью полноценно реализовать стремление к миграционному полёту, которое является мощной поведенческой доминантой. Это заставляет задуматься над классическими представлениями о миграционном состоянии птиц и его компонентами (Дольник [Dolnik] 1975) – в частности, над тем, насколько адекватно ночное миграционное беспокойство отражает стремление лететь в данную конкретную ночь.

ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ ПТИЦ

В области изучения ориентации и навигации птиц в последние 10–15 лет происходит существенный прогресс, который был отражён в недавних обзорах, к которым мы и отсылаем заинтересованного читателя (Chernetsov 2016; Mouritsen 2018). В конце 1960 – начале 1970-х гг. был достоверно установлен факт существования магнитной компасной системы у мигрирующих птиц (Wiltschko 1968; Wiltschko and Wiltschko 1972), однако механизм магнорецепции долгое время оставался неизвестным. В последние годы в этой области достигнут заметный прогресс. Постепенно сформировалось представление, согласно которому у птиц есть

две независимые магниторецепторные системы, одна из которых локализована в сетчатке глаза, связана со зрительной системой и отвечает за работу магнитного компаса (т.е. за способность выбирать и поддерживать направление движения относительно сторон света). Важным аргументом в пользу этой точки зрения является тот факт, что для корректной работы компасной системы требуется свет с определенными спектральными характеристиками. Зависимость функциональности магнитного компаса от спектра падающего света была показана во многих поведенческих экспериментах на мигрирующих птицах (Wiltschko 1978; Wiltschko et al. 1993, 2001, 2007; Wiltschko and Wiltschko 1995, 1999, 2001, Munro et al. 1997; Rappl et al. 2000; Muheim et al. 2002; Stapput et al. 2008). Вкратце результаты этих экспериментов можно подытожить так: птицы успешно ориентируются при освещении коротковолновым светом (ближний ультрафиолет, фиолетовый, синий, зеленый), а при пересечении некой границы в желто-зеленой области спектра (длина волны около 550–570 нм) и далее они оказываются дезориентированы. Эти результаты являются серьезным основанием, чтобы предполагать связь структур, обеспечивающих работу магнитного компаса со светочувствительной нервной тканью – сетчаткой глаза.

Согласно современным представлениям, механизм работы зрительной системы магниторецепции основан не на магнитных свойствах соединений железа, а на обратимых светозависимых реакциях, выход продуктов которых зависит от оси ориентации молекулы-рецептора по отношению к линиям магнитного поля. Биофизическая модель такого магниторецептора называется моделью радикальных пар, а чувствительной молекулой, скорее всего, является белок криптохром (Astakhova et al. 2020; Astakhova et al. 2023). Молекулярный и клеточный механизм магниторецепции подробно не описан, многие его детали остаются неясными или не до конца ясными – в частности, не установлено, какая именно из форм криптохрома имеет магниторецепторную функцию (Volte et al. 2016; Nießner et al. 2016; Günther et al. 2018), не идентифицирована первичная магниторецепторная клетка в сетчатке (Astakhova et al. 2023) и не охарактеризован процесс трансдукции сиг-

нала (Astakhova et al. 2020). Этот вопрос является предметом интенсивных исследований. Тем не менее к настоящему моменту мы знаем о механизме работы магнитного компаса птиц намного больше, чем 15–20 лет назад: есть реалистичная биофизическая модель, есть понимание того, где локализован рецептор и как формируется чувственное восприятие. Скорее всего, в результате работы компасного магниторецептора формируются зрительные образы, например, затемнённое (или, наоборот, беловатое) прозрачное пятно, наложенное на обычную зрительную картину мира – т.е. птицы в буквальном смысле слова видят магнитное поле.

Помимо компасной системы, основанной на информации от геомагнитного поля, по крайней мере, некоторые виды мигрирующих птиц обладают системой позиционирования (картой), также основанной на градиентах магнитного поля Земли. Ещё в 1950-х гг. Г. Крамер показал, что для успешного перемещения на дальние расстояния, выходящие за рамки обычного индивидуального участка, перелётные птицы (как, впрочем, и любые другие мигрирующие животные) должны обладать, во-первых, системой позиционирования, а во-вторых, компасной системой (Kramer 1953, 1957). Существование магнитного компаса было убедительно показано с помощью поведенческих экспериментов в 1960-х гг. (Wiltschko 1968; Wiltschko and Wiltschko 1972), а существование системы позиционирования, основанной на градиентах геомагнитного поля, предполагалось давно, ещё в XIX в. (von Middendorff 1855). Затем в начале XXI века представления о магнитной карте мигрирующих животных постепенно начали обретать конкретную форму (Freake et al. 2006), но в применении к мигрирующим птицам существование магнитной системы позиционирования было продемонстрировано с помощью экспериментов с реальным и виртуальным магнитным смещением лишь недавно. Тростниковые камышевки *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann, 1804), мигрирующие весной в Калининградской области в основном в северо-восточном направлении в сторону районов размножения в Прибалтике, южной Финляндии и на Северо-Западе России, показывают в круговых аренах ориентацию в северо-восточном направлении, что соответствует сведениям о районах размножения этих птиц, полученным

на основе данных кольцевания. После физического перемещения на 1000 км к востоку, в Московскую область, эти же птицы изменяют направление ориентации на северо-западное (в сторону районов размножения) (Chernetsov et al. 2008). Такое поведение демонстрируют только особи с интактной глазничной ветвью тройничного нерва (V1). Особи, у которых этот нерв был билатерально пересечён, проявляют спонтанное ночное миграционное беспокойство и ориентацию в круговых аренах, но ориентируются на северо-восток, как если бы их никуда не перевозили (Kishkinev et al. 2013). Известно, что по V1 в ядра тройничного нерва передаётся магнитная информация (Heyers et al. 2010; Lefeldt et al. 2014; Elbers et al. 2017). Если в магнитных кольцах искусственно создать магнитные условия, соответствующие условиям в Московской области, физически никуда птиц не перевозя, тростниковые камышевки изменяют направление ориентации с северо-восточного на северо-западное, как и при реальном смещении в Московскую область (Kishkinev et al. 2015). Происходит это только у особей с интактным тройничным нервом; особи с билатерально пересечённым тройничным нервом не реагируют на виртуальное смещение так же, как и на физическое (Pakhomov et al. 2018).

