

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-  
квалификационной работы (диссертации)

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАГНИТНЫХ И ЗВЕЗДНЫХ ИСТОЧНИКОВ  
НАВИГАЦИОННОЙ ИНФОРМАЦИИ МИГРИРУЮЩИМИ  
ВИДАМИ ПТИЦ**

Золотарева Анна Дмитриевна

06.06.01 – Биологические науки

03.02.04 – Зоология

Научный руководитель:

д.б.н., член-корреспондент РАН Чернецов Никита Севирович

ЗИН РАН

Санкт-Петербург 2022

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Ежегодно миллиарды мигрирующих птиц совершают сезонные миграции к местам зимовки и обратно. Осуществление таких перелетов недостижимо при случайном возвращении в широкий район рождения, предыдущего гнездования или зимовки, а требует эффективно функционирующей системы обнаружения и получения различного рода источников ориентационной и навигационной информации. К настоящему времени показано использование разными видами птиц при ориентации звездного, солнечного и магнитного компасов (Chernetsov, 2015), а при навигации – магнитной (Mouritsen, 2018) и запаховой карты (Gagliardo, 2013). Однако, несмотря на более чем шестидесятилетнюю историю изучения и значительный прогресс в исследовании навигационных способностей птиц, нельзя утверждать, что эта область детально изучена. Восприятие магнитного поля птицами остается единственным чувством, для которого все еще полностью не описан сенсорный механизм и местоположение рецепторов (Vojarinova et al., 2020). На данный момент считается, что птицы обладают двумя магниторецепторными системами: одна основана на бирадикальных реакциях, локализована в сетчатке глаза и используется в качестве компасной системы (Hore, Mouritsen, 2016). Другая система располагается в надклювье, иннервируется глазничной ветвью тройничного нерва и, как предполагается, принимает участие в работе магнитной карты мигрирующих птиц (Mouritsen, 2018). При этом точная локализация и механизм работы магниторецепторов обеих систем до конца не описаны. Не исключено, что существует и третья магниторецепторная система во внутреннем ухе птиц (Wu, Dickman, 2012), однако ее природа и функции неизвестны. Остались нерешенные фундаментальные вопросы и в области изучения астрономической ориентации птиц. В частности, отсутствуют данные о наличии и механизмах работы звездного компаса птиц в Южном полушарии, а также в высоких широтах Северного полушария, в которых

рост и развитие птиц происходят в условиях полярного дня. Не описана нейрофизиологическая база, лежащая в основе сложных когнитивных процессов звездного компаса. Пока остается без ответа и ряд вопросов, касающихся онтогенеза обучения мигрирующих птиц ориентации по звездам (Золотарева, Чернецов, 2021). Кроме того, накоплен большой и противоречивый объем данных по конфликтам и взаимосвязям компасов птиц друг с другом (Pakhomov, Chernetsov, 2020).

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состоит в уточнении роли и выявлении особенностей использования магнитных и звездных источников навигационной информации мигрирующими видами птиц во время миграции.

Для реализации поставленной цели выполнялись следующие задачи:

1. Изучение влияние места приложения осциллирующего магнитного поля на ориентационное поведение садовых славок.
2. Установление зависимости звездного компаса от чувства времени у зарянки.
3. Изучение временных рамок обучения птиц звездному компасу на примере мухоловки-пеструшки.
4. Исследование роли глазничной ветви тройничного нерва в передаче магнитной навигационной информации у тростниковой камышевки.
5. Изучение роли обонятельного эпителия в навигации тростниковых камышевок.

**Научная новизна работы.** В результате проведенных исследований были изучены разные аспекты использования птицами магнитных и звездных источников навигационной информации. Независимость звездного компаса птиц от чувства времени впервые была показана в эксперименте, исключающем иные трактовки результатов. Изучение формирования звездного компаса у птиц было впервые рассмотрено в процессе онтогенеза, совместно с контролем ориентации по магнитному полю. Этот

подход позволил показать, что если у птиц не было возможности наблюдать звезды до времени их первой миграции, они могут научиться ориентироваться по звездам позже, т.е. процесс обучения звездного компаса не ограничен рамками чувствительного периода. Для изучения влияния осциллирующего магнитного поля (ОМП) на ориентационное поведение мигрирующих птиц впервые был применен метод приложения ОМП в непосредственной близости от предполагаемого органа компасной магниторецепции птиц, глаза. Было показано, что приложение ОМП только к глазам не вызывает дезориентации, в отличие от приложения ОМП ко всему организму птицы. Впервые в контексте поведенческих экспериментов с использованием двух разных методов (виртуального смещения по магнитным параметрам и выпуска с радиопередатчиками после физического смещения) была рассмотрена сенсорная основа магнитной навигационной карты мигрирующих птиц. В результате было установлено, что магнитная навигационная информация у тростниковых камышевок передается по глазничной ветви тройничного нерва. Лишение возможности воспринимать обонятельную информацию не нарушает способность тростниковых камышевок к навигации. Эти данные важны для исследований локализации магниторецепторов навигационной информации.

**Апробация работы.** Материалы настоящего исследования были изложены на следующих конференциях: Конференция Европейского союза орнитологов, Финляндия, Турку, 2017 г.; Научная школа для аспирантов «Sensory Ecology», Швеция, Лунд, 2018 г.; 10-я конференция по навигации животных Королевского института навигации, Великобритания, Эгхэм, 2019 г.; а также на научных семинарах Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Результаты, полученные в ходе экспериментального исследования, существенно

расширяют имеющиеся знания о природе и механизмах ориентации и навигации птиц во время миграции. Данные экспериментов, проведенных на четырех видах мигрирующих европейских мелких воробьиных птиц, дополнили представления о видоспецифических различиях птиц во время миграций. Данные по некоторым видам противоречивы и не позволяют вывести общие закономерности, объясняющие эти противоречия. Они подчеркивают лабильность системы ориентации и навигации и способность мигрирующих птиц использовать для решения пространственной задачи любые имеющиеся данные. Эксперименты по изучению влияния ОМП на работу магнитного компаса птиц ставят под вопрос широко распространенную теорию компасной магниторецепции на основе белков криптохромов в сетчатке глаза. Представленные в работе сведения могут быть использованы при разработке новейших навигационных приборов, а также будут полезны студентам при изучении курсов по зоологии и физиологии.

## **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

В рамках работы над кандидатской диссертацией проводились экспериментальные исследования с применением различных методов, поэтому подробная методика работы каждого эксперимента будет описана в соответствующих главах. Ниже приводится описание положений, общих для большинства выполненных работ.

