

Миграции птиц



В. В. Гаврилов
Звенигородская биологическая
станция им. С. Н. Скадовского,
МГУ им. М. В. Ломоносова

[https://www.youtube.com/@vadim.v.gavrilov/
featured](https://www.youtube.com/@vadim.v.gavrilov/featured)

Editorial

Animal migration
research takes wing

Kenneth J. Lohmann

In the beginning there was great confusion about animal migration. Aristotle, noting that the types of birds around him changed with the seasons, concluded that summer redstarts turned into robins at the onset of winter, and that garden warblers became blackcaps [1]. Others thought that birds disappear in winter because they hibernate submerged in mud. In a case of art decidedly not imitating life, a 16th century illustration accompanying the writings of Swedish Archbishop Olaus Magnus showed a fishing net filled with hibernating swallows being pulled from a lake [1]. Gradually, over centuries, these fanciful early explanations gave way to an understanding that migration is a widespread phenomenon and that Earth is alive with itinerant animals traversing continents, seas, and skies.



Figure 1. Long-distance migration occurs in numerous diverse animals.

Clockwise from top left: arctic tern (*Sterna paradisaea*), northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*), whale shark (*Rhincodon typus*), and bogong moth (*Agrotis infusa*). Photos: Susannah Lohmann, Kenneth Lohmann, Alex Hearn, Ajay Narendra.

research into migration has steadily expanded as technological innovations and conceptual breakthroughs open

telemetry is often used to track animals that move in air or aquatic species that surface to breathe. Because

Четыре концепции миграций *животных*:

- (1) тип локомоторной активности, при которой животное целенаправленно и без отвлечения движется в определённом направлении;
- (2) перемещение животного, которое происходит на значительно большем пространственном и временном масштабе, чем в рамках обычной ежедневной активности;
- (3) *сезонные перемещения популяций между регионами, условия в которых попеременно являются благоприятными и неблагоприятными (один из которых является областью размножения);*
- (4) перемещения, происходящие к перераспределению внутри пространственно протяжённой популяции.

Dingle H., Drake V.A. 2007. What is migration? Biosciences 57 (2): 113-121.

Для птиц:

Миграция птиц – это регулярные, эндогенно контролируемые сезонные перемещения птиц между гнездовой и негнездовой областями. Миграция всегда включает два перемещения: из области размножения в негнездовую область и обратно.

Salewski V., Bruderer B. 2007. The evolution of bird migration – a synthesis. Naturwissenschaften 94: 268-279.

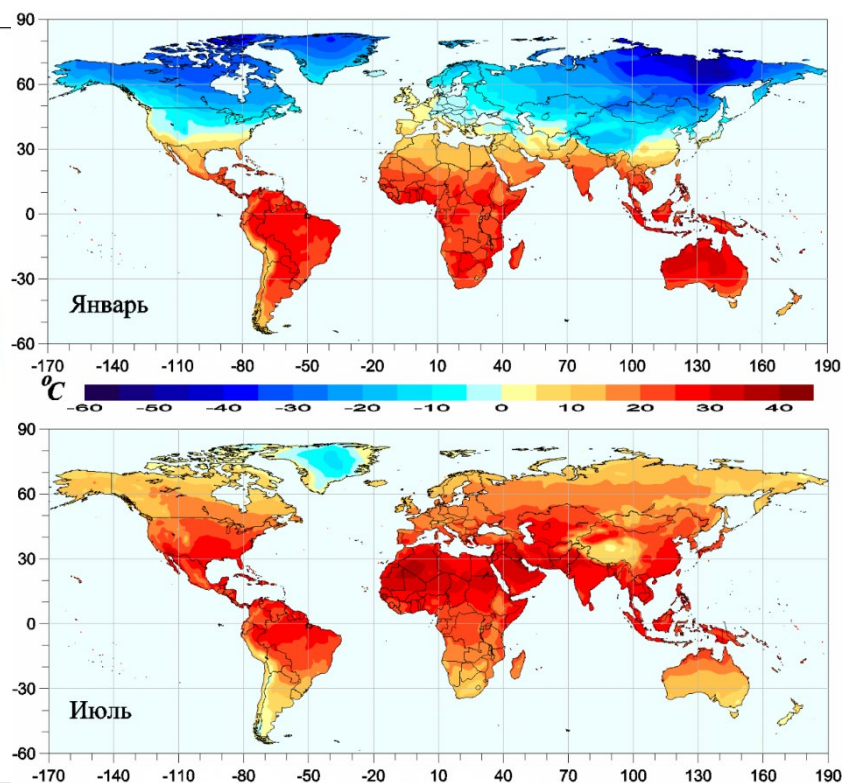
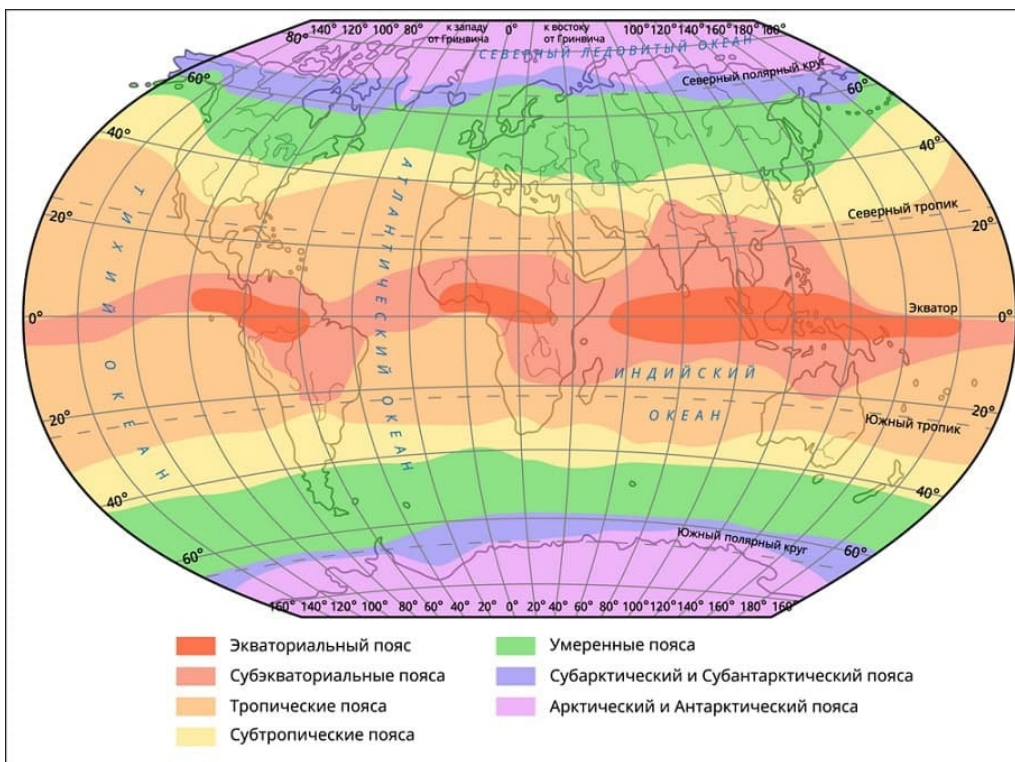
Сезонность

Жизнь органического мира в холодных и умеренных широтах протекает в обстановке резко меняющейся по сезонам года. Большие различия существуют в продолжительности светового дня и интенсивности свет, в температуре среды, количестве осадков и других факторов имеющих первостепенное значение в жизни птиц. Разница в длине дня на широте 40° летом и зимой составляет 6 часов, на широте 55° – свыше 10 часов, а за полярным кругом и все 24 часа.

Амплитуда средних температур июля и января на Украине равна 30° , в Средней Азии – 40° , в Сибири – 45° . Амплитуда абсолютных значений еще больше: в Средней Азии – 80° , в лесной зоне Сибири – свыше 90° .

Сезонность климата

Б. П. Алисов: на Земле существует четыре основных и три переходных типа климата.
Основные типы — экваториальный, тропический, умеренный и полярный.



Видов птиц, которые могли бы успешно круглогодично существовать в высоких и умеренных широтах не много.