На основании результатов, полученных в этой серии экспериментов, был сделан вывод, что, по крайней мере, тростниковые камышевки используют параметры магнитного поля как источник навигационной информации о своём положении в пространстве на масштабе в сотни и тысячи километров. Эту информацию они получают по тройничному нерву от пока не идентифицированного рецептора. В первом десятилетии XXI в. была выполнена серия работ, авторы которых утверждали, что нашли этот рецептор в надклювье птиц (Fleissner et al. 2003, 2007; Falkenberg et al. 2010), но эти исследования оказались ошибочными (Treiber et al. 2012, 2013). В настоящее время первоочередной задачей изучения механизма работы магнитной карты птиц является идентификация и описание этого рецептора на субклеточном и клеточном уровне. Некоторые подходы к этой задаче делаются (Naase et al. 2022), но пока рецептор не найден и не охарактеризован. Необходимо учитывать, что с точки зрения сенсорной

физиологии поведенческих данных недостаточно: нужна детальная информация об устройстве и принципах работы рецептора.

СОЦИАЛЬНЫЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МИГРАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Генетические основы миграционного поведения птиц были продемонстрированы в 1970–80-х гг. в первую очередь в работах немецких исследователей. В наиболее концентрированной форме сложившиеся в тот период представления отражены в монографии П. Бертольда «Контроль миграций птиц» (Berthold 1996). Вкратце речь идёт о том, что у мигрирующих птиц есть врождённая пространственно-временная программа миграции, которая определяет возраст, в котором молодая птица мигрирующего вида начинает миграционные перемещения, направление и продолжительность этих перемещений. В результате действия этой врождённой программы молодая особь, впервые совершающая дальнюю миграцию, оказывается в районе зимовки, специфичном для данного вида и популяции. Конечно, это – общая схема, характерная в первую очередь для дальних мигрантов, у которых миграционное поведение характеризуется высокой степенью автоматизма и которых в старой немецкоязычной орнитологической литературе называли *Instinktvögel* (инстинктивные птицы) в противоположность *Wettervögel* (погодные птицы), чьё миграционное поведение сильно зависит от внешних факторов (в частности, от погодных условий). В процессе реального развёртывания миграционной программы на её проявление большое влияние оказывают внешние условия, такие как погода, возможность жиронакопления, пресс хищников, социальные взаимодействия с конспецифичными и гетероспецифичными видами мигрантов и т.д.

Социальные взаимодействия играют важную роль в наследовании направления миграции и районах зимовки у ряда мигрантов, прежде всего у птиц, мигрирующих стаями и в светлое время суток. В экспериментах, проведённых в 1920–1930-х гг., молодые белые аисты *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758) из Восточной Пруссии (нынешней Калининградской

области), перевезённые на крайний запад Германии, в район Аахена, летели на юго-запад, как местные птицы, если были выпущены в период полёта местной популяции. Если же восточно-пруссских аистов выпускали с задержкой, когда большинство местных птиц уже покинуло район исследований, они летели на юго-восток, как положено белым аистам из восточной Европы (Thienemann 1931; Schüz 1949, 1950). На основании этих данных был сделан вывод, что у белых аистов есть запрограммированное направление миграции (юго-западное у западноевропейских популяций, мигрирующих через Гибралтар, и юго-восточное у восточноевропейских, летящих через Босфор) – однако, если она вступает в противоречие с направлением полёта большинства окружающих конспецификов, молодые птицы присоединяются к большинству (Schüz 1971).

Когда на рубеже XX и XXI века мы провели аналогичные исследования с помощью спутникового прослеживания, то получили несколько иные результаты. Молодые белые аисты, задержанные в районе рождения до отлёта всех или большинства других аистов, или завезённые за пределы области размножения, показали широкий разброс в направлениях осенней миграции (Chernetsov et al. 2004). Мы интерпретировали полученные данные в том смысле, что у белых аистов направление миграции запрограммировано только в самых общих чертах (никто из прослеженных птиц не полетел на север), а социальные взаимодействия с опытными конспецификами играют очень важную роль в выборе миграционного направления. Недавние результаты, полученные в аналогичном эксперименте с молодыми большими веретенниками *Limosa limosa* (Linnaeus, 1758), перевезёнными из Нидерландов на северо-восток Польши (Loonstra et al. 2023), полностью подтверждают результаты, полученные на белых аистах (Thienemann 1931; Schüz 1949, 1950; Chernetsov et al. 2004). Завезённые веретенники мигрировали не так, как генетически схожие с ними птицы, выпущенные в Нидерландах, а так, как местные польские птицы. К сожалению, у авторов нового исследования не было возможности полностью лишить выпущенных птиц контактов с конспецификами (задержанные на месяц птицы могли встретить поздних мигрантов своего вида), поэтому

как мигрируют большие веретенники, полагающиеся только на врождённую программу, выяснить не удалось.

В Северной Америке молодые американские журавли *Grus americana* (Linnaeus, 1758), мигрирующие без взрослых птиц, сильнее отклонялись от кратчайшего пути к району зимовки, чем особи, летевшие в группах с опытными мигрантами (Mueller et al. 2013). В реинтродуцированных популяциях этого вида, когда особей с опытом миграции из данного района просто не было, приходилось искусственно «вести» журавлей в подходящий район зимовки по трассе миграции с помощью мотодельтаплана. Без этого неопытные американские журавли оказывались неспособны успешно совершить осеннюю миграцию. Это также говорит о том, что генетическая пространственно-временная программа миграции, если она и есть, у видов, ведущих социальный образ жизни вне сезона размножения (как и белые аисты, и большие веретенники), недостаточна для успешного осуществления миграции.

Показано, что социальные взаимодействия между молодыми и взрослыми американскими журавлями в реинтродуцированной популяции, мигрирующей из Висконсина во Флориду, слабее, чем в природной популяции, гнездящейся в Канаде и зимующей на побережье Мексиканского залива в Техасе. Это приводит к большей лабильности миграционного поведения у реинтродуцированных журавлей, в частности к сокращению пути миграции и зимовке в более северных районах. Молодые американские журавли из природной популяции мигрируют в сопровождении своих родителей и проявляют верность миграционным традициям, несмотря на наличие пригодных для зимовки местообитаний на трассе перелёта (Mendgen et al. 2023). Птицы, пути миграции которых наследуются на основе социальной информации, оказываются более консервативными и менее способными оперативно реагировать на изменения климата и местообитаний, чем те, кто в большей степени полагается на генетическое наследование.