**Места выполнения работ и сроки.** Исследования проводили на трех биологических станциях – две расположены в Калининградской области, на Куршской косе (Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН и полевой стационар «Фрингилла», в 11 км к югу от основного здания станции), одна станция – в Московской области (Звенигородская биологическая станция МГУ). Исследования проводили с 2015 по 2020 гг. В двух работах были использованы данные прошлых лет.

**Модельные виды птиц.** В качестве модельных видов были выбраны 4 вида птиц: садовые славки *Sylvia borin*, зарянки *Erithacus rubecula*, мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и тростниковые камышевки *Acrocephalus scirpaceus*.

**Сбор данных и статистическая обработка.** В эксперименты отбирали только птиц, находящихся в миграционном состоянии, то есть проявлявших ночное миграционное беспокойство и имевших жирность 3-4 балла или выше (по шкале 0-8, Kaiser, 1993). Для регистрации направления миграционной активности использовали круговые арены – модифицированные конуса Эмлена (Emlen, Emlen, 1966). Они представляли собой алюминиевые усеченные конуса, закрытые сверху нейлоновой сеткой. Стенки конуса были покрыты пленкой с нанесенной на нее потолочной побелкой, линия соединения краев пленки в конусе во время эксперимента была направлена на север. Продолжительность одного ориентационного теста составляла 25-50 мин, каждую птицу тестировали до 5 раз. Для анализа направления ориентации птицы два исследователя проводили подсчет количества царапин, оставленных птицей на побелке, по 36 секторам. Если распределение царапин было не четкое, то определяли количество царапин в каждом секторе с последующим статистическим анализом. Если значения, указанные двумя исследователями, отличались более чем на 30° или распределение царапин было равномерным, то считали, что в данном тесте птица была дезориентирована. Если птица оставляла <40 царапин на пленке, птицу считали не активной в тесте. Для анализа направления всей группы птиц использовали только средние данные по птицам, от которых было получено два или более результата.

Для статистического анализа данных использовали программу Oriana (Kovach Computing Services, Великобритания). При анализе ориентации для каждой птицы определяли значение направления в градусах  $\alpha$ , длину вектора  $r$  и уровень значимости  $p$  по тесту Рейли. Разброс направлений

контрольной и экспериментальной групп птиц сравнивали при помощи непараметрического критерия Марджия-Уотсона-Уилера, если каждая выборка содержала не менее 10 птиц, и длина вектора была меньше 0.75. Если размер выборки был меньше 10 птиц, то применяли более мощный параметрический критерий Ватсона-Уильямса.

Часть ориентационных экспериментов проводили с использованием 3-осевой 4-коленной системы Мерритта, (Kirschvink, 1992). Из-за двойной обмотки медной проволоки ток в алюминиевых корпусах может идти в 2 направлениях. При подаче тока в параллельном направлении создается магнитное поле, при антипараллельном направлении тока магнитное поле не образуется, что позволяет провести контрольный тест для анализа участия возможных артефактов. Внутри магнитных колец образуется гомогенное магнитное поле, которое позволяет расположить внутри одновременно до 9 конусов Эмлена с птицами. Магнитные кольца могут создавать разные магнитные условия, например, вертикальное магнитное поле с общей напряженностью 50 100 нТл и магнитным наклоном 90°. В вертикальном магнитном поле птицы не получают магнитной компасной информации.

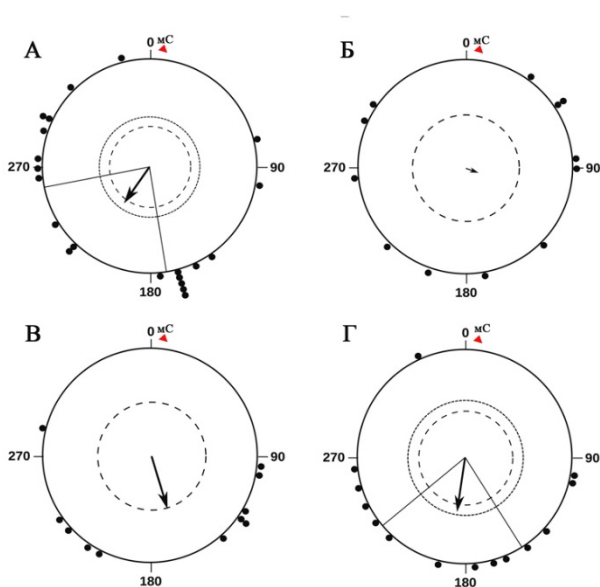
### **ВЛИЯНИЕ ОМП НА РАБОТУ МАГНИТНОГО КОМПАСА ПТИЦ**

**Материалы и методы.** Эксперименты проводили во время осенней миграции птиц на садовых славках *Sylvia borin* (n = 21). Для эксперимента были разработаны миниатюрные устройства весом 0,95 г, генерирующие ОМП рядом с глазом птицы. Каждое устройство состоит из магнитной катушки и активирующего ее на частоте 1,403 МГц генератора. Катушки крепили к голове птицы, генератор – к спине. Также использовали стационарные катушки диаметром 0,75 м, которые питались от промышленного высокочастотного генератора. Такие установки создавали ОМП вокруг всего тела птицы. Эксперименты проводили в конусах Эмлена в немагнитном помещении с искусственным освещением.

Сначала провели контрольную серию тестов в естественном магнитном поле (ЕМП), до прикрепления к птицам портативных устройств. На втором этапе было проведено три типа тестов. Во-первых, птиц тестировали без портативных устройств (до их крепления или после того, как они были сняты), в ОМП, которое генерировали стационарные катушки. Во-вторых, на птиц установили портативные устройства и тестировали в двух условиях их работы – в рабочем и в нерабочем состоянии (с макетом батарейки).