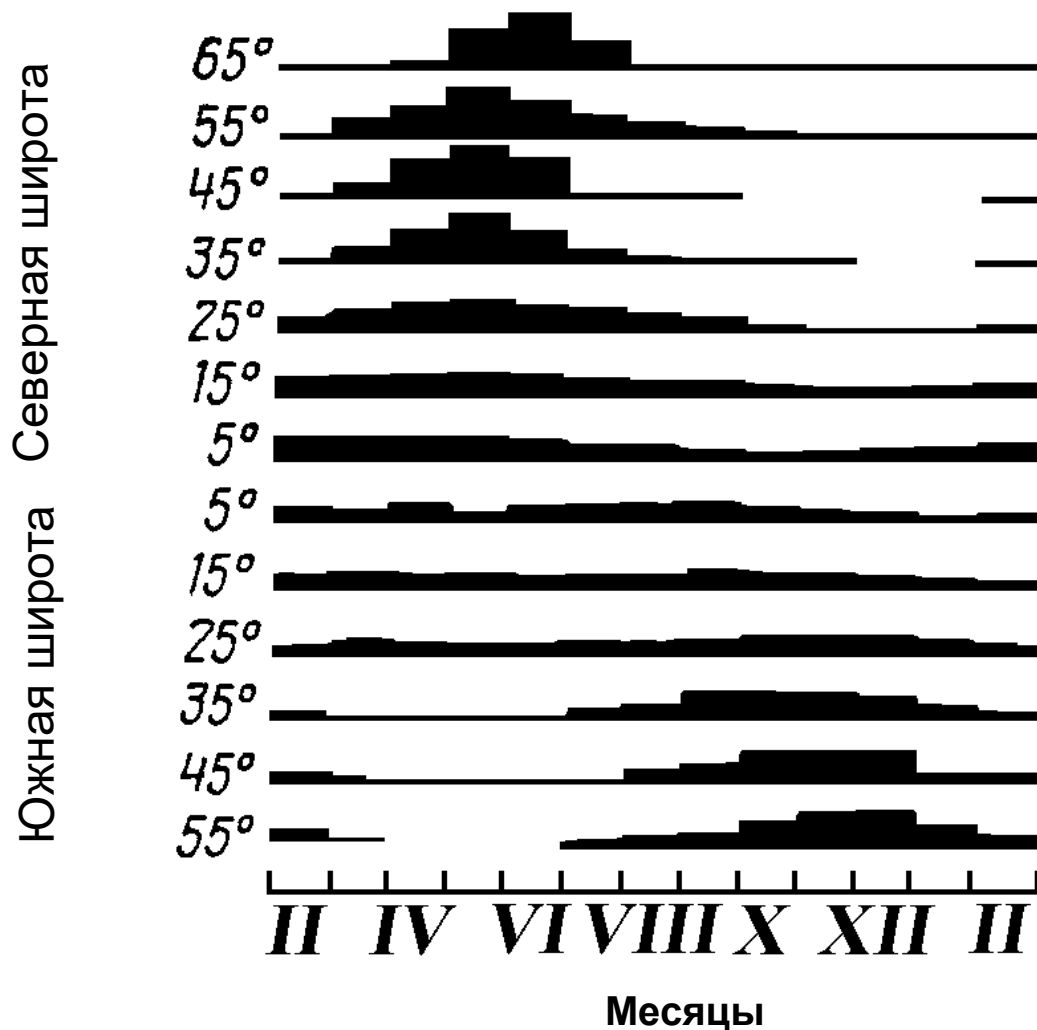
В области Верхоянского полюса холода с температурами до -70°C зимуют черноклювые глухари, кукушки, темноголовые синички и некоторые другие виды. С другой стороны, в пустынях Средней Азии мы имеем довольно разнообразную фауну птиц, живущую при температуре воздуха, достигающей до 50° и температуре почвы, поднимающейся до 70°C .

Известна разнообразная и довольно богатая фауна холодных плоскогорий Тибета и Памира со средними температурами летом до $+14^{\circ}$ и зимой до -18°C , указывающие на весьма суровые континентальные условия, которые могут выносить местные птицы.

Но для того чтобы использовать сезонно появляющиеся в большом количестве пищевые ресурсы, биосфера должна была найти большое количество сезонных потребителей, обладающих определенными адаптациями.

Распределение сезонов размножения у птиц в зависимости от широты местности

Относительная частота находок отложенных или насиженных яиц в разных широтных зонах с шагом в 10°



Миграции птиц наиболее отчетливо выражены в Северном полушарии, где зимой значительно большие части суши покрываются снегом и льдом. Немалое число птиц евразийских и североамериканских видов проводит зиму в тропиках Африки и Южной Америки.

Большинству североамериканских и европейских птиц свойственны сезонные миграции. Достаточно сказать, что из 590 видов сухопутных птиц Палеарктики около 50% зимуют за ее пределами.

Такое же соотношение и в Неарктике. Собственно говоря, назвать перелетными в той или иной степени можно около трети птиц мировой фауны, а число птиц, участвующих в сезонных миграциях составляет не один десяток миллиардов.



Очень небольшое число видов из Южного полушария улетают в северное полушарие на период между двумя гнездовыми сезонами. Они откочевывают к северу, к экватору, и даже те считанные виды, которые его пересекают, остаются неподалеку от него. Исключение составляют некоторые южные морские птицы, которые в зимний период не только пересекают экватор, но и добираются до арктических морей (Вильсонова качурка, большие буревестники с о-вов Тристан да Кунья прилетают к берегам Норвегии, серые буревестники с островов возле мыса Горн прилетают в северное лето к берегам Гренландии).



Исходная преадаптированность к миграциям заключается в следующих особенностях птиц:

1. способность к полету и, как следствие, быстрому дальнему перемещению в воздушном океане;
2. высокая скорость метаболизма и благодаря этому неизбежно развитая способность быстрого резервирования и расхода энергии;
3. развитая способность к ориентации, всегда необходимая столь подвижным животным;
4. тенденция к строгой оологодовой цикличности размножения и линек, делающая популяцию на определенную часть года свободной от продуктивных процессов и привязанности к гнездовым территориям;



Набор этих особенностей дает преимущества отбору в направлении миграций по сравнению с отбором в направлении иных сезонных адаптаций (зимней спячке), комплексу морфофизиологических приспособлений для питания особой пищей, потенциально доступной в неблагоприятный сезон года. Энергетическая цена перелета на места зимовки и обратно оказалась равной энергетической плате за терморегуляцию в случае зимовки в гнездовом ареале.

Таким образом, миграции не дают популяции ни перерасхода, ни экономии энергии по сравнению с оседлым образом жизни. Это снимает энергетический запрет с перехода от оседлого к перелетному образу жизни и обратно.

Такие переходы в истории отрядов, семейств, видов и популяций могли совершаться неоднократно.

Поэтому нет никакой связи между систематическим положением видов и их перелетностью.

Вид сам способен под давлением отбора стать перелетным.

Задачи, которые необходимо при этом решить (т.е. адаптации, которые необходимо выработать), неизбежно оказываются сходными, это:

способность к отлету, предваряющему биологически важное изменение внешних условий;

способность к длительному безостановочному полету над экологическими барьерами;

способность к определению и сохранению курса полета и прекращению его, когда цепь достигнута.



Происхождение миграций

Перелетные популяции формируются, как правило, в результате расширения ареала вида на территории с неудовлетворительным для жизни в один из сезонов года климатом;

возникновение миграций под влиянием изменения условий в центральной части ареала - более редкий случай.

Места зимовок, трассы и сроки пролета адаптивны к современным условиям, и за редкими, не проверенными исключениями не носят такой печати историзма, какая характерна, например, для, миграций рыб.

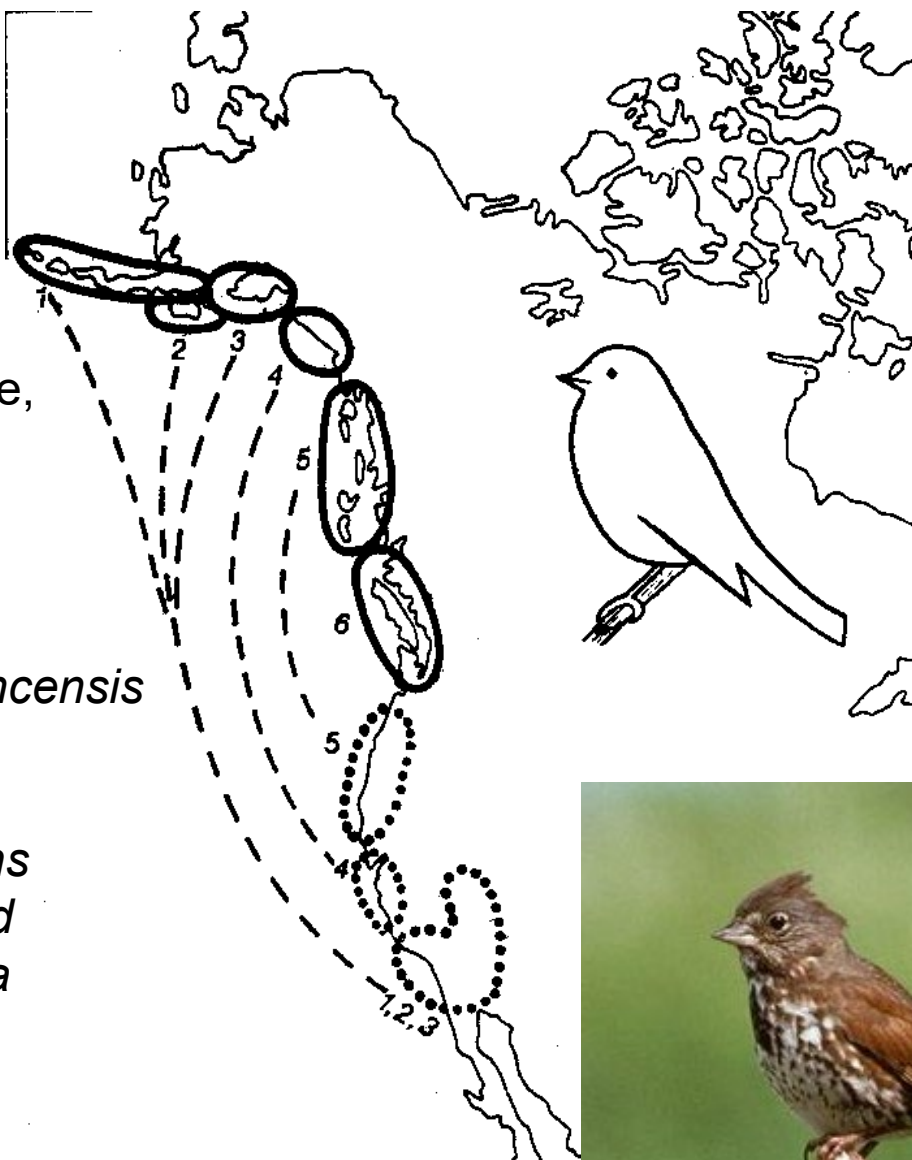
Миграции птиц - один из способов адаптивной радиации, особенно распространенный в этом классе животных благодаря их преадаптированности к выработке именно такой формы реакции на сезонные колебания условий среды.