Однако в экспериментах были также достоверно установлены многие факты, свидетельствующие не только о врождённом характере проявлений миграционного поведения (направление миграции и его изменения в ходе

миграции (Gwinner and Wiltschko 1978); количественное проявление миграционного беспокойства (Berthold 1973), но и о наследовании этих поведенческих признаков. Это касается как количества часов с миграционным беспокойством за осенний сезон (Berthold and Querner 1981), которое, как считается, отражает дальность миграции в природе (Berthold 1973), так и направления миграции (Helbig 1991a, 1991b, 1996). Такого рода данные относятся, прежде всего, к воробьиным – ночным мигрантам, социальные контакты которых непосредственно во время миграционного полёта ограничены. Было показано, что гибриды первого поколения между особями из популяций, для которых характерны контрастные проявления количественных поведенческих признаков, проявляют промежуточные состояния этих признаков. Это касается количества часов с миграционным беспокойством за осень – гибриды осёдлых черноголовых славок *Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758) с Канарских островов и перелётных птиц из юго-западной Германии показывали промежуточные показатели по сравнению с родительскими популяциями (Berthold and Querner 1981). Это верно и для направления миграции: гибриды первого поколения между черноголовыми славками из юго-западной Германии, мигрирующими в юго-западном направлении, и черноголовыми славками из восточной Австрии, мигрирующими на юго-восток, показывали в круговых аренах промежуточное направление ориентации (Helbig 1996). Дальнейшие исследования с применением датчиков освещённости на свэнсоновых дроздах *Catharus ustulatus* (Nuttall, 1840) показали, что и в природе гибриды между птицами из популяций с разными направлениями миграции мигрируют промежуточным путём. В случае со свэнсоновыми дроздами из зоны интерградации двух популяций такой путь может оказаться субоптимальным, т.к. идёт через аридные районы юго-запада США (Delmore and Irwin 2014).

Вполне логично, что с развитием методов молекулярной генетики, особенно методов секвенирования нового поколения (NGS) и расцветом «-омики», исследователи миграций начали предпринимать попытки установить гены, ответственные за отдельные элементы миграционного поведения птиц, в частности за сроки

начала миграции, её продолжительность и за выбор того или иного направления миграции. Нельзя сказать, что эта задача оказалась простой.

Вначале было высказано предположение, что ген *CLOCK*, который участвует в работе клеточных молекулярных часов, лежащих в основе околосуточных ритмов у животных (Gekakis et al. 1998), может участвовать в генетической детерминации сроков сезонных явлений в годовом цикле птиц. Эта гипотеза является как минимум неочевидной, и полученные результаты были разнонаправленными. В части работ была показана ассоциация между полиморфизмом по этому гену и вариацией сроков миграции (например, Bazzi et al. 2015), в то время как в других исследованиях связи со сроками сезонных явлений годового цикла установить не удалось (Liedvogel and Sheldon 2010). Более того, такая связь в одном и том же исследовании выявлялась в одних популяциях и не выявлялась в других (Bazzi et al. 2015). Затем в качестве гена, определяющего миграционное поведение, был предложен ген *ADCYAP1*, кодирующий полипептид, активирующий аденилатциклазу гипофиза (PACAP) (Mueller et al. 2011). Некоторые результаты поддерживали это предположение (Bazzi et al. 2016), однако в других исследованиях полиморфизм ни по *ADCYAP1*, ни по *CLOCK*, ни по другим генам-кандидатам никак не был связан с вариацией сроков сезонных явлений у мигрирующих птиц (Contina et al. 2018; Krist et al. 2021). Невоспроизводимость результатов, полученных разными группами, а иногда и в пределах одной группы исследователей, помноженная на неочевидность исходных гипотез (молекулярный механизм работы клеточных часов – это одно, а контроль генетически запрограммированных сроков сезонных явлений – совсем другое), заметно подорвала доверие к этим исследованиям. Ситуацию не улучшали смелые заголовки статей («Идентификация гена, связанного с миграционным поведением птиц»; Mueller et al. 2011), явно рассчитанные на привлечение максимального внимания научной (и не только) общественности к результатам, которые потом не удавалось воспроизвести на других объектах.

С появлением методов секвенирования нового поколения (next generation sequencing, NGS)

подход изменился. Вместо того, чтобы пытаться найти корреляции между полиморфизмом по определённым генам (часто выбранным на основании спорных или, как минимум, неочевидных критериев) и параметрами миграционного поведения, исследователи стали изучать различия в экспрессии тысяч генов между представителями популяций, отличающихся по миграционному поведению. У деревенских ласточек *Hirundo rustica* (Linnaeus, 1758) не удалось выявить различий в экспрессии генов между популяциями из Швеции и центральной Европы, зимующими в разных частях Африки и мигрирующими в разных направлениях (von Rönne et al. 2016). У чёрных дроздов *Turdus merula* (Linnaeus, 1758) из южной Германии удалось, проанализировав характер экспрессии тысяч генов-кандидатов, выделить 156, которые по-разному экспрессировались у двух групп чёрных дроздов с различным характером миграционного поведения (Franchini et al. 2017). Лишь четыре гена имели более или менее понятную функцию, связанную с миграционной гиперфагией, линькой и процессами репликации и транскрипции ДНК. Данное исследование наглядно характеризует проблему, типичную для всех попыток найти гены, ответственные за отдельные элементы миграционного поведения, с помощью методов NGS. Обнаруживаются сотни генов, которые в большей или меньшей степени экспрессируют в той или иной группе животных. Функция подавляющего большинства этих генов неизвестна (Lundberg et al. 2017). Гены, про которые что-то известно, оказываются связаны с такими функциями, как ангиогенез, продуцирование АТФ, врождённый иммунный ответ, антиоксидативные функции – см., например, анализ экспрессии генов в мозговой ткани обыкновенных каменок *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758) на разных этапах миграции (Frias-Soler et al. 2020). Иначе говоря, чаще всего это оказываются гены, обеспечивающие стрессорный ответ и различные аспекты энергетического обмена – и предсказуемым образом те особи, которые совершают миграции, имеют повышенный уровень экспрессии таких генов. Аналогичные результаты получаются и для мигрирующих насекомых, в частности для мух-журчалок *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) (Doyle et al. 2022). Этот результат нельзя не признать ожидаемым. Гены, которые,

возможно, отвечают за время начала проявления миграционного поведения, его продолжительность и, особенно, за выбор врождённого направления миграции (т.е. за развёртывание пространственно-временной программы, которая и обеспечивает попадание мигрирующих птиц в нужный район, – Berthold 1973; Gwinner and Wiltschko 1978; Berthold and Querner 1981) остаются не идентифицированными. Главная причина этого заключается в том, что нам неизвестен молекулярный механизм контроля этих элементов миграционного поведения птиц.