**Результаты и обсуждение.** При тестировании в ЕМП садовые славки показали юго-западное направление, характерное для данного вида на территории Куршской косы во время осенней миграции ( $\alpha = 216^\circ$ ,  $n = 21$ ,  $r = 0.38$ ,  $p = 0.045$ , 95% CI =  $172^\circ$ – $259^\circ$ , рис.1А). Под воздействием ОМП, созданного стационарными катушками, птицы были дезориентированы ( $\alpha = 106^\circ$ ,  $n = 12$ ,  $r = 0.11$ ,  $p = 0.86$ ; рис.1Б). Однако наличие портативных устройств на теле птиц существенно не повлияло на их ориентационные способности. Среднее значение ориентации у садовых славок, несущих выключенный прибор, было чуть ниже уровня значимости ( $\alpha = 164^\circ$ ,  $n = 11$ ,  $r = 0.51$ ,  $p = 0.056$ , рис.1В). При этом, в условиях, когда портативное устройство было включено, птицы не были дезориентированы и демонстрировали ориентацию, соответствующую осеннему миграционному сезону ( $\alpha = 189^\circ$ ,  $n = 14$ ,  $r = 0.49$ ,  $p = 0.03$ , 95% CI =  $146^\circ$ – $231^\circ$ , рис.1Г). Направление активности садовых славок при включенных портативных устройствах было статистически неразлично от направлений, показанных птицами без устройств (критерий MWW:  $W = 0.15$ ,  $p = 0.93$ ) и птицами с выключенными устройствами (критерий MWW:  $W = 0.49$ ,  $p = 0.78$ ).





**Рис.1. Ориентация садовых славок:** (А) в естественном магнитном поле Земли (ЕМП); (Б) в ОМП, внутри стационарных устройств; (В) в ЕМП, с выключенными портативными устройствами; (Г) с включенными портативными устройствами, генерирующими ОМП. На этом и следующих рисунках точки обозначают среднее направление ориентации отдельных птиц, стрелки – среднее значение ориентации группы. Внутренние и внешние пунктирные кружки обозначают 5% и 1% уровень значимости Рэля соответственно. Радиальные сплошные линии обозначают 95% доверительный интервал, мС – направление магнитного севера.

Для объяснения того, что птицы с портативными катушками на голове, генерировавшими ОМП, могут ориентироваться в сезонном направлении миграции, в отличие от птиц, помещенных внутрь аналогичных стационарных катушек, необходимы дальнейшие исследования локализации магниторецепторов компасной информации и механизмов их работы. В настоящее время можно предположить несколько возможных структур магниторецепторной системы компасной информации, которые не противоречат полученным нами результатам: 1) Магниторецепция компасной информации происходит в сетчатке глаза, но ее нарушение в результате воздействия ОМП не является результатом прямого действия ОМП на рецепторы магнитной компасной информации. 2) Рецепторы магнитной компасной информации находятся не в глазах птиц. 3) Магниторецепторы компасной информации расположены только в вентральной части сетчатки. Такие рецепторы могли быть незначительно затронуты ОМП от портативных устройств.

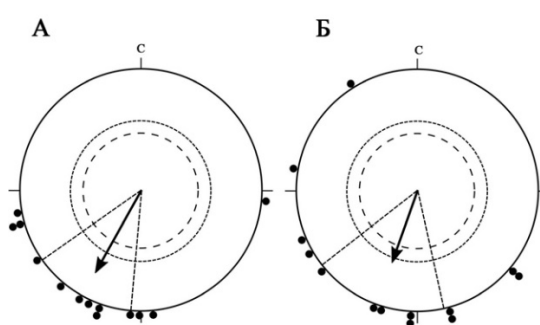
## ЗВЕЗДНЫЙ КОМПАС И ЧУВСТВО ВРЕМЕНИ

**Материалы и методы.** Эксперименты проводили в сезон осенней миграции птиц, на зарянках *Erithacus rubecula* ( $n = 13$ ). Во время первого этапа экспериментов птиц содержали в лабораторном помещении без окон на фотопериоде, идентичном естественному. Миграционную ориентацию зарянок проверяли в конусах Эмлена под естественным звездным небом в вертикальном магнитном поле (ВМП), создаваемом магнитными кольцами. После окончания серии ориентационных тестов первого этапа, фотопериод птиц был сдвинут на 4 часа вперед за счет смещения всех периодов освещенности лабораторного помещения на 4 ч. Через 6 дней ритмы активности зарянок синхронизировались с новым фотопериодом, и миграционную ориентацию птиц снова проверили в описанных ранее условиях.

**Результаты и обсуждение.** Зарянки, содержащиеся при фотопериоде, идентичном естественному, во время тестов под звездным небом в ВМП ориентировались в юго-западном направлении, характерном для данного вида на территории Куршской косы во время осенней миграции ( $\alpha = 210^\circ$ ,  $r = 0.78$ ,  $n = 13$ ,  $p < 0.001$ , 95% CI =  $185^\circ$ – $235^\circ$ , рис.2А). После сдвига часов, зарянки ориентировались в направлении  $\alpha = 200^\circ$  ( $r = 0.62$ ,  $n = 13$ ,  $p = 0.004$ , CI =  $168^\circ$ – $232^\circ$ , рис.2Б). Новое направление статистически не отличалось от направления, полученного до сдвига часов (критерий Ватсона-Вильямса;  $F_{1,24} = 0.24$ ,  $p = 0.63$ ), 95% доверительные интервалы двух распределений широко перекрываются.

Наши результаты показывают, что зарянки могут ориентироваться в видоспецифичном сезонном направлении миграции если у них есть доступ только к информации от звездного неба. Наиболее правдоподобно предположение, что для компасной ориентации зарянки использовали звездный компас. Более того, мы показали, что зарянки сохраняют сезонное направление ориентации даже после сдвига часов на 4 часа вперед, т. е. когда естественная картина неба, наблюдаемая птицами, была

сдвинута на  $60^\circ$  по сравнению с тем, что они должны были ожидать увидеть относительно внутреннего чувства времени. Совместно с исследованиями, проведенными внутри планетариев (Emlen, 1970; Mouritsen, Larsen, 1998), наше исследование под естественным звездным небом в ВМП дает очень убедительные доказательства того, что для выбора и поддержания сезонного направления миграции на основе звездного неба мигрирующие птицы используют исключительно информацию от звездного неба, а не внутреннее чувство времени.



**Рис.2. Ориентация зарянок во время осенней миграции:** (А). Ориентация птиц, содержащихся без доступа к солнечному и поляризованному свету, на фотопериоде, идентичном естественному. (Б). Ориентация этих же птиц, после того как их внутренние часы переведены на 4 часа вперед.