Области гнездования и
зимовки географических рас
Пестрогрудой овсянки
Passerella iliaca (Schütz, 1952)

1-5 – зимуют настолько южнее,
насколько севернее они
гнездятся

1. *P. i. Unalaschcensis*
2. *P. i. insularis*
3. *P. i. sinusosa*
4. *P. i. annectens*
5. *P. i. townsend*
6. *P. i. fuliginosa*

оседлая →



Положение зимнего ареала по отношению к гнездовому имеет несколько вариантов. В большинстве случаев, по-видимому, образование перелетной популяции - результат расселения оседлых птиц на территории, непригодные для круглогодичного пребывания.

Если исходная популяция оседлая, то места зимовок для образовавшейся перелетной популяции могут иметь несколько вариантов.

Популяция, которая стала перелетной, может зимовать на территории оседлой популяции или вне ее (южнее, восточнее или западнее).



Зимовочные ареалы

Зимовочные ареалы мигрирующих популяций, как правило, удалены от гнездовых ареалов настолько, насколько удалены зимой территории, представляющие возможность виду использовать свою экологическую нишу. Так, питающиеся активными насекомыми птицы зимуют в тропическом и субтропическом поясах. Виды, способные находить зимующих насекомых в высоких широтах - например, синицы, корольки, пищухи - могут зимовать в местах гнездования.

Зерноядные птицы, собирающие семена на земле зимуют южнее границы сплошного снегового покрова, а собирающие не опавшие семена деревьев и сорняков (многие *Carduelinae*) могут зимовать и в зоне сплошного снегового покрова.



Распределение материков, островов, климата на Земле приводит иногда к неожиданному расположению зимовок. Например, популяция тонкоклювой кайры, гнездящиеся на Гельголанде и в Англии, мигрируют на зиму к берегам Норвегии, в зону Гольфстрима, т.е. в северном направлении. Для этой популяции пищевые условия зимой в потоке Гольфстрима благоприятнее, чем в более южных континентальных морях. Часто при расселении на север птицы заселяют острова с мягким климатом, зимние условия на которых допускают оседлый образ жизни. В результате образуется популяция оседлая, которая географически находится севернее исходной перелетной. Таковы популяции скворца и горного конька на Фарерских островах, певчего воробья на Алеутских островах, популяции травника и дрозда-белобровика в Исландии, большого баклана в Гренландии. и некоторые другие случаи.



Изучение миграции птиц

Визуальные методы



Начало изучения миграции птиц

Историю изучения перелетов птиц принято начинать с трудов Аристотеля: «История животных». Великий греческий естествоиспытатель и философ, заложивший в IV в. до н.э. начала многих наук, не обошел своим вниманием и миграции птиц

Аристотель объяснял перелеты птиц стремлением избежать холодных зим и считал, что существуют особые теплые местности, где птицы зимуют. Он знал о том, что разные виды летят (во всяком случае – появляются весной) в разное время, что осенью птицы более упитанны, чем весной, и многое другое.

Аристотель так много написал о перелетах, что его преемнику – римскому философу Плинию, жившему 400 лет спустя, ничего не оставалось, как повторить его сведения в своей «Истории природы», лишь немного дополнив их.



Аристотель наблюдал за ласточками настолько тщательно, насколько мог, а затем пытался вывести общие истины об этих птицах, основываясь на том, что он видел. Наблюдения привели его к необычному выводу. В своем труде *Historia animalium* он отметил, что некоторые ласточки были обнаружены «в полых местах и у них почти не было перьев». Исходя из этого, он рассуждал, что, хотя одни ласточки мигрируют, другие предпочитают зимовать в дуплах деревьев в зимние месяцы, впадая в спячку.

"ГЛАВА XVI

(107) Прячутся также многие птицы, и не все улетают в теплые края, как думают некоторые, но находящиеся постоянно вблизи от этих мест коршуны и ласточки улетают оттуда, а находящиеся подальше от этих мест не мигрируют, а скрываются. Видели многих ласточек, [скрывающихся] в углублениях и совершенно лишенных перьев, и коршунов, вылетающих из подобных мест, когда они появляются впервые.

(109) Из вяхирей некоторые прячутся, некоторые же не прячутся, а отлетают вместе с ласточками. Прячутся: дрозд, скворец, из птиц с кривыми когтями коршун, на немного дней и сова."

Гибернация ласточек получила широкое признание. В третьем томе своей «Жизни истории» (1551 г.) швейцарский натуралист Конрад Гесснер безоговорочно повторял взгляды Аристотеля. В календаре Шепардов (1579 г.), Эдмунд Спенсер заметил, что весна начинается, когда ласточка «выглядывает из своего гнезда».

В дальнейшем стали появляться еще более нелепые версии теории Аристотеля. Самый необычный вывод пришел от шведского архиепископа Олауса Магнуса. В *Historia de gentibus septentrionalibus* (1555 г.) Магнус заявил, что ласточек часто можно увидеть ныряющими в лужи, где они пили воду. Именно поэтому они зимуют не в дуплах или гнездах, а под водой. В конце осени, пояснил он, они собираются над озерами и реками, а затем погружаются в водоем и опускаются на дно. Там они остаются до наступления весны.

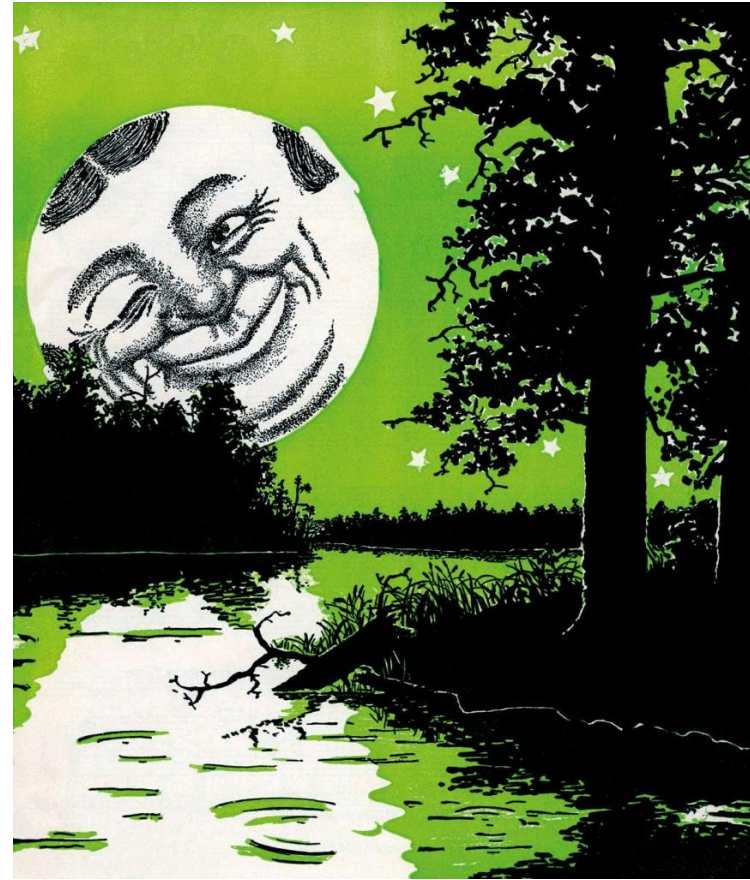


PixArt Sigma 900M

В какой-то момент до 1680 года английский педагог Чарльз Мортон сделал поразительное открытие. Он определил, что ласточки живут на Луне. Как он объяснил в своем «Физическом сборнике», это очевидно. Ведь все знают, что ласточки исчезают зимой, но никто не в курсе, куда они отправляются.