Лишь в самое недавнее время начали появляться результаты, которые, возможно, являются многообещающими. Здесь нужно назвать исследование геномов двух близкородственных и гибридизирующих в природе видов североамериканских древесниц (золотокрылый пеночковый певун *Vermivora chrysoptera* (Linnaeus, 1766) и синекрылый пеночковый певун *V. cyanoptera* Olson et Reveal, 2009), которые отличаются районами зимовки и направлением миграции (Тоews et al. 2019). Большинство синекрылых пеночковых певунов зимуют на севере южной Америки, в то время как разные популяции золотокрылых пеночковых певунов зимуют и в южной, и в центральной Америке. Широкое сравнение геномов этих птиц позволило авторам установить, что один ген, а именно *VPS13A*, был тесно ассоциирован с районом зимовки, т.е. с направлением осенней миграции. Функция этого гена у птиц неизвестна, а у человека он кодирует белок хорейн. Мутация этого гена приводит к развитию нейроакантоцитоза – редкого нейродегенеративного заболевания. Есть данные о том, что этот ген как-то связан с функцией митохондрий и, соответственно, с энергетическим обменом, но молекулярный механизм того, как он определяет направление миграции у пеночковых певунов, остаётся загадочным.

Наиболее многообещающим и интересным является недавнее исследование генетических основ направления осенней миграции у весничек *Phylloscopus trochilus* (Sokolovskis et al., 2023). В южной части Скандинавии и на южном побережье Балтийского моря гнездятся особи номинативного подвида *Phylloscopus trochilus trochilus* (Linnaeus, 1758), которые зимуют в западной части тропической Африки и летят осенью на юго-запад. В северной части

Скандинавского полуострова гнездятся птицы подвида *P. t. acredula* (Linnaeus, 1758), которые зимуют в восточной Африке и летят осенью на юго-юго-восток. Эти подвиды отличаются морфологически (по размерам и окраске оперения) и по генетическим маркерам, однако нередки случаи, когда морфологически похожие на *acredula* особи летят на юго-запад, и наоборот. Приходилось даже слышать, будто бы «единственное, что надёжно указывает на подвидовую принадлежность – это направление миграции». После многих попыток выявить генетические основы миграционного направления у скандинавских весничек удалось показать, что большая часть (74%) вариации миграционного направления объясняется комбинацией генов *MARB-a* и *InvP-Ch1*. Оба эти гена являются доминантными, но *MARB-a* подавляет экспрессию *InvP-Ch1* через эпистатические механизмы. В результате такого механизма наследования направление миграции большинства гибридных особей из области интерградации этих подвидов соответствует направлению миграции родительских форм из аллопатричных популяций. Этот механизм отличается от того, что известно для черноголовых славков (Helbig 1991b; Delmore et al. 2020) и свэнсоновых дроздов (Delmore et al. 2016), у которых как природные, так и полученные в лаборатории гибриды выбирали направление миграции, промежуточное между тем, что характерно для родительских форм. Такие результаты, собственно, и позволили высказать предположения о наследовании такого поведенческого признака, как направление осенней миграции (Helbig 1991a, 1996), и трактовались как свидетельство в пользу кодоминирования генов и аддитивного полигенного наследования направления миграции.

Механизм наследования врождённого направления миграции у веснички, обнаруженный авторами рассматриваемого исследования (Sokolovskis et al. 2023), позволил им высказать предположение, что альтернативные наблюдаемые миграционные фенотипы могут оставаться скрытыми до появления рецессивных гомозигот по этому признаку, которые могут подхватываться отбором при возникновении благоприятных условий – например, если какой-то потенциальный район зимовки становится благоприятным из-за изменений климата. Ранее

считалось, что быстрые эволюционные изменения являются результатом мутационного процесса (Bearhop et al. 2005; Winkler et al. 2017; Dufour et al. 2021, 2022), что вызывало вопросы относительно реалистичности появления, закрепления и распространения в популяции такого механизма для изменений, происходящих за считанные поколения. С другой стороны, различия между предполагаемыми механизмами наследования направления миграции у разных видов воробьиных птиц (черноголовыми славками и свэнсоновыми дроздами, с одной стороны, и весничкой, с другой) говорят о возможности того, что у разных видов птиц этот поведенческий признак контролируется по-разному, что грозит сильно запутать ситуацию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги этого краткого обзора тех вопросов изучения миграций птиц, в которых, по мнению автора, за последние 10–15 лет был достигнут наиболее впечатляющий прогресс, следует отметить следующее. Конечно, важнейшее значение для прогресса в области изучения миграций птиц (и науки в целом) имеет появление новых методов, например, новых технических методов прослеживания миграционных путей птиц в природе. Новые методы исследований позволяют получить новые данные, которые иногда подтверждают, иногда существенно уточняют, а порой сильно изменяют представления, сложившиеся ранее. Это касается не только феноменологии миграции (продолжительность, скорость, высота миграционного полёта), но и физиологических основ миграционного поведения и его эндогенного контроля.

С другой стороны, даже появление новых методов, в частности высокопроизводительного секвенирования последовательностей нуклеиновых кислот, не всегда позволяет сразу получить новые надёжные результаты – «найти ген миграции». Точнее, те результаты, которые удаётся получить на данном этапе, являются тривиальными – например, что у мигрирующих особей и популяций более активно экспрессируют гены, отвечающие за энергетический обмен и выполнение больших объёмов мышечной работы, а также за стрессорный ответ. В тех случаях, когда молекулярный механизм процесса

неизвестен (нет представления о том, как генетически закреплённое направление миграции кодируется на молекулярном уровне, какие рецепторы и клетки за это отвечают), секвенирование мало помогает. На то, чтобы хотя бы в общих чертах выяснить этот механизм, несомненно, уйдёт ещё много времени. Иногда различия в поведении оказываются ассоциированы с различиями в аллелях генов, функцию которых трудно связать с этими поведенческими признаками при самом богатом воображении. Однако прогресс науки позволяет надеяться, что знания о молекулярных механизмах будут получены ещё при жизни нынешнего поколения исследователей или хотя бы более молодой их части.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данное исследование выполнено в рамках тем госзадания Зоологического института РАН 122031100261-7 и 122031100282-2. Автор признателен А.Л. Мухину, А.В. Артемьеву и А.С. Опаву, а также анонимному рецензенту за замечания, которые помогли улучшить текст.