## ФОРМИРОВАНИЕ ЗВЕЗДНОГО КОМПАСА

**Материалы и методы.** Эксперименты проводили с июня 2019 г. по апрель 2020 г. В июне 2019 г. 58 птенцов мухоловки-пеструшки было изъято из дуплянок и выращено в лабораторном помещении без окон, при естественном фотопериоде. После того как птицы стали самостоятельно питаться, их разделили на две группы: I группа, «без доступа к астроориентирам» ( $n = 44$ ) оставалась в помещении, II группа, «без доступа к звездам» ( $n = 14$ ) была переведена в открытый вольер, где птицы имели доступ к дневным астроориентирам (Солнцу и поляризованному свету на восходе и закате), но не к звездам. После начала у птиц осеннего миграционного беспокойства были проведены осенние ориентационные эксперименты в двух условиях: в лабораторном помещении в естественном

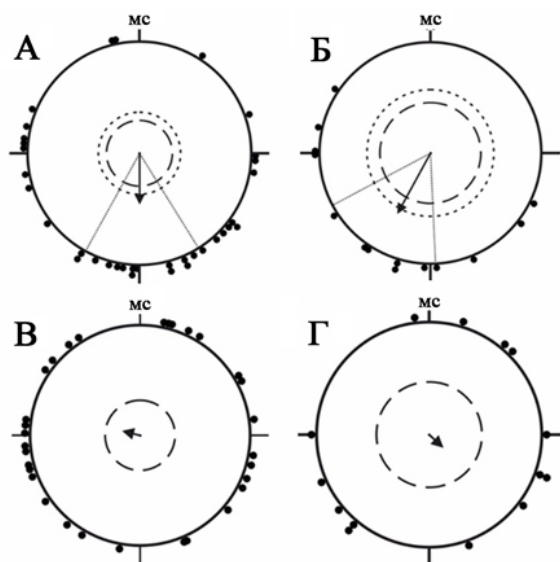
магнитном поле, без доступа к звездам (ЕМП, без звезд) и под естественным звездным небом в вертикальном магнитном поле (ВМП, под звездами). 18 сентября 2019 г. II группа птиц была переведена из уличного вольера в помещение, аналогичное помещению с птицами группы I. 18 октября 2019 г. фотопериод в помещениях с птицами был изменен с естественного на фиксированный – 10,5 ч света / 13,5 ч темноты. 16 марта 2020 г. снова был установлен естественный фотопериод Куршской косы.

В марте 2020 г. группа I «без доступа к астроориентирам», была разделена на две равнозначные группы:

- группа Ia, «без доступа к астроориентирам», была контрольной и оставалась в помещении без доступа к Солнцу, поляризованному свету и звездам (n = 23);
- группа Ib, «без доступа к солнечному и поляризованному свету», выставлялась под естественное ночное звездное небо (n = 19).

Все экспериментальные птицы из группы II, «без доступа к звездам», до весенних экспериментов экспонировались под звезды; поэтому эта группа была переименована в «группу с доступом ко всем небесным астроориентирам» (n = 12).

Экспозиция мухоловок-пеструшек под естественное звездное небо проходила после наступления астрономических сумерек, ясными звездными ночами. Птицы наблюдали звездное небо с 8 марта по 9 апреля 2020 г. в течение 13 полных ночей и нескольких дополнительных часов. «Ночью» наблюдений мы считали экспозицию под звезды в течение не менее 4 часов. После окончания периода экспозиции под звезды, были проведены весенние ориентационные эксперименты в условиях, идентичных осенним экспериментам: в ЕМП без звезд и в ВМП под звездами.



**Рис.3. Направление ориентация мухоловок-пеструшек во время осенней миграции:** (А). Направление птиц из группы I, «без доступа к астроориентирам» в естественном магнитном поле, без доступа к звездам (ЕМП, без звезд). (Б). Направление птиц из группы II, «без доступа к звездам», в ЕМП без звезд. (В). Направление птиц группы I в вертикальном магнитном поле под естественным звездным небом (ВМП, под звездами). (Г). Направление птиц группы II в ВМП под звездами.

### Результаты и обсуждение

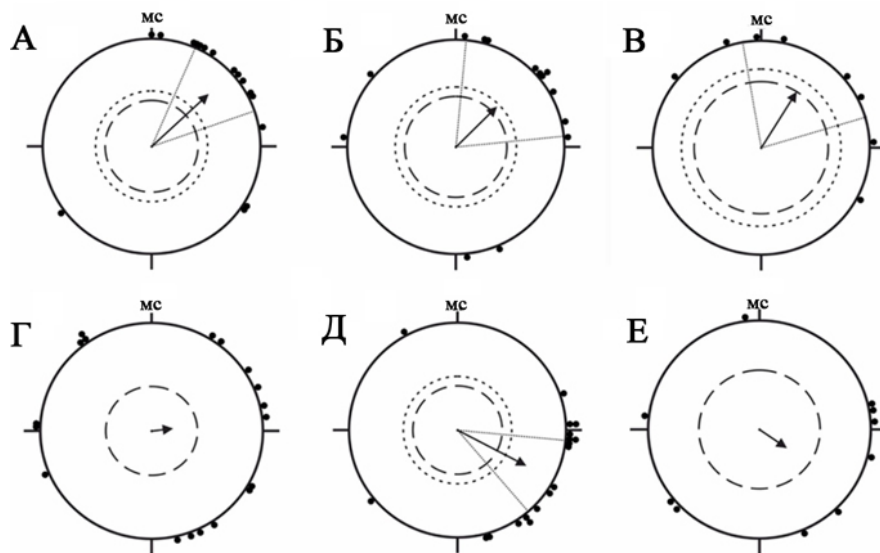
Осенью все группы мухоловок-пеструшек в ЕМП, без звезд ориентировались в южном направлении, характерном для данного вида на территории Куршской косы во время осенней миграции (рис.3 А, Б). Среднее направление группы I, «без доступа к астроориентирам», составило  $178^\circ$  ( $r = 0.42$ ,  $n = 35$ ,  $p = 0.002$ , 95% доверительный интервал среднего направления группы (CI) составил  $148^\circ$ – $209^\circ$ ; рис.3А). Среднее направление группы II, «без доступа к звездам», составило  $210^\circ$  ( $r = 0.60$ ,  $n = 14$ ,  $p = 0.004$ , 95% CI =  $178^\circ$ – $243^\circ$ ; рис.3Б). Два распределения были статистически неразличимы (критерий MWW:  $W = 2.68$ ,  $p = 0.26$ ), а их 95% CI в значительной степени перекрывался. Экспериментальные птицы из всех групп, во время тестов в ВМП под звездами, были активны, но не показали статистически значимого направления (рис.3В, Г).