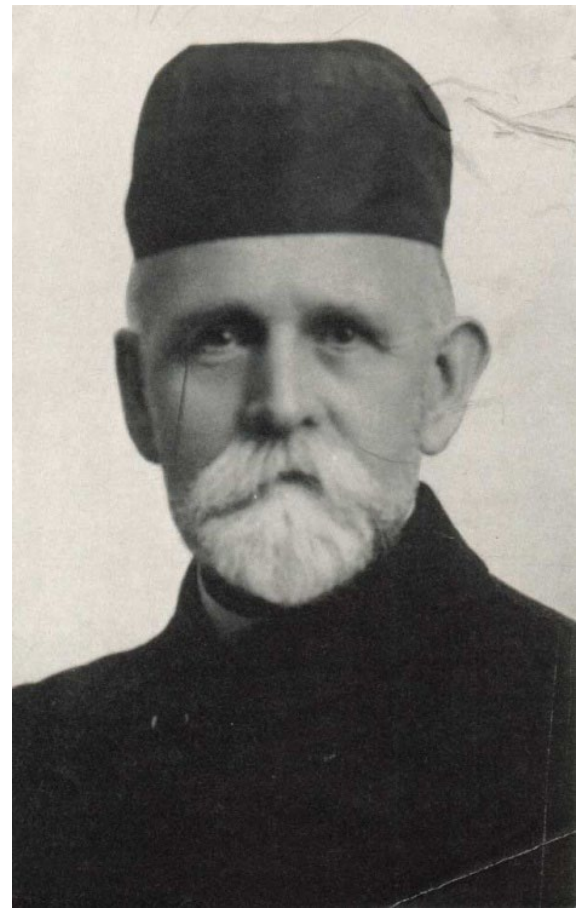
В 18-19 веках люди были уверены, что ласточки впадают в спячку, забираясь на дно водоемов, и зарываются там в ил. Ласточки перед отлетом на юг часто собираются в большие стаи у воды, на берегу водоемов, а потом «исчезали». Поэтому стали полагать, что птицы просто ныряют в воду до весны. Даже великий Карл Линей верил в это.

В 1740 году один немецкий ученый, Иоганн Фриш, предпринял попытку доказать, что ласточки вовсе не ныряют, а улетают. Он первый догадался привязать птицам на лапки красные шелковые ленточки. И даже после того как весной ему удалось поймать несколько помеченных им ласточек, (и, конечно, там на нитках ничего не было обнаружено) ему никто не поверил.



Начало кольцевания птиц

Ханс Кристиан Корнелиус Мортенсен, учитель из Виборга (Дания) был первым, кто начал систематически в научных целях кольцевать птиц. В 1899 г. он пометил алюминиевыми кольцами с оригинальными номерами и адресом 165 скворцов в надежде, что некоторые из птиц будут обнаружены и кольцо вернется с информацией о дате и месте находки. Эксперимент был успешным, и уже год спустя первые его результаты были опубликованы. Метод, предложенный Мортенсеном, привлёк внимание ученых, и во многих странах мира начали кольцевать птиц и организовывать центры кольцевания. С тех пор в мире окольцованы и помечены десятки миллионов разных птиц.



Орнитологическая станция Росситтен - Рыбачий



Иоганнес Тинеманн
(1863 – 1938)

1901



Лев Осипович
Белопо́льский
(1907—1990)

1956







Кольцевание птиц



Кольцевание птиц



Цветное меченье птиц



Геологгеры



Геологгеры это приборы, фиксирующие по длине светового дня местоположение и перемещение птицы

**Проблемы:
Птицу надо два раза поймать: до и после миграции**

Спутниковые передатчики для птиц



Передатчик РТТ-100s (Microwave Telemetry Inc.) массой **5 грамм** с
солнечными батареями спутниковой системы Аргос.

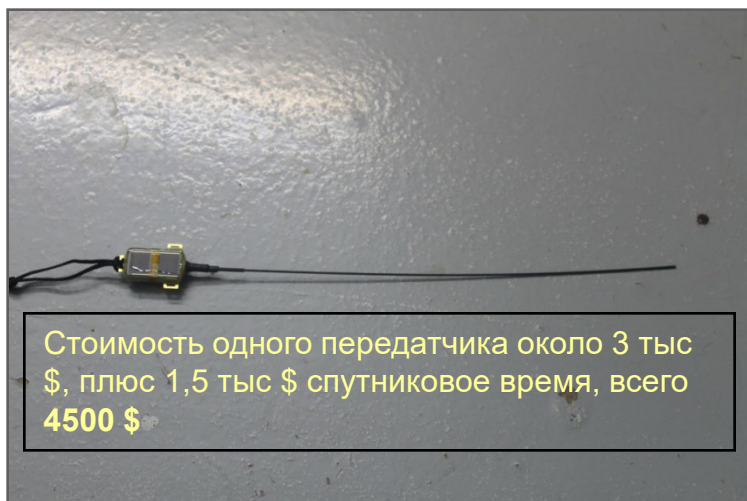


Фото:
В.Н.Буллюк

Миграционное состояние

Для успешного осуществления миграции должны быть собраны воедино, усилены и координированы многие адаптации, частично и разновремененно проявляющиеся и у оседлых птиц.

Этот период должен быть освобожден от других, не имеющих отношения к миграции и мешающих ей процессов. Иными словами, должно быть сформировано особое сезонное состояние - миграционное.

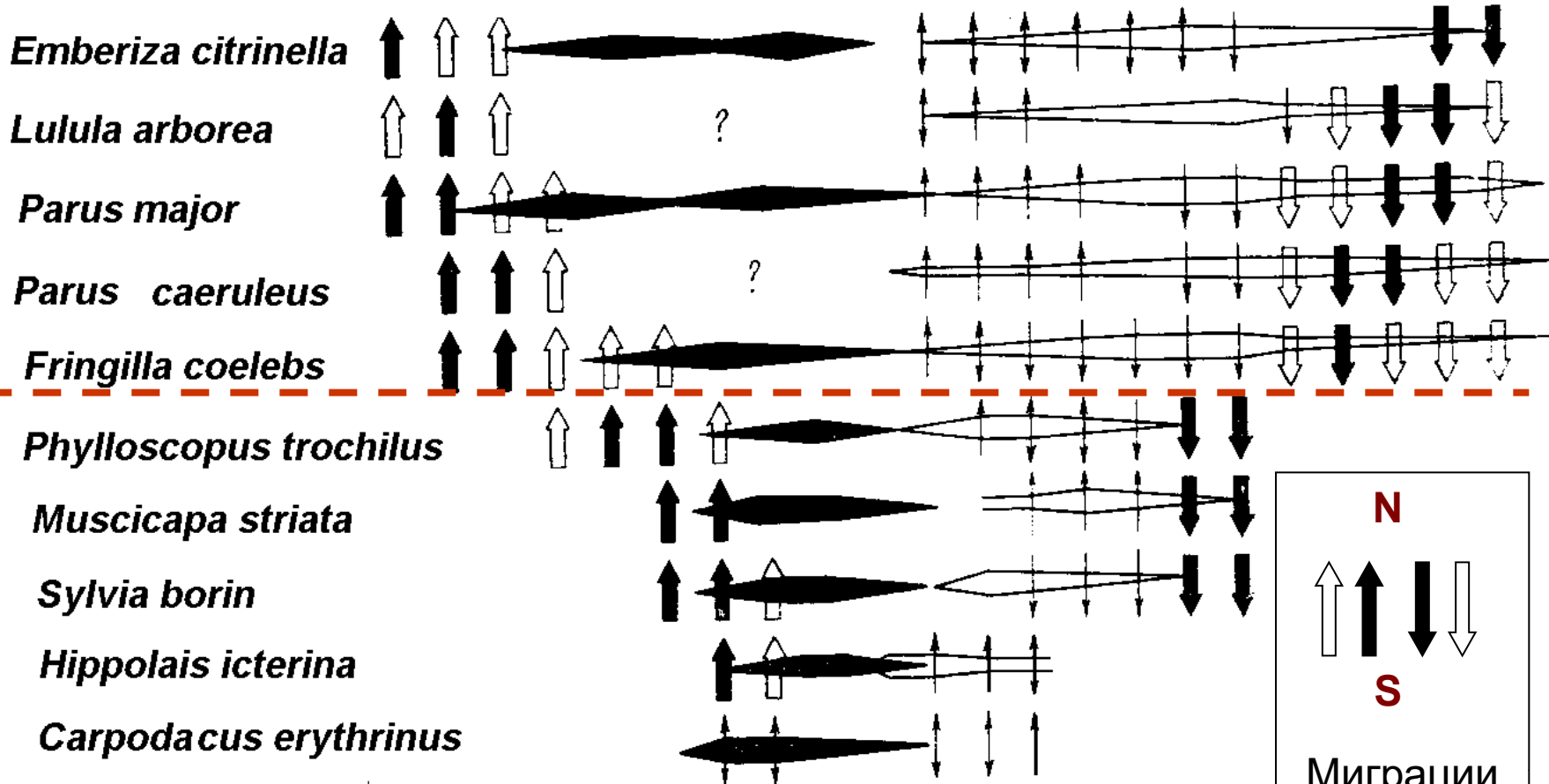
В.Р. Дольник. Миграционное состояние птиц. 1975.