ЛИТЕРАТУРА

- Astakhova L.A., Rotov A.Yu. and Chernetsov N.S. 2023. The relationship between the magnetic compass and vision in birds: in search of receptor cells. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, **53**(6): 1014–1024. <https://doi.org/10.1007/s11055-023-01495-5>
- Astakhova L.A., Rotov A.Yu., Kavokin K.V., Chernetsov N.S. and Firsov M.L. 2020. Relationship between avian magnetic compass and photoreception: hypotheses and unresolved questions. *Biology Bulletin Reviews*, **10**(1): 1–10. <https://doi.org/10.1134/S2079086420010028>
- Bartell P.A. and Gwinner E. 2005. A separate circadian oscillator controls nocturnal migratory restlessness in the songbird *Sylvia borin*. *Journal of Biological Rhythms*, **20**(6): 538–549. <https://doi.org/10.1177/0748730405281826>
- Bäckman J., Andersson A., Alerstam T., Pedersen L., Sjöberg S., Thorup K. and Tøttrup A. 2017a. Activity and migratory flights of individual free-flying songbirds throughout the annual cycle: method and first case study. *Journal of Avian Biology*, **48**: 309–319. <https://doi.org/10.1111/jav.01068>
- Bäckman J., Andersson A., Pedersen L., Sjöberg S., Tøttrup A. and Alerstam T. 2017b. Actogram analysis of free-flying migratory birds: new perspectives based on acceleration logging. *Journal of Comparative Physiology A*, **203**: 543–564. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1165-9>
- Bazzi G., Ambrosini R., Caprioli M., Costanzo A., Liechti F., Gatti E., Gianfranceschi L., Podofilini S., Romano A., Romano M., Scandolaro C., Saino N. and Rubolini D. 2015. Clock gene polymorphism and scheduling of migration: a geolocator study of the barn swallow *Hirundo rustica*. *Scientific Reports*, **5**: 12443. <https://doi.org/10.1038/srep12443>
- Bazzi G., Galimberti A., Hays Q.R., Bruni I., Cecere J.G., Gianfranceschi L., Hobson K.A., Morbey Y.E., Saino N., Guglielmo C.G. and Rubolini D. 2016. *Adcyap1* polymorphism covaries with breeding latitude in a Nearctic migratory songbird, the Wilson's warbler (*Cardellina pusilla*). *Ecology and Evolution*, **6**(10): 3226–3239. <https://doi.org/10.1002/ece3.2053>
- Bearhop S., Fiedler W., Furness R.W., Votier S.C., Waldron S., Newton J., Bowen G.J., Berthold P. and Farnsworth K. 2005. Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science*, **310**(5747): 502–504. <https://doi.org/10.1126/science.1115661>
- Berthold P. 1973. Relationships between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. *Ibis*, **115**(4): 594–599. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1973.tb01998.x>
- Berthold P. 1975. Migration: control and metabolic physiology. In: D.S. Farner and J.R. King (Eds). *Avian Biology*. Vol. 5. Academic Press, N.Y.: 77–128. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-249405-5.50010-0>
- Berthold P. 1996. Control of bird migration. Chapman and Hall, London, 355 p.
- Berthold P. and Querner U. 1981. Genetic basis of migratory behavior in European warblers. *Science*, **212**(4490): 77–79. <https://doi.org/10.1126/science.212.4490.77>
- Bishop C.M., Spivey R.J., Hawkes L.A., Batbayar N., Chua B., Frappell P.B., Milsom W.K., Natsagdorj T., Newman S.H., Scott G.R., Takekawa J.Y., Wikelski M. and Butler P.J. 2015. The roller coaster flight strategy of bar-headed geese conserves energy during Himalayan migrations. *Science*, **347**(6219): 250–254. <https://doi.org/10.1126/science.1258732>
- Bolte P., Bleibaum F., Einwich A., Günther A., Liedvogel M., Heyers D., Depping A., Wöhlbrand L., Rabus R., Janssen-Bienhold U. and Mouritsen H. 2016. Localisation of the putative magnetoreceptive protein cryptochrome 1b in the retinae of migratory birds and homing pigeons. *PLOS ONE*, **11**: e0147819. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147819>
- Bruderer B., Peter D. and Korner-Nievergelt F. 2018. Vertical distribution of bird migration between the Baltic Sea and the Sahara. *Journal of Ornithology*, **159**: 315–336. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1506-z>