Весной все группы птиц, в условиях ЕМП без звезд, ориентировались в северном направлении, характерном для данного вида на территории Куршской косы во время весенней миграции (рис. 4 А–В). Мухоловки-

пеструшки из группы Ia, «без доступа к астроориентирам», выбирали северо-восточное направление  $47^\circ$  ( $r = 0.70$ ,  $n = 16$ ,  $p \ll 0.001$ ,  $95\% \text{ CI} = 23^\circ\text{--}70^\circ$ ; рис.4А). Птицы из группы Ib, «без доступа к солнечному и поляризованному свету», показали аналогичную ориентацию со средним направлением  $45^\circ$  ( $r = 0.50$ ,  $n = 14$ ,  $p = 0.018$ ,  $95\% \text{ CI} = 6^\circ\text{--}84^\circ$ ; рис.4Б). Наконец, среднее значение направления птиц из группы II «с доступом ко всем астроориентирам», было  $32^\circ$  ( $r = 0.60$ ,  $n = 8$ ,  $p = 0.038$ ,  $95\% \text{ CI} = 350^\circ\text{--}73^\circ$ ; рис.4В).

В ВМП под звездами результаты различались (рис.4Г–Е). Группа Ia «без доступа к астроориентирам», была дезориентирована (среднее направление  $84^\circ$ ,  $r = 0.2$ ,  $n = 18$ ,  $p = 0.52$ ; рис. 4 Г), как и группа II «с доступом ко всем астроориентирам» (среднее направление  $124^\circ$ ,  $r = 0.29$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.44$ ; рис. 4 Е). Однако группа Ib «без доступа к солнечному и поляризованному свету», была статистически значимо ориентирована на восток-юго-восток (среднее направление  $118^\circ$ ,  $r = 0.7$ ,  $n = 18$ ,  $p \ll 0.001$ ,  $95\% \text{ CI} = 96^\circ\text{--}139^\circ$ ; рис. 4 Д). Это распределение статистически отличалось от распределения контрольной группы Ia «без доступа к астроориентирам» (критерий MWW:  $W = 8.994$ ,  $p = 0.01$ ).

Наши результаты показывают, что мухоловки-пеструшки, выращенные без доступа к астроориентирам (Солнце, поляризованный свет, звезды), а также птицы, выращенные без доступа к звездам, способны ориентироваться в видо-специфичном сезонном направлении миграции в ЕМП. Скорее всего, мухоловки полагались на свой магнитный компас. При этом звездный компас у всех птиц, не видевших звездное небо, не был сформирован.



**Рис.4. Направление ориентации разных групп мухоловок-пеструшек во время весенней миграции в разных условиях.** Условия: (А-В): в естественном магнитном поле без доступа к звездам (ЕМП); (Г-Д): в вертикальном магнитном поле, под естественным звездным небом (ВМП). Группы птиц: (А,Г): Ia, «без доступа к астроориентирам»; (Б,Д): Ib, «без доступа к солнечному и поляризованному свету»; (В,Е): II, «с доступом ко всем астроориентирам».

Мы предполагаем, что наблюдений вращения звездного неба исключительно во время всех тестов в ВМП было недостаточно для формирования звездного компаса у экспериментальных птиц. В нашем исследовании каждая мухоловка-пеструшка могла видеть звездное небо максимум 4 часа осенью (8 тестов по 30 минут каждый, обычно птицы принимали участие в меньшем количестве тестов, 4-6). К тому же на другом виде птиц, зарянках, было показано, что 1 и даже 7 ночей непрерывных наблюдений звезд было недостаточно для формирования звездного компаса (Michalik et al., 2014).

При тестировании в ВМП под весенним звездным небом, мухоловки-пеструшки, которые могли ориентироваться в ЕМП, показали разные результаты. Птицы из группы II, «с доступом ко всем астроориентирам» были дезориентированы, что трудно объяснить. Возможно, это связано с небольшим размером выборки (12 птиц дали только 10 точек данных для анализа), но нельзя исключать и другие причины. Птицы из контрольной группы Ia, содержащиеся без доступа к астроориентирам, также были

дезориентированы. Однако птицы из группы Ib, которые видели звезды в начале весны, выбирали статистически значимые направления ориентации, но южнее, чем ожидалось. Возможно, весной птицам требуется более 13 ночей для правильного изучения звездного компаса или временное окно, когда птицам необходимо наблюдать астроориентиры, превышает 1 месяц. Тем не менее, мы пришли к выводу, что наши экспериментальные птицы смогли научиться использовать звездный компас после пребывания под звездным ночным небом весной. Таким образом, наши результаты не подтверждают идею Стивена Эмлена о решающей роли в развитии звездного компаса времени до первой миграции птиц (Emlen, 1972). Однако необходимо отметить, что в эксперименте Эмлена птицы уже имели работающий звездный компас и не могли переучиться, тогда как в нашем исследовании, а также в исследовании Alert et al., 2015b, звездный компас птиц не был сформирован до весны. Также следует отметить, что эксперимент Эмлена был проведен всего на шести особях и не представляет значимой выборки. Наши данные также подчеркивают тот факт, что обучение птиц использованию звездного неба в навигационных целях не происходит по механизму импринтинга, который, как известно, может иметь место только в течение определенного и довольно короткого периода в онтогенезе животного (Marquis, Tilcsik, 2013).