Ближние мигранты

Дальние мигранты

Месяцы IV V VI VII VIII IX X XI



Летние перемещения

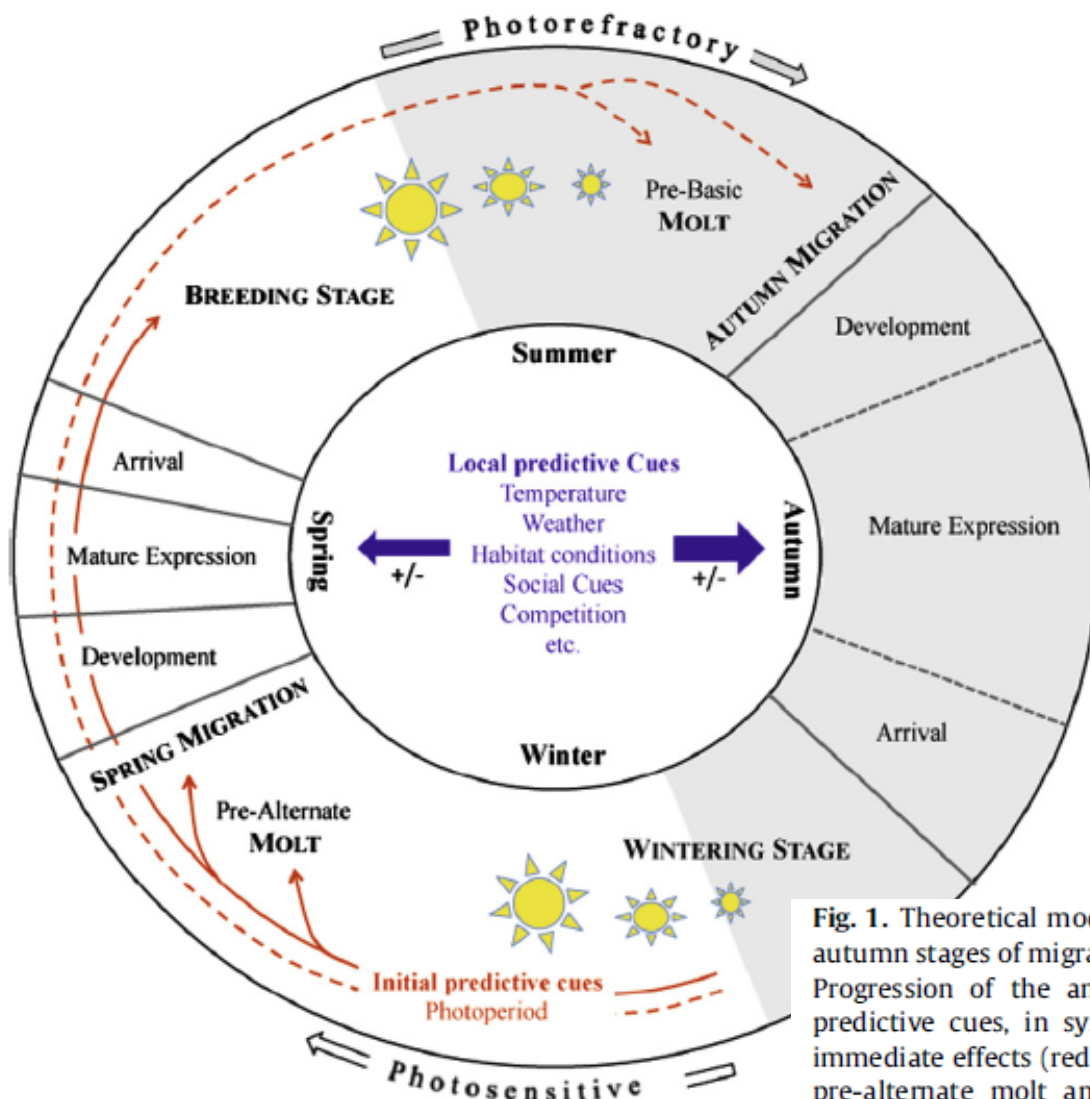
Период откладки яиц

Линька

Миграции могут осуществляться и при отсутствии отдельных элементов миграционного состояния. В этом случае недостающий элемент может быть замещен другим. Некоторые мигрирующие в свойственных им биотопах популяции или особи могут на части трассы или на всей трассе не иметь повышенного уровня жировых резервов. Кормежка осуществляется ежедневно, и полученная в результате гиперфагии избыточная энергия немедленно используется для ежедневного кратковременного полета.



Фотопериод – синхронизатор годовых циклов отдельных особей



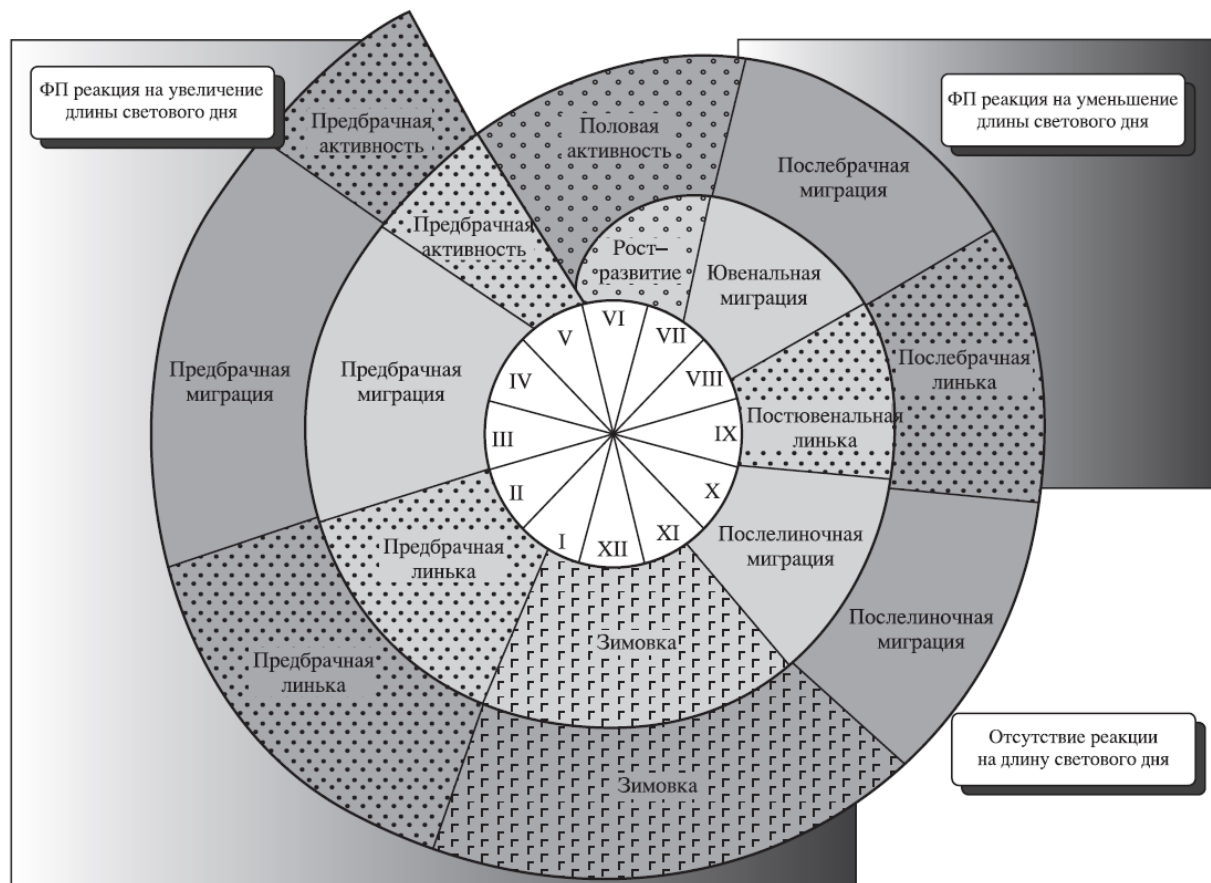
Cornelius et al., 2013

Модель влияния внешних факторов весной и осенью на стадии миграции у мигрирующих птиц умеренных широт

Fig. 1. Theoretical model of the effects of environmental conditions on spring and autumn stages of migration based on studies of north temperate overland migrants. Progression of the annual schedule is read in the clockwise direction. Initial predictive cues, in synergy with underlying endogenous rhythms, have direct/immediate effects (red solid lines) on photosensitive birds by inducing the onset of pre-alternate molt and progression of the spring migratory and reproductive functions. Exposure to increasing photoperiods in spring also has remote or delayed effects (red dashed lines) with the onset of photorefractoriness (shaded gray) that terminates breeding and induces onset of the postnuptial molt and progression of the autumn migratory functions. Local predictive cues (blue) provide more fine tuned information and affect the speed by which organisms move through the migratory stages. Sun icons of decreasing size (summer) and increasing size (winter) represent changes in the photoperiod after the respective solstices.

Фотопериод – синхронизатор годовых циклов отдельных особей

Осенний комплекс явлений годового цикла стимулируется короткими фотопериодами, весенний – длинными



Носков, Рымкевич
(2008): Зоол.ж., том
87

Принципиальная схема сезонных явлений годового цикла молодой (светлый фон) и взрослой (темный фон) птицы