- Chernetsov N. 2010.** Recent experimental data on the energy costs of avian flight call for a revision of optimal migration theory. *Auk*, **127**(1): 232–234. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.09012>
- Chernetsov N. 2012a.** Optimal migration theory: response to Hedenström (2012). *Auk*, **129**(2): 354–355. <https://doi.org/10.1525/auk.2012.129.2.354>
- Chernetsov N. 2012b.** Passerine migration: stopovers and flight. Springer, Berlin Heidelberg, 184 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-29020-6>
- Chernetsov N.S. 2016.** Orientation and navigation of migrating birds. *Biology Bulletin*, **43**(8): 788–803. <https://doi.org/10.1134/S1062359016080069>
- Chernetsov N., Berthold P. and Querner U. 2004.** Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*): inherited information and social interactions. *Journal of Experimental Biology*, **207**(6): 937–943. <https://doi.org/10.1242/jeb.00853>
- Chernetsov N., Kishkinev D. and Mouritsen H. 2008.** A long-distance avian migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration. *Current Biology*, **18**(3): 188–190. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.01.018>
- Contina A., Bridge E.S., Ross J.D., Shipley J.R. and Kelly J.F. 2018.** Examination of *Clock* and *Adcyap1* gene variation in a neotropical migratory passerine. *PLOS ONE*, **13**(1): e0190859. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190859>
- Delmore K., Illera J.C., Pérez-Tris J., Segelbacher G., Lugo Ramos J.S., Durieux G., Ishigohoka J. and Liedvogel M. 2020.** The evolutionary history and genomics of European blackcap migration. *eLife*, **9**: e54462. <https://doi.org/10.7554/eLife.54462>
- Delmore K.E. and Irwin D.E. 2014.** Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide. *Ecology Letters*, **17**: 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/ele.12326>
- Delmore K.E., Toews D.P.L., Germain R.R., Owens G.L. and Irwin D.E. 2016.** The genetics of seasonal migration and plumage color. *Current Biology*, **26**: 2167–2173. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.015>
- Dolnik V.R. 1975.** Migratory disposition of birds. Nauka, Moscow, 399 p. [In Russian].
- Dolnik V.R. 1995.** Energy and time resources in free-living birds. Nauka, Saint Petersburg, 360 p. [In Russian].
- Doyle T., Jimenez-Guri E., Hawkes W.L.S., Massy R., Mantica F., Permanyer J., Cozzuto L., Hermoso Pulido T., Baril T., Hayward A., Irimia M., Chapman J.W., Bass C. and Wotton K.R. 2022.** Genome-wide transcriptomic changes reveal the genetic pathways involved in insect migration. *Molecular Ecology*, **31**(16): 4332–4350. <https://doi.org/10.1111/mec.16588>
- Dufour P., Åkesson S., Hellström M., Hewson C., Lagerfeld S., Mitchell L., Chernetsov N., Schmaljohann H. and Crochet P.-A. 2022.** The Yellow-browed Warbler (*Phylloscopus inornatus*) as a model to understand vagrancy and its potential for the evolution of new migratory routes. *Movement Ecology*, **10**: 59. <https://doi.org/10.1186/s40462-022-00345-2>
- Dufour P., Franceschi C.D., Doniol-Valcroze P., Jiguet F., Guéguen M., Renaud J., Lavergne S. and Crochet P.-A. 2021.** A new westward migration route in an Asian passerine bird. *Current Biology*, **24**(31): 5590–5596. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.09.086>
- Elbers D., Bulte M., Bairlein F., Mouritsen H. and Heyers D. 2017.** Magnetic activation in the brain of the migratory northern wheatear (*Oenanthe oenanthe*). *Journal of Comparative Physiology A*, **203**: 591–600. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1167-7>
- Falkenberg G., Fleissner G., Schuchardt K., Kuehbacher M., Thalau P., Mouritsen H., Heyers D., Wellenreuther G. and Fleissner G. 2010.** Avian magnetoreception: elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *PLOS ONE*, **5**: e9231. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009231>
- Fleissner G., Holtkamp-Rötzler E., Hanzlik M., Winkhofer M., Fleissner G., Petersen N. and Wiltshko W. 2003.** Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *Journal of Comparative Neurology*, **458**(4): 350–360. <https://doi.org/10.1002/cne.10579>
- Fleissner G., Stahl B., Thalau P., Falkenberg G. and Fleissner G. 2007.** A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons. *Naturwissenschaften*, **94**: 631–642. <https://doi.org/10.1007/s00114-007-0236-0>
- Francini P., Irisarri I., Fudickar A., Schmidt A., Meyer A., Wikelski M. and Partecke J. 2017.** Animal tracking meets migration genomics: transcriptomic analysis of a partially migratory bird species. *Molecular Ecology*, **26**: 3204–3216. <https://doi.org/10.1111/mec.14108>
- Freake M.J., Muheim R. and Phillips J.B. 2006.** Magnetic maps in animals: a theory comes of age? *Quarterly Review of Biology*, **81**(4): 327–347. <https://doi.org/10.1086/511528>
- Frias-Soler R.C., Pildaín L.V., Pârâu L.G., Wink M. and Bairlein F. 2020.** Transcriptome signatures in the brain of a migratory songbird. *Comparative Biochemistry and Physiology D*, **34**: 100681. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2020.100681>
- Fuchs T., Haney A., Jechura T.J., Moore F.R. and Bingman V.P. 2006.** Daytime naps in night-migrating birds: behavioural adaptation to seasonal sleep deprivation in the Swainson's thrush, *Catharus ustulatus*. *Animal Behaviour*, **72**: 951–958. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.008>

- Fuchs T., Maury D., Moore F.R. and Bingman V.P. 2009.** Daytime micro-naps in a nocturnal migrant: an EEG analysis. *Biology Letters*, **5**(1): 77–80. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0405>
- Gekakis N., Staknis D., Nguyen H.B., Davies F.C., Wilsbacher L.D., King D.P., Takahashi J.S. and Weitz C.J. 1998.** Role of the CLOCK protein in the mammalian circadian mechanism. *Science*, **280**(5369): 1564–1569. <https://doi.org/10.1126/science.280.5369.1564>
- Gill R.E. Jr., Tibbitts T.L., Douglas D.C., Handel C.M., Mulcahy D.M., Gottschalck J.C., Warnock N., McCaffery B.J., Battley P.F. and Piersma T. 2009.** Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B*, **276**(1656): 447–457. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1142>
- Günther A., Einwich A., Sjulstok E., Feederle R., Bolte P., Koch K.-W., Solov'yov I.A. and Mouritsen H. 2018.** Double-cone localization and seasonal expression pattern suggest a role in magnetoreception for European robin cryptochrome 4. *Current Biology*, **28**: 211–223. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.12.003>
- Gwinner E. 1996.** Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology*, **199**(1): 39–48. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.39>
- Gwinner E. and Wiltschko W. 1978.** Endogenously controlled changes in migratory direction of the Garden Warbler, *Sylvia borin*. *Journal of Comparative Physiology*, **125**: 267–273. <https://doi.org/10.1007/BF00656605>
- Haase K., Musielak I., Warmuth-Moles L., Leberrecht B., Zolotareva A., Mouritsen H. and Heyers D. 2022.** In search for the avian trigeminal magnetic sensor: Distribution of peripheral and central terminals of ophthalmic sensory neurons in the night-migratory Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Frontiers in Neuroanatomy*, **16**: 853401. <https://doi.org/10.3389/fnana.2022.853401>
- Hawkes L.A., Balachandran S., Batbayar N., Butler P.J., Chua B., Douglas D.C., Frappell P.B., Hou Y., Milsom W.K., Newman S.H., Prosser D.J., Sathiyaselvam P., Scott G.R., Takekawa J.Y., Natsagdorj T., Wikelski M., Witt M.J., Yan B. and Bishop C.M. 2013.** The paradox of extreme high-altitude migration in bar-headed geese *Anser indicus*. *Proceedings of the Royal Society B*, **280**(1750): 20122114. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2114>
- Hawkes L.A., Balachandran S., Batbayar N., Butler P.J., Frappell P.B., Hou Y., Milsom W.K., Tseveenmyadag N., Newman S.H., Scott G.R., Sathiyaselvam P., Takekawa J.Y., Wikelski M. and Bishop C.M. 2011.** The trans-Himalayan flights of bar-headed geese (*Anser indicus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, **108**(23): 9516–9519. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017295108>
- Hedenström A. 2003.** Twenty-three testable predictions about bird flight. In: P. Berthold, E. Gwinner and E. Sonnenschein (Eds). *Avian Migration*. Springer, Berlin: 563–582. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05957-9_38
- Hedenström A. 2008.** Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363**: 287–299. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2140>
- Hedenström A. 2010.** Extreme endurance migration: what is the limit to non-stop flight? *PLOS Biology*, **8**: e1000362. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000362>
- Hedenström A. 2012.** Recent experimental data on the energy costs of avian flight do not call for a revision of optimal migration theory. *Auk*, **129**(2): 352–354. <https://doi.org/10.1525/auk.2012.129.2.352>
- Helbig A.J. 1991a.** Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**(1): 9–12. <https://doi.org/10.1007/BF00172133>
- Helbig A.J. 1991b.** SE- and SW-migrating Blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations in Central Europe: Orientation of birds in the contact zone. *Journal of Evolutionary Biology*, **4**(4): 657–670. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1991.4040657.x>
- Helbig A.J. 1996.** Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in Palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Journal of Experimental Biology*, **199**(1): 49–55. <https://doi.org/10.1046/jeb.199.1.49>
- Heyers D., Zapka M., Hoffmeister M., Wild J.M. and Mouritsen H. 2010.** Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird. *Proceedings of National Academy of Sciences of the U.S.A.*, **107**(20): 9394–9399. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907068107>
- Kishkinev D., Chernetsov N., Heyers D. and Mouritsen H. 2013.** Migratory reed warblers need intact trigeminal nerves to correct for a 1,000 km eastward displacement. *PLOS ONE*, **8**(6): e65847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065847>
- Kishkinev D., Chernetsov N., Pakhomov A., Heyers D. and Mouritsen H. 2015.** Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement. *Current Biology*, **25**(19): R822–R824. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.012>
- Kramer G. 1953.** Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? *Journal für Ornithologie*, **94**(3/4): 201–219. <https://doi.org/10.1007/BF01922508>
- Kramer G. 1957.** Experiments in bird orientation and their interpretation. *Ibis*, **99**(2): 196–227. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1957.tb01947.x>