## **ПРИРОДА НАВИГАЦИОННОЙ КАРТЫ**

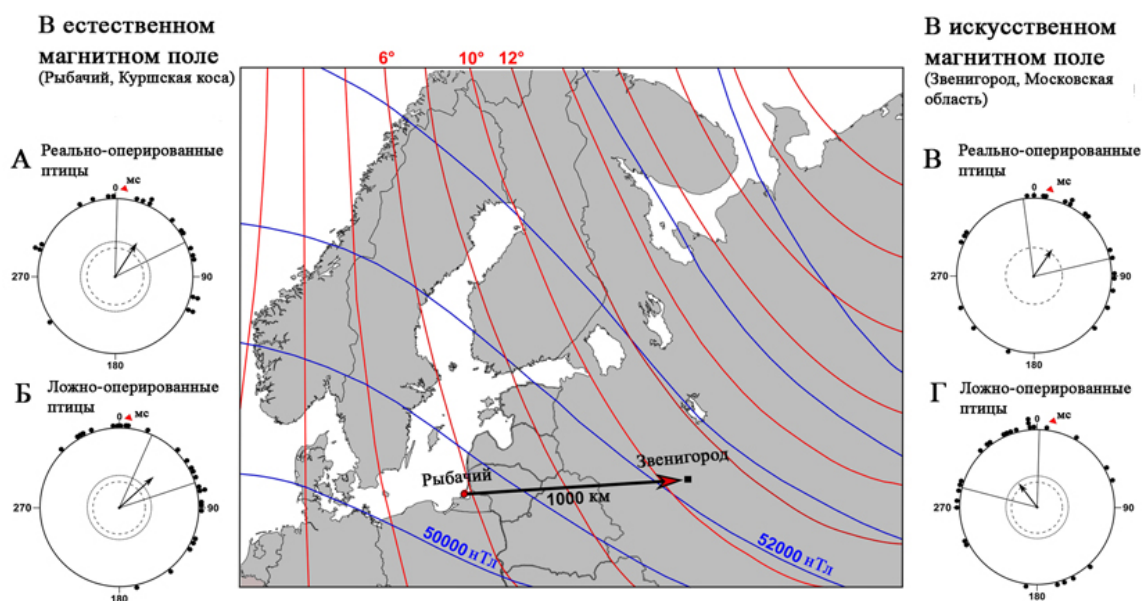
**Материалы и методы.** Работа проходила во время весенней миграции птиц на тростниковых камышевках ( $n = 49$ ). Сначала проводили контрольную серию экспериментов, в ЕМП (общая напряженность  $\approx 50100$  нТл, магнитное склонение:  $+5,5^\circ$ , магнитное наклонение  $70^\circ$ ) в конусах Эмлена внутри магнитных колец, расположенных под открытым небом. Камышевок, показавших значимое направления ориентации в контрольных тестах, распределяли на 2 равные группы. Одной группе были выполнены операции по двустороннему пересечению глазничной



ветви тройничного нерва (V1), другой – ложные операции, V1 остались интактными. После восстановления птиц, их рассаживали внутрь магнитных колец, которые создавали магнитное поле, характерное для окрестностей Звенигородской биологической станции МГУ (55° 42' с.ш., 36° 45' в.д., общая напряженность  $\approx 52200$  нТл, магнитное склонение: + 10°, магнитное наклонение 71.2°). После нескольких дней проводилась вторая серия ориентационных экспериментов в магнитном поле Московской области.

### **Результаты и обсуждение**

Во время тестов в ЕМП Куршской косы, тростниковые камышевки ориентировались в северо-восточном направлении, характерном для данного вида на территории Куршской косы во время весенней миграции ( $\alpha = 42^\circ$ ,  $r = 0.54$ ,  $n = 49$ ,  $p < 0.001$ , 95% CI = 22° – 61°, рис.5А, Б). Тростниковые камышевки с ложной операцией на V1 после виртуального смещения в магнитное поле Звенигорода, ориентировались на северо-запад ( $\alpha = 323^\circ$ ,  $r = 0.39$ ,  $n = 27$ ,  $p < 0.017$ ; CI = 284° – 1°; рис.5Г). Ориентация птиц значительно отличалась от их ориентации в ЕМП поселка Рыбачий до ложной операции (критерий MWW:  $W = 10.9$ ,  $p = 0.004$ ). Напротив, камышевки, которые были прооперированы с удалением части V1 (реальные операции), после виртуального магнитного смещения в Звенигород, были активны, но не изменили направление своей ориентации ( $\alpha = 34^\circ$ ,  $r = 0.39$ ,  $n = 22$ ,  $p < 0.036$ ; CI = 352° – 76°; рис.5В). При этом ориентация этих птиц после виртуального перемещения была статистически неотличима от их ориентации в ЕМП до операции (критерий MWW:  $W = 0.019$ ;  $p = 0.99$ ; 95% доверительный интервал перекрывается полностью). Кроме того, после виртуального магнитного смещения ложно оперированные камышевки были статистически значимо более ориентированы на запад, чем реально оперированные птицы (критерий MWW:  $W = 7.66$ ,  $p = 0.022$ ).



**Рис.5. Иллюстрация эксперимента по изучению навигационной карты тростниковой камышевки (по: Rakhomov et al., 2018).** По центру: карта параметров ЕМП места поймки птиц и проведения экспериментов (пос. Рыбачий, Калининградская область) и места виртуального смещения птиц (Звенигород, Московская область). Стрелка показывает направление и расстояние виртуального смещения по параметрам магнитного поля. Красные и синие линии – изолинии магнитного склонения и общей напряженности соответственно. Круговые диаграммы слева от карты показывают ориентацию камышевок в конусах Эмлена в месте отлова до хирургического вмешательства и виртуального смещения. (А) – ориентация реально-оперированной группы, часть V1 удалена; (Б) ориентация ложно-оперированной группы, V1 интактный. Диаграммы справа от карты показывают ориентацию птиц после виртуального смещения по параметрам магнитного поля. (В) – ориентация реально-оперированной группы; (Г) ориентация ложно-оперированной группы. Географический север соответствует 0°, мс - магнитный север.

В настоящем эксперименте тростниковых камышевок перемещали не физически, а виртуально, только по параметрам магнитного поля. Все остальные потенциальные источники навигационной информации, оставались неизменными и, соответственно, указывали на то, что птицы не были перемещены. Таким образом, мы можем быть уверены, что смена ориентационного направления у ложно-оперированных птиц, была связана именно с параметрами магнитного поля. Поскольку реально оперированные птицы не изменили направление своей ориентации после удаления части V1, мы однозначно показали, что глазничная ветвь тройничного нерва несет информацию, важную для навигации птиц по параметрам магнитного поля Земли. Вероятность того, что удаление части V1 вызвала нейропатическую боль, которая не позволила камышевкам

пользоваться навигацией по магнитным параметрам, маловероятна. Если птицы испытывают боль или воздействие других факторов, вызывающих стресс, они обычно не проявляют никакого ночного миграционного беспокойства и/или неактивны или дезориентированы в конусах Эмлена. Учитывая, что взрослые камышевки, являющиеся опытными мигрантами, могут использовать магнитное склонение, требующее информацию от магнитного и звездного компасов (Chernetsov et al., 2017), наши данные убедительно показывают, что для работы магнитной карты птицам необходима магнитная информация и от рецепторов, расположенных в глазах (магнитная компасная информация), и от рецепторов, иннервируемых V1 (магнитная навигационная информация).