Для большинства дальних мигрантов

Фотопериод – синхронизатор годовых циклов отдельных особей

Gwinner (1996). JEB, 199: 39-48

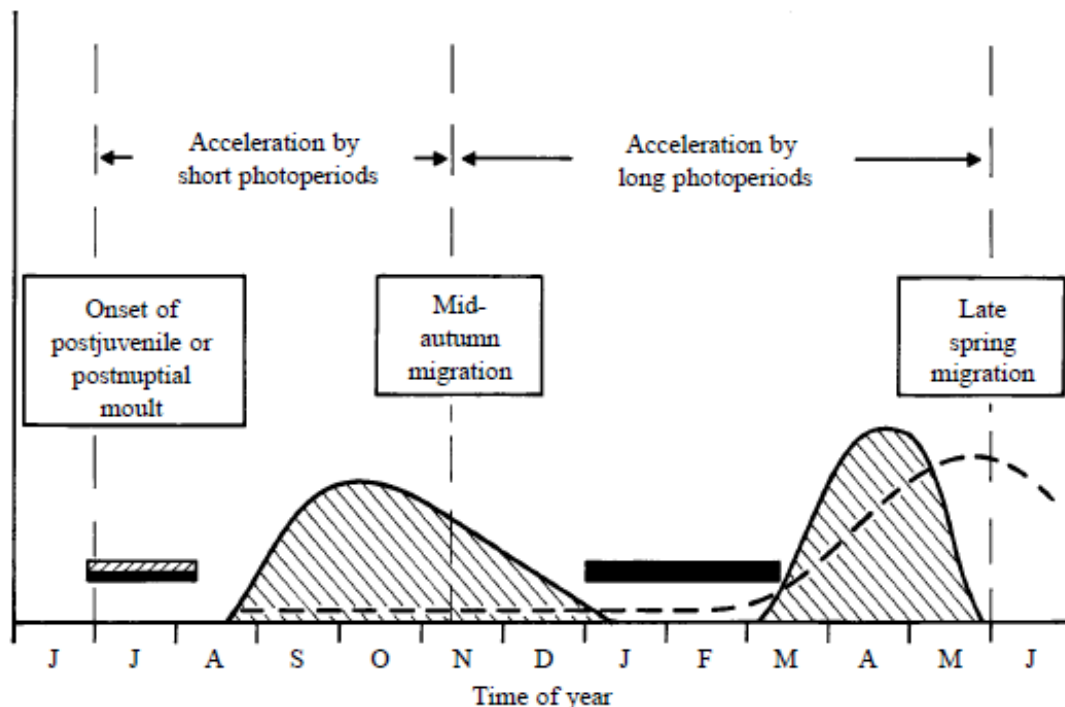
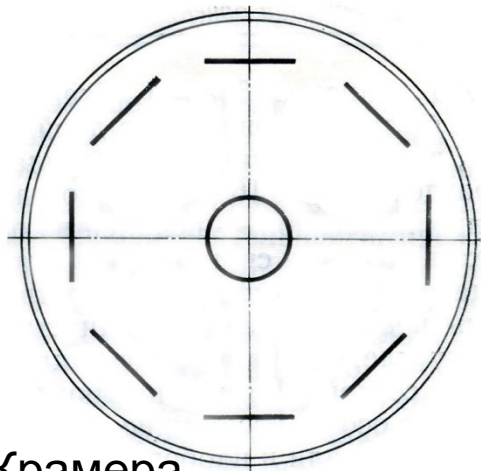


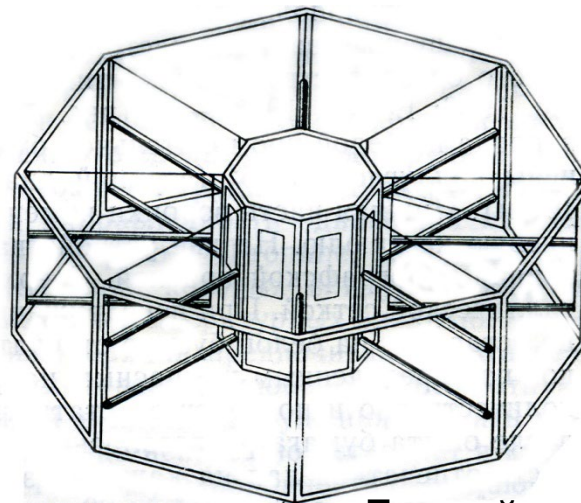
Fig. 5. Diagram showing some of the seasonal activities in long-distance migrating garden warblers and two principle effects of photoperiod on them. Hatched areas, migration; bars, moult; dashed curve, changes in gonadal size.

Заштрихованные области – миграция; пунктирная линия – изменение размера гонад, черные и заштрихованные полосы – линька

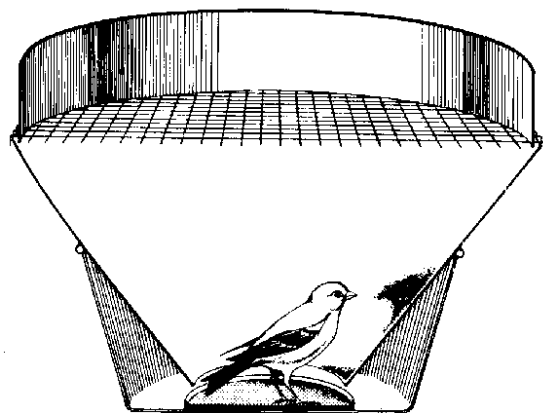
Типы клеток для изучения ориентации во время миграций



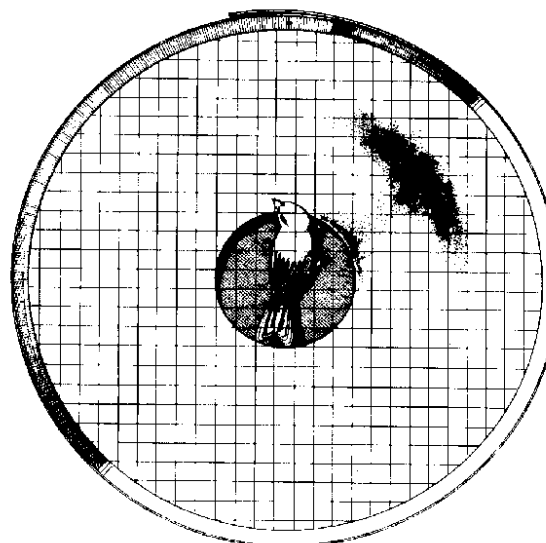
Крамера



Латвийская



Эмлина



Клетка Буссе

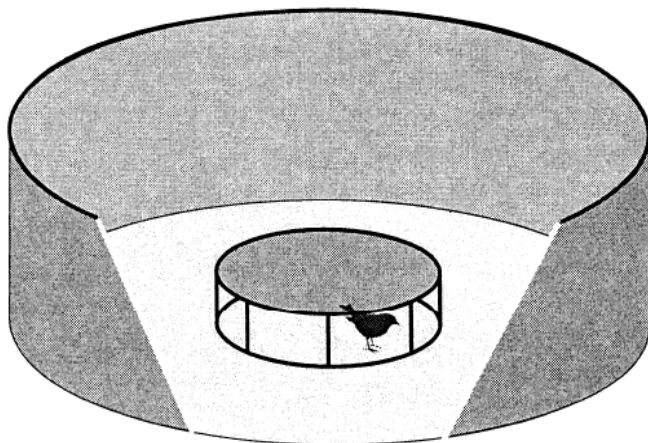


Fig. I-15. Orientation experiment set: protecting wall around and experiment cage inside.

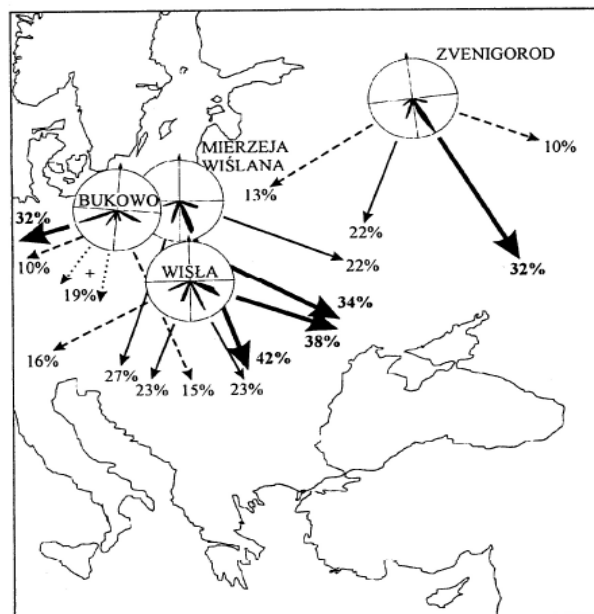
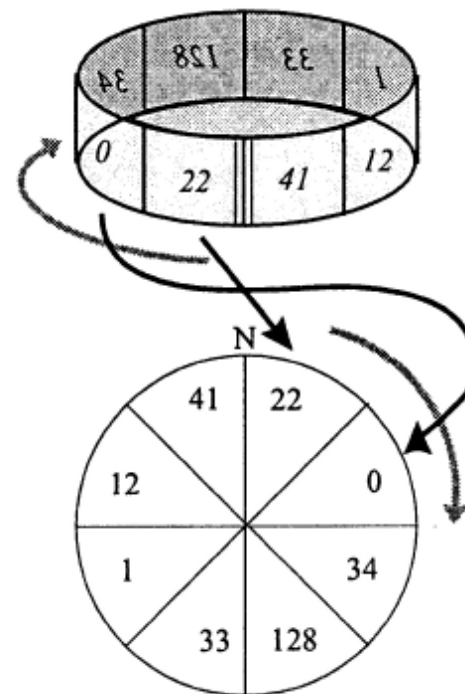


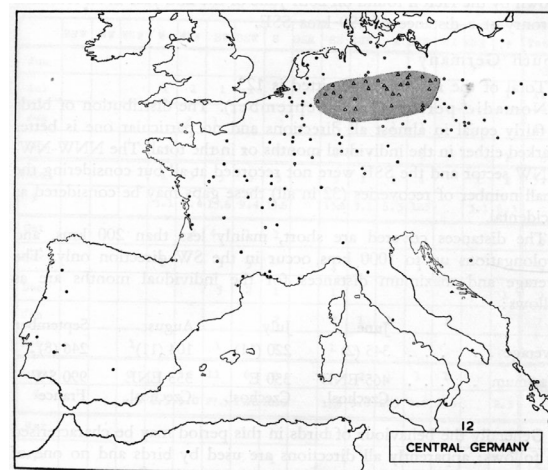
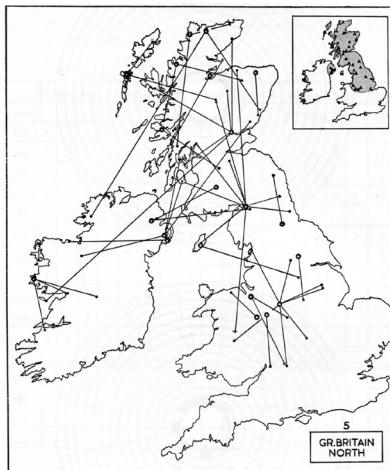
Fig. II-50. Patterns of standardised headings of Robins tested in different bird stations in September 1998.