- Krist M., Munclinger P., Briedis M. and Adamík P. 2021.** The genetic regulation of avian migration timing: combining candidate genes and quantitative genetic approaches in a long-distance migrant. *Oecologia*, **196**: 373–387. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04930-x>
- Lefeldt N., Heyers D., Schneider N.-L., Engels S., Elbers D. and Mouritsen H. 2014.** Magnetic field-driven induction of ZENK in the trigeminal system of pigeons (*Columba livia*). *Journal of the Royal Society Interface*, **11**(100): 20140777. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0777>
- Liedvogel M. and Sheldon B.C. 2010.** Low variability and absence of phenotypic correlates of *Clock* gene variation in a great tit *Parus major* population. *Journal of Avian Biology*, **41**(5): 543–550. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05055.x>
- Lindström Å., Alerstam T., Bahlenberg P., Ekblom R., Fox J.W., Råghall J. and Klaassen R.H.G. 2016.** The migration of the great snipe *Gallinago media*: intriguing variations on a grand theme. *Journal of Avian Biology*, **47**: 321–334. <https://doi.org/10.1111/jav.00829>
- Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Both C. and Piersma T. 2023.** Translocation of shorebird siblings shows intraspecific variation in migration routines to arise after fledging. *Current Biology*, **33**(12): 2535–2540. e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.05.014>
- Lundberg M., Liedvogel M., Larson K., Sigeman H., Grahn M., Wright A., Åkesson S. and Bensch S. 2017.** Genetic differences between willow warbler migratory phenotypes are few and cluster in large haplotype blocks. *Evolution Letters*, **1**(3): 155–168. <https://doi.org/10.1002/evl3.15>
- McKinnon E.A. and Love O.P. 2018.** Ten years tracking the migrations of small landbirds: Lessons learned in the golden age of bio-logging. *Auk*, **135**: 834–856. <https://doi.org/10.1642/AUK-17-202.1>
- Mendgen P., Converse S.J., Pearse A.P., Teibelsbaum C.A. and Mueller T. 2023.** Differential short-stopping behaviour in Whooping Cranes: Habitat or social learning? *Global Ecology and Conservation*, **41**: e02365. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02365>
- Mouritsen H. 2018.** Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature*, **558**: 50–59. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0176-1>
- Mueller J.C., Pulido F. and Kempnaers B. 2011.** Identification of a gene associated with avian migratory behaviour. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**(1719): 2848–2856. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2567>
- Mueller T., O'Hara R.B., Converse S.J., Urbanek R.P. and Fagan W.F. 2013.** Social learning of migratory performance. *Science*, **341**(6149): 999–1002. <https://doi.org/10.1126/science.1237139>
- Muheim R., Bäckman J. and Åkesson S. 2002.** Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light. *Journal of Experimental Biology*, **205**(24): 3845–3856. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.24.3845>
- Munro U., Munro J.A., Phillips J.B. and Wiltshko W. 1997.** Effect of wavelength of light and pulse magnetisation on different magnetoreception systems in a migratory bird. *Australian Journal of Zoology*, **45**(2): 189–198. <https://doi.org/10.1071/ZO96066>
- Németh Z. 2009.** Observation of daytime sleep-like behavior in a migratory songbird during stopover. *Wilson Journal of Ornithology*, **121**(3): 644–646. <https://doi.org/10.1676/08-146.1>
- Nießner C., Gross J.C., Denzau S., Peichl L., Fleisner G., Wiltshko W. and Wiltshko R. 2016.** Seasonally changing cryptochrome 1b expression in the retinal ganglion cells of a migrating passerine bird. *PLOS ONE*, **11**: e0150377. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150377>
- Pakhomov A., Anashina A., Heyers D., Kobylkov D., Mouritsen H. and Chernetsov N. 2018.** Magnetic map navigation in a migratory songbird requires trigeminal input. *Scientific Reports*, **8**: 11975. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30477-8>
- Pennycuik C.J. 1978.** Fifteen testable predictions about bird flight. *Oikos*, **30**(2): 165–176. <https://doi.org/10.2307/3543476>
- Rappal R., Wiltshko R., Weindler P., Berthold P. and Wiltshko W. 2000.** Orientation behavior of Garden Warblers, *Sylvia borin*, under monochromatic light of various wavelengths. *Auk*, **117**(1): 256–260. <https://doi.org/10.1093/auk/117.1.256>
- Rattenborg N.C., Mandt B.H., Obermeyer W.H., Winsauer P.J., Huber R., Wikelski M. and Benca R.M. 2004.** Migratory sleeplessness in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *PLOS Biology*, **2**(7): e212. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020212>
- Rattenborg N.C., Martinez-Gonzalez D. and Lesku J.A. 2009.** Avian sleep homeostasis: Convergent evolution of complex brains, cognition and sleep functions in mammals and birds. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **33**(3): 253–270. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.08.010>
- Rattenborg N., Voirin B., Cruz S., Tisdale R., Dell'Omo G., Lipp H.-P., Wikelski M. and Vysotski A.L. 2016.** Evidence that birds sleep in mid-flight. *Nature Communications*, **7**: 12468. <https://doi.org/10.1038/ncomms12468>
- Schüz E. 1949.** Die Spät-Auffassung ostpreußischer Störche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933. *Vogelwarte*, **15**: 63–78.
- Schüz E. 1950.** Die Frühauffassung ostpreußischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933–1936. *Bonner zoologische Beiträge*, **1**(2–4): 239–253.
- Schüz E. 1971.** Grundriß der Vogelzugkunde. 2, völlig neubearb. Auflage. Paul Parey, Berlin, 390 p.