## **РОЛЬ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ЭПИТЕЛИЯ В НАВИГАЦИИ ПТИЦ**

**Материалы и методы.** Работа проходила во время весенней миграции птиц на тростниковых камышевках ( $n = 26$ ). После отлова на Биологической станции «Рыбачий» камышевок разделили на две равнозначные группы. Одной группе птиц (аносмированная группа) провели обработку носовой полости свежеприготовленным 4%-ным водным раствором сульфата цинка, вызывающим временную потерю обоняния, другой группе (контрольная группа) – физиологическим раствором (0,9% NaCl). Для промывания ноздрей был использован протокол, аналогичный описанному в других работах (Holland et al., 2009; Gagliardo et al., 2013). На следующий день после промывки ноздрей все птицы были перевезены на Звенигородскую биологическую станцию МГУ. После трех суток отдыха птиц после перевозки, на них повесили радиопередатчики Nano Tag NTQB-2 (LOTEK; Ньюмаркет, Канада) и выпустили. Радиосигналы стартовых направлений миграции тростниковых камышевок мы прослеживали в течение 6 дней с помощью четырех автоматических радиовышек: одна располагалась на месте выпуска и три

по периметру. Для проверки эффекта влияния ветра на направления выпущенных птиц на весь период радио слежения мы использовали данные о ветре над местом выпуска птиц в часы, наиболее близкие к миграционным стартам камышевок. Обработка и визуализация данных проходила с помощью скриптов в R (R Core Team 2017).

### **Результаты и обсуждение**

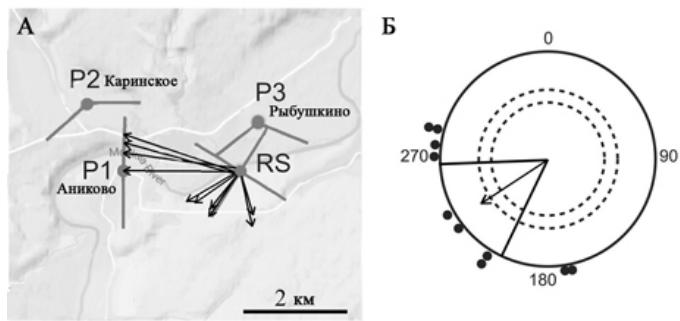
Из всех птиц, покинувших место выпуска во время радио трекинга ( $n = 25$ ), радиовышками был обнаружен вылет 18 птиц (10 из аносмированной группы и 8 из контрольной). Это были типичные ночные миграционные старты возле места выпуска и миграционные полеты от места выпуска.

Направление ориентации птиц не проверялось до перевозки, чтобы завершить эксперимент до окончания весеннего миграционного состояния тростниковых камышевок. На основании многочисленных предыдущих ориентировочных тестов этого вида птиц на этом же месте в 2004-2017 гг., есть все основания предполагать, что контрольная ориентация камышевок в Калининградской области не отличалась от контрольной ориентации прошлых лет весной и направлена на северо-восток

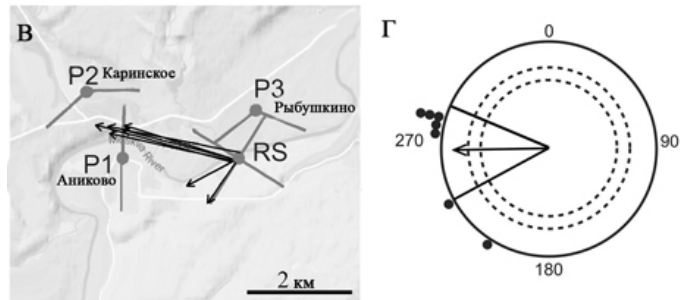
Среднее направление для перевезенных в Московскую область аносмированных птиц было запад-юго-запад ( $\alpha = 237^\circ$ ,  $r = 0.75$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.002$ , 95% CI =  $205^\circ - 268^\circ$ ; однородность по тесту Рэля  $Z = 5.61$ , рис. 6Б).

Среднее направление для контрольных птиц было западным ( $\alpha = 269^\circ$ ,  $r = 0.89$ ,  $n = 7$ ,  $p < 0.001$ , 95% CI =  $243^\circ - 294^\circ$ ; критерий однородности Рэля  $Z = 5.60$ , рис. 6Г). 95% CI аносмированной и контрольной групп перекрывались на  $25^\circ$  (28% объединенных 95% CI обеих групп), значимой разницы между средними групповыми направлениями не было (критерий Ватсона-Вильямса  $F = 2.76$ ,  $p = 0.12$ ,  $df1 = 1$ ,  $df2 = 15$ ).

Ориентация камышевок, лишенных обоняния, после смещения



Ориентация контрольных камышевок (интактных) после смещения



**Рис.6.** Результаты смещения тростниковых камышевок с трассы весенней миграции (по Kishkinev et al., 2020). (А, В) – место выпуска смещенных тростниковых камышевок и направления исчезновения свободно летающих птиц из аносмированной (А) и контрольной (В) групп. RS – автоматизированная радиовышка в месте выпуска птиц, снабжена четырьмя антеннами, ориентированными по сторонам света. P1-P3 – три периферийные радиовышки по две антенны на каждой. Антенны обозначены серым цветом, длина антенны отображает приблизительную оценку дальности ее обнаружения (~ 1 км). Черные сплошные стрелки показывают направления птиц, покинувших место выпуска ночными миграционными полетами. Длинные стрелки (2-3 км) обозначают направления полетов птиц, обнаруженных сначала у радиовышки RS, а затем у периферийных вышек. Короткая стрелка (1 км) указывает активность, зафиксированную только вышкой RS. (Б, Г) – круговые диаграммы направлений вылета аносмированных (Б) и контрольных птиц (Г).

Наличие ночного миграционного полета убедительно свидетельствует о том, что перевезенные птицы все еще находились в миграционном состоянии. Западные направления птиц показывают, что обе группы птиц, вне зависимости от типа воздействия на обонятельный эпителий, скомпенсировали свое смещение с трассы миграции по направлению к точке отлова и/или к промежуточной точке маршрута весенней миграции в Европе перед местом отлова. Таким образом, и лишенные обоняния, и контрольные камышевки могли компенсировать смещение, определяя свое новое положение на незнакомой территории, другими словами – пользоваться навигационной картой, в отличие от экспериментов на

некоторых других видах мигрирующих птиц, показывающих нарушение навигационных способностей аносмированных птиц. Если бы магнитная навигационная информация, передающаяся по глазничной ветви тройничного нерва, была бы заблокирована промывкой ноздрей птиц раствором сульфата цинка, мы могли бы ожидать отсутствия компенсации смещения, как и в случае ориентации птиц с пересеченным V1. Таким образом, полученные нами данные подтверждают гипотезу о том, что, по крайней мере, у тростниковых камышевок и на пространственном масштабе порядка 1000 км обонятельная система не имеет решающего значения для определения положения во время миграции.