Типы сезонных миграций

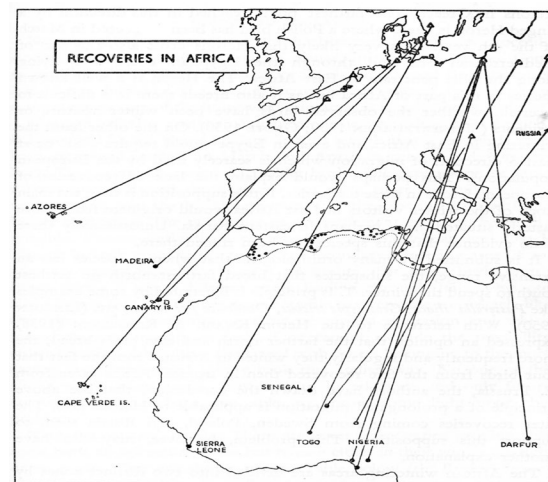
- Деление всех птиц по характеру пребывания в гнездовой области на оседлых, кочующих и перелетных, известное в биологии с 18 века, в настоящее время признается весьма относительным. В зависимости от географического положения гнездового ареала популяций птицы могут проявлять все известные типы сезонных передвижений. Межпопуляционная и внутрипопуляционная вариабельность в степени осуществления миграции может быть чрезвычайно большой.
- «...участие или неучастие в миграции может быть индивидуальной особенностью птицы. Каждая популяция испытывает давление отбора в двух направлениях – оседлости и перелетности. Относительно редко одно из них так мало, что весь вид либо оседлый, либо перелетный»
В.Р. Дольник. Миграционное состояние птиц. 1975.



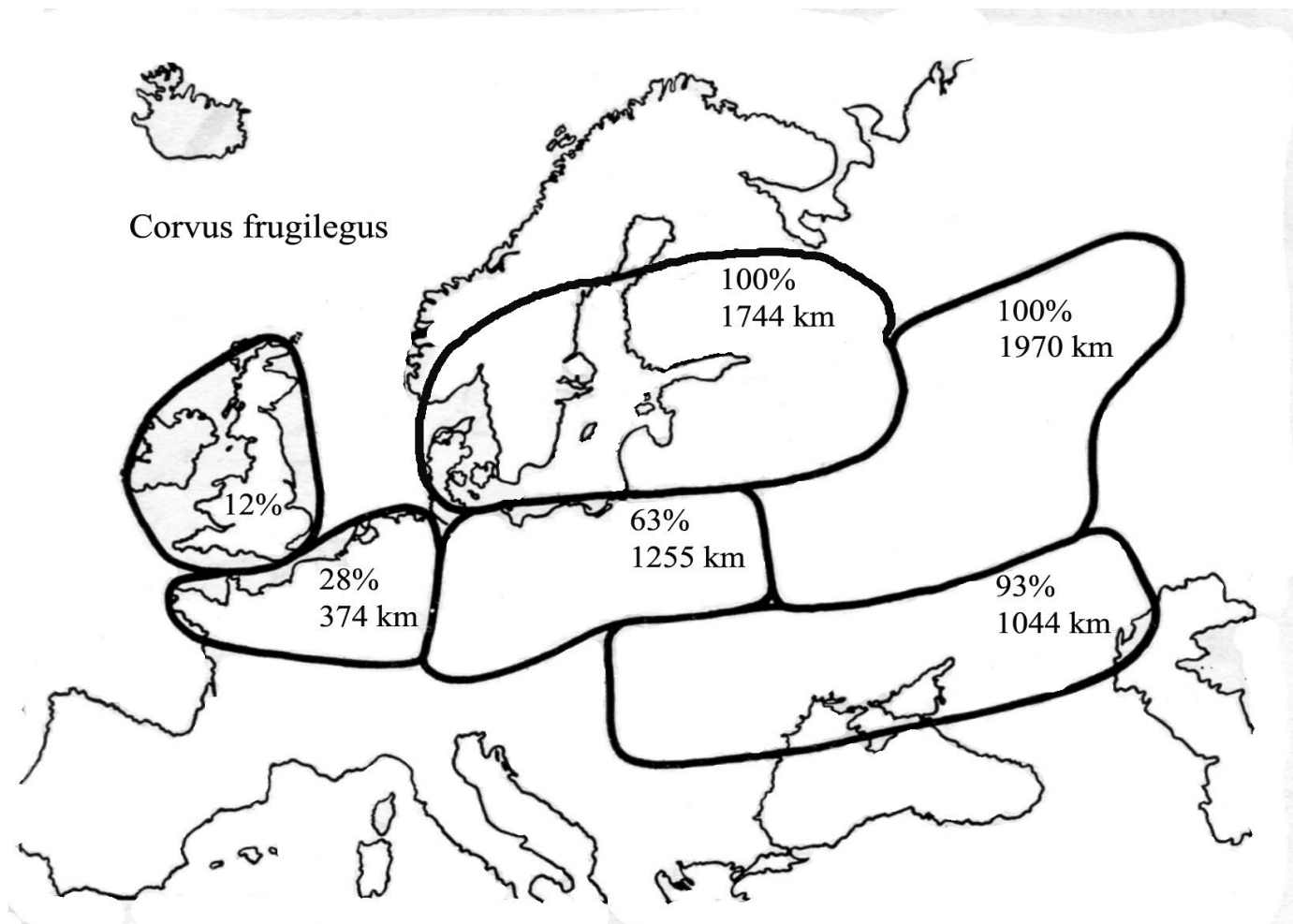
В пределах Голарктики северные популяции птиц почти полностью перелетные, а популяции из более южных областей ведут либо кочующий, либо оседлый образ жизни. Это свойственно птицам из многих отрядов.



У серой цапли (*Ardea cinerea*) британские птицы почти целиком оседлы, ряд популяций из Голландии, северной Франции и Германии мигрируют на небольшие расстояния и лишь популяции из северо-восточной Европы летят до Средиземноморья и центральной Африки



По данным кольцевания грача (*Corvus frugilegus*), птицы из популяций севера Восточно-Европейской равнины мигрируют все, из центральной Европы - 63% особей популяций, из Западной Европы – 28%, а из Британии - 12%



Направление и длительность миграции регулируется эндогенными программами, что доказывается самостоятельными передвижениями молодых птиц по стабильным видовым маршрутам. Несмотря на это, феномен частичной миграции в значительной степени лабилен. Переход от оседлости к перелетности может происходить за короткое историческое время.

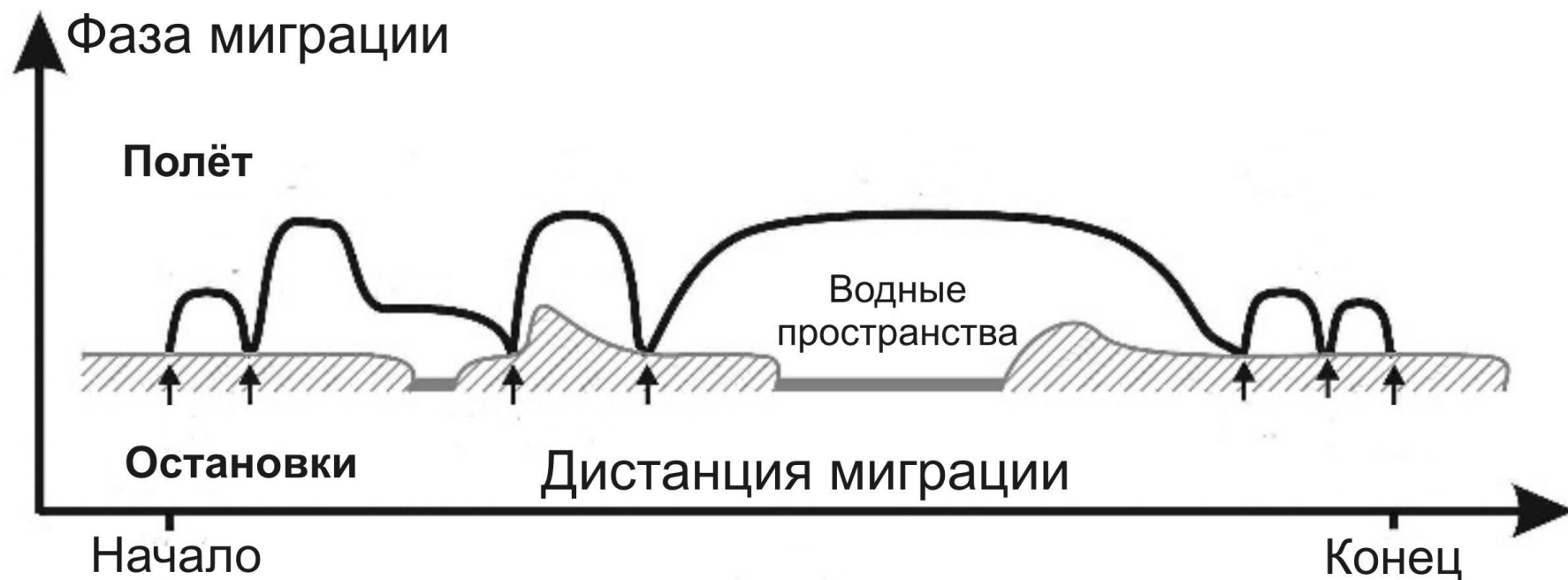
- **Наиболее яркий пример этого – черный дрозд, у которого за последние 40 лет в Европе произошло обособление городских оседлых и лесных перелетных популяций.**