- Schüz E. and Weigold H. 1931. Atlas des Vogelzugs nach der Beringungsergebnissen bei palaearktischen Vögeln. R. Friedländer & Sohn, 160 p.
- Sjöberg S., Malmiga G., Nord A., Andersson A., Bäckman J., Tarka M., Willemoes M., Thorup K., Hansson B., Alerstam T. and Hasselquist D. 2021. Extreme altitudes during diurnal flights in a nocturnal songbird migrant. *Science*, **372**(6542): 646–648. <https://doi.org/10.1126/science.abe7291>
- Sokolov L.V. 2011. Modern telemetry: New possibilities in ornithology. *Biology Bulletin*, **38**(9): 885–904. <https://doi.org/10.1134/S1062359011090081>
- Sokolovskis K., Lundberg M., Åkesson S., Willemoes M., Zhao T., Caballero-Lopez V. and Bensch S. 2023. Migration direction in a songbird explained by two loci. *Nature Communications*, **14**: 165. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-35788-7>
- Spina F., Baillie S.R., Bairlein F., Fiedler W. and Thorup K. (Eds). 2022. The Eurasian African Bird Migration Atlas. EURING/CMS. <https://migrationatlas.org>
- Stapput K., Thalau P., Wiltschko R. and Wiltschko W. 2008. Orientation of birds in total darkness. *Current Biology*, **18**(8): 602–606. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.03.046>
- Swan LW. 1961. Ecology of the high Himalayas. *Scientific American*, **205**: 68–78. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican1061-68>
- Thienemann J. 1931. Vom Vogelzuge in Rossitten. Neumann-Neudamm, Neudamm, 180 p.
- Toews D.P.L., Taylor S.A., Streby H.M., Kramer G.R. and Lovette I.J. 2019. Selection on *VPS13A* linked to migration in a songbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, **116**(37): 18272–18274. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909186116>
- Treiber C.D., Salzer M., Breuss M., Ushakova L., Lauwers M., Edelman N. and Keays D.A. 2013. High resolution anatomical mapping confirms the absence of a magnetic sense system in the rostral upper beak of pigeons. *Communicative and Integrative Biology*, **6**: e24859. <https://doi.org/10.4161/cib.24859>
- Treiber C.D., Salzer M.C., Riegler J., Edelman N., Sugar C., Breuss M., Pichler P., Cadiou H., Saunders M., Lythgoe M., Shaw J. and Keays D.A. 2012. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature*, **484**: 367–370. <https://doi.org/10.1038/nature11046>
- Tsvey A.L. 2023. Endocrine mechanisms controlling the migratory disposition in birds. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **327**(4): 683–718. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.4.683>
- Von Middendorff A.T. 1855. Die Isepiptesen Russlands. Grundlagen zur Erforschung der Zugzeiten und Zugrichtungen der Vögel Russlands. *Memoires de Academie de Sciences de St. Petersbourg. Serie VI*, **8**: 1–143.
- Von Rönn J.A.C., Shafer A.B.A. and Wolf J.B.W. 2016. Disruptive selection without genome-wide evolution across a migratory divide. *Molecular Ecology*, **25**(11): 2529–2541. <https://doi.org/10.1111/mec.13521>
- Wiltschko W. 1968. Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **25**: 537–558. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1968.tb00028.x>
- Wiltschko W. 1978. Further analysis of the magnetic compass of migratory birds. In: K. Schmidt-Koenig and W.T. Keeton (Eds). Animal migration, navigation and homing. Springer, Berlin: 302–310. https://doi.org/10.1007/978-3-662-11147-5_29
- Wiltschko W., Freire R., Munro U., Ritz T., Rogers L., Thalau P. and Wiltschko R. 2007. The magnetic compass of domestic chickens, *Gallus gallus*. *Journal of Experimental Biology*, **210**(13): 2300–2310. <https://doi.org/10.1242/jeb.004853>
- Wiltschko W., Gesson M. and Wiltschko R. 2001. Magnetic compass orientation of European robins under 565 nm green light. *Naturwissenschaften*, **88**(9): 387–390. <https://doi.org/10.1007/s001140100248>
- Wiltschko W., Munro U., Ford H. and Wiltschko R. 1993. Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds. *Nature*, **364**(6437): 525–527. <https://doi.org/10.1038/364525a0>
- Wiltschko W. and Wiltschko R. 1972. Magnetic compass of European robins. *Science*, **176**(4030): 62–64. <https://doi.org/10.1126/science.176.4030.62>
- Wiltschko W. and Wiltschko R. 1995. Migratory orientation of European Robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. *Journal of Comparative Physiology A*, **177**(3): 363–369. <https://doi.org/10.1007/BF00192425>
- Wiltschko W. and Wiltschko R. 1999. The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European Robins, *Erithacus rubecula*. *Journal of Comparative Physiology A*, **184**(3): 295–299. <https://doi.org/10.1007/s003590050327>
- Wiltschko W. and Wiltschko R. 2001. Light-dependent magnetoreception in birds: the behaviour of European robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *Journal of Experimental Biology*, **204**(19): 3295–3302. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.19.3295>
- Winkler D.W., Gandoy F.A., Areta J.I., Iliff M.J., Rakhimberdiev E., Kardynal K.J. and Hobson K.A. 2017. Long-distance range expansion and rapid adjustment of migration in a newly established population of barn swallows breeding in Argentina. *Current Biology*, **27**: 1080–1084. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.006>