## **ВЫВОДЫ**

1. Садовые славки в ОМП, приложенном к голове птиц, могут ориентироваться в сезонном направлении миграции, в отличие от птиц, все тело которых было расположено в ОМП. Для объяснения этого необходимы дальнейшие исследования локализации магниторецепторов компасной информации и механизмов их работы.
2. Зарянки продолжают показывать сезонное направление миграции после сдвига внутренних часов, используя исключительно звездные источники ориентационной информации. Совместно с косвенными данными, полученными ранее другими исследователями на других видах мигрирующих птиц, это доказывает, что ориентация мигрирующих видов птиц не зависит от чувства времени.
3. Мухоловки-пеструшки, звездный компас которых не был сформирован до сезона первой миграции, смогли выбрать направление исключительно по звездам после экспозиции под звездное небо весной.
4. После виртуального смещения по магнитным параметрам тростниковые камышевки с двусторонне пересеченной глазничной ветвью тройничного нерва не могли компенсировать смещение, в отличие от

ложнооперированных птиц. Таким образом, сенсорная магнитная информация, передаваемая глазничной ветвью тройничного нерва, необходима для правильной работы магнитной навигационной карты.

5. Как лишенные обоняния, так и контрольные тростниковые камышевки смогли осуществить навигацию после выпуска, что, совместно с прошлым выводом, указывает на приоритет магнитной навигационной информации над обонятельной у этого вида птиц.

### СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ РАБОТЫ

1. Pakhomov A., **Anashina A.**, Chernetsov N. Further evidence of a time-independent stellar compass in a night-migrating songbird // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2017. – V. 71. – P. 48.
2. Pakhomov A., **Anashina A.**, Heyers D., Kobylkov D., Mouritsen H., Chernetsov N. Magnetic map navigation in a migratory songbird requires trigeminal input // Scientific Reports. – 2018. – V. 8. – P.11975.
3. Kishkinev D., **Anashina A.**, Ishchenko I., Holland R. Anosmic migrating songbirds demonstrate a compensatory response following long-distance translocation: a radio-tracking study // Journal of Ornithology. – 2020. –V.161. – P. 47–57.
4. Bojarinova J., Kavokin K., Pakhomov A., Cherbunin R., **Anashina A.**, Erokhina M., Ershova M., Chernetsov N. Magnetic compass of garden warblers is not affected by oscillating magnetic fields applied to their eyes // Scientific Reports. – 2020. – V. 10. – № 1. – P. 3473.
5. **Zolotareva A.**, Utvenko G., Romanova N., Pakhomov A., Chernetsov N. Ontogeny of the star compass in birds: pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) can establish the star compass in spring // Journal of Experimental Biology. – 2021. – V. 224. – № 3.
6. **Золотарева А.Д.**, Чернецов Н.С. Астрономическое ориентирование у птиц // Зоологический журнал. – 2021. – Т.100. – № 3. – С.1–11.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Alert B., Michalik A., Thiele N., Bottesch M., Mouritsen H. Recalibration of the magnetic compass in hand-raised European robins (*Erithacus rubecula*) // *Scientific Reports*. – 2015b. – V. 5. – P. 14323.
2. Chernetsov N. Avian compass systems: do all migratory species possess all three? // *Journal of Avian Biology*. – 2015. – V. 46. – № 4. – P. 342–343.
3. Chernetsov N., Pakhomov A., Kobylkov D., Kishkinev D., Holland R.A., Mouritsen H. Migratory eurasian reed warblers can use magnetic declination to solve the longitude problem // *Current Biology*. – 2017. – V. 27. – № 17. – P. 2647–2651.
4. Emlen S.T., Emlen J.T. Technique for recording migratory orientation of captive birds // *Auk*. – 1966. – V. 83. – № 3. – P. 361–367.
5. Emlen S.T. Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation // *Science*. – 1970. – V. 170. – № 3963. – P. 1198–1201.
6. Emlen S.T. The ontogenetic development of orientation capabilities // *NASA. Washington Animal Orientation and Navigation*. – 1972. – P. 191–210.
7. Gagliardo A., Bried J., Lambardi P., Luschi P., Wikelski M., Bonadonna F. Oceanic navigation in Cory's shearwaters: evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement // *Journal of Experimental Biology*. – 2013. – V. 216. – P. 2798–2805.
8. Holland R.A., Thorup K., Gagliardo A., Bisson I.-A., Knecht E., Mizrahi D., Wikelski M. Testing the role of sensory systems in the migratory heading of a songbird // *Journal of Experimental Biology*. – 2009. – V. 212. – P. 4065–4071.
9. Hore P.J., Mouritsen H. The radical-pair mechanism of magnetoreception // *Annual Review of Biophysics*. – 2016. – V. 45. – № 1. – P. 299–344.
10. Kaiser A. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds // *Journal of Field Ornithology*. – 1993. – V. 64. – P. 246–255.



11. Kirschvink J.L. Uniform magnetic fields and double-wrapped coil systems: improved techniques for the design of bioelectromagnetic experiments // *Bioelectromagnetics*. – 1992. – V. 13. – P. 401–411.
12. Marquis C., Tilcsik A. Imprinting: Toward a Multilevel Theory // *Academy of Management Annals*. – 2013. – V. 7. – № 1. – P. 195–245.
13. Michalik A., Alert B., Engels S., Lefeldt N., Mouritsen H. Star compass learning: how long does it take? // *Journal of Ornithology*. – 2014. – V. 155. – № 1. – P. 225–234.
14. Mouritsen H. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals // *Nature*. – 2018. – V. 558. – № 7708. – P. 50–59.
15. Mouritsen H., Larsen O.N. Migrating young pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* do not compensate for geographical displacements // *Journal of Experimental Biology*. – 1998. – V. 201. – P. 2927–2934.
16. Pakhomov A., Chernetsov N. A hierarchy of compass systems in migratory birds // *Biological Communications*. – 2020. – V. 65. – №3. – P. 262–276.
17. Wu L.-Q., Dickman J.D. Neural correlates of a magnetic sense // *Science*. – 2012. – V. 336. – P. 1054–1057.