Однако все популяции насекомоядных видов (особенно ласточки, мухоловки, славковые, сорокопуты) полностью перелетные. У них различия между популяциями - только в направлениях и протяженности путей. Это настоящие перелетные птицы, т.к. область их зимовок разобщена с гнездовым ареалом.

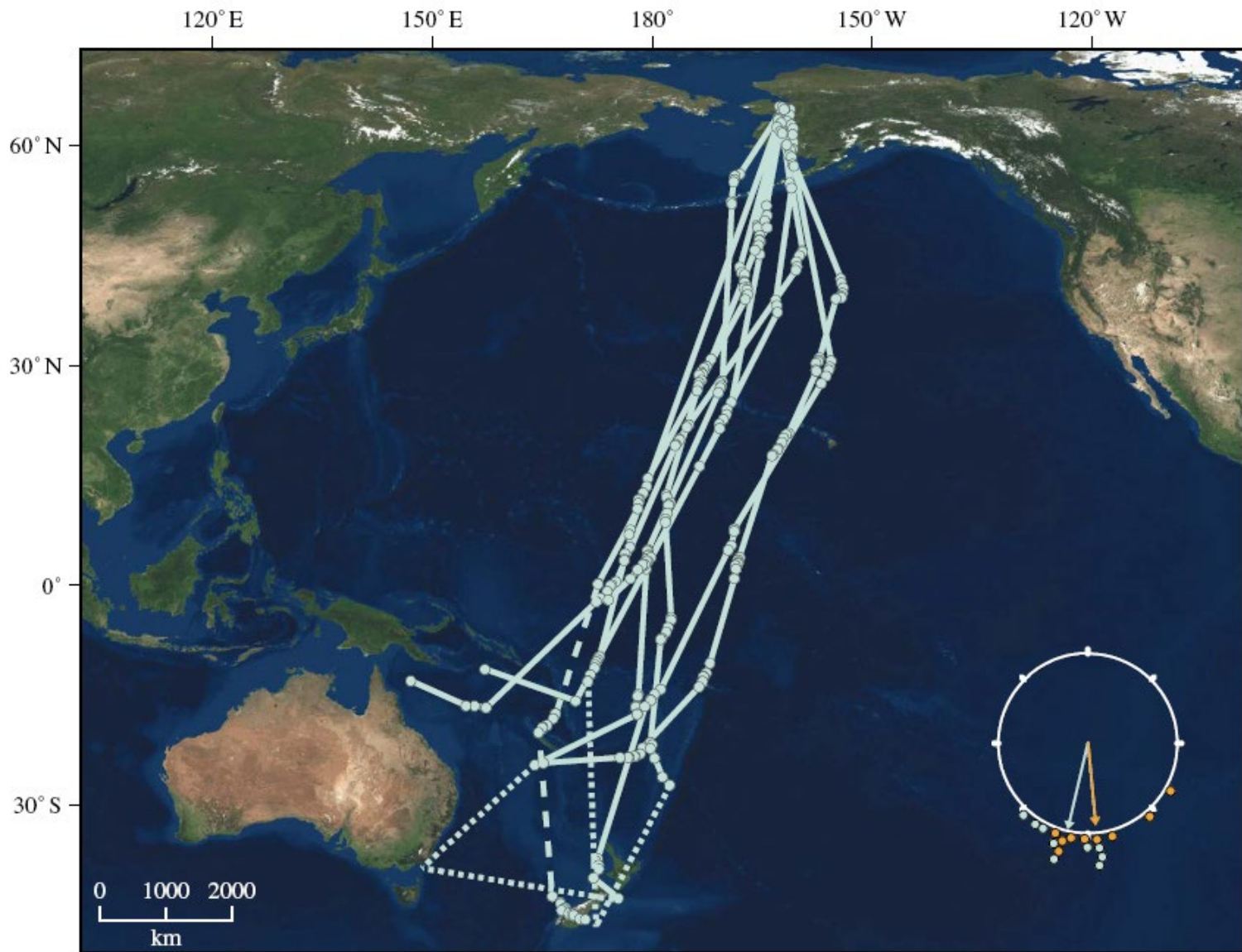
Схематичное изображение миграции

Рис. по: Åkesson & Hedenström 2007





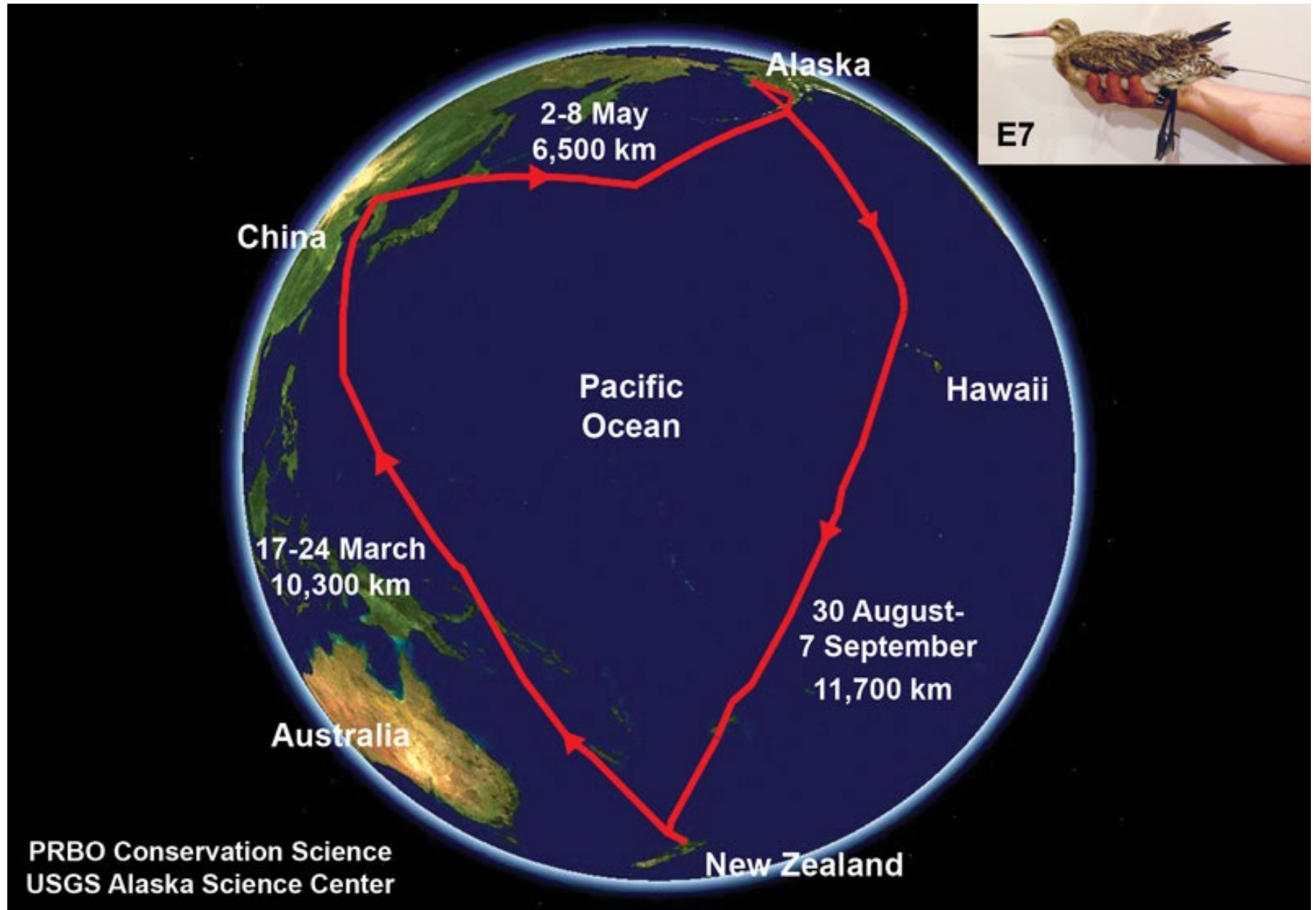
Основные миграционные системы (по BirdLife Flyways Programme, www.birdlife.org, с изменениями) и примеры видов, миграция которых была прослежена с помощью геолокаторов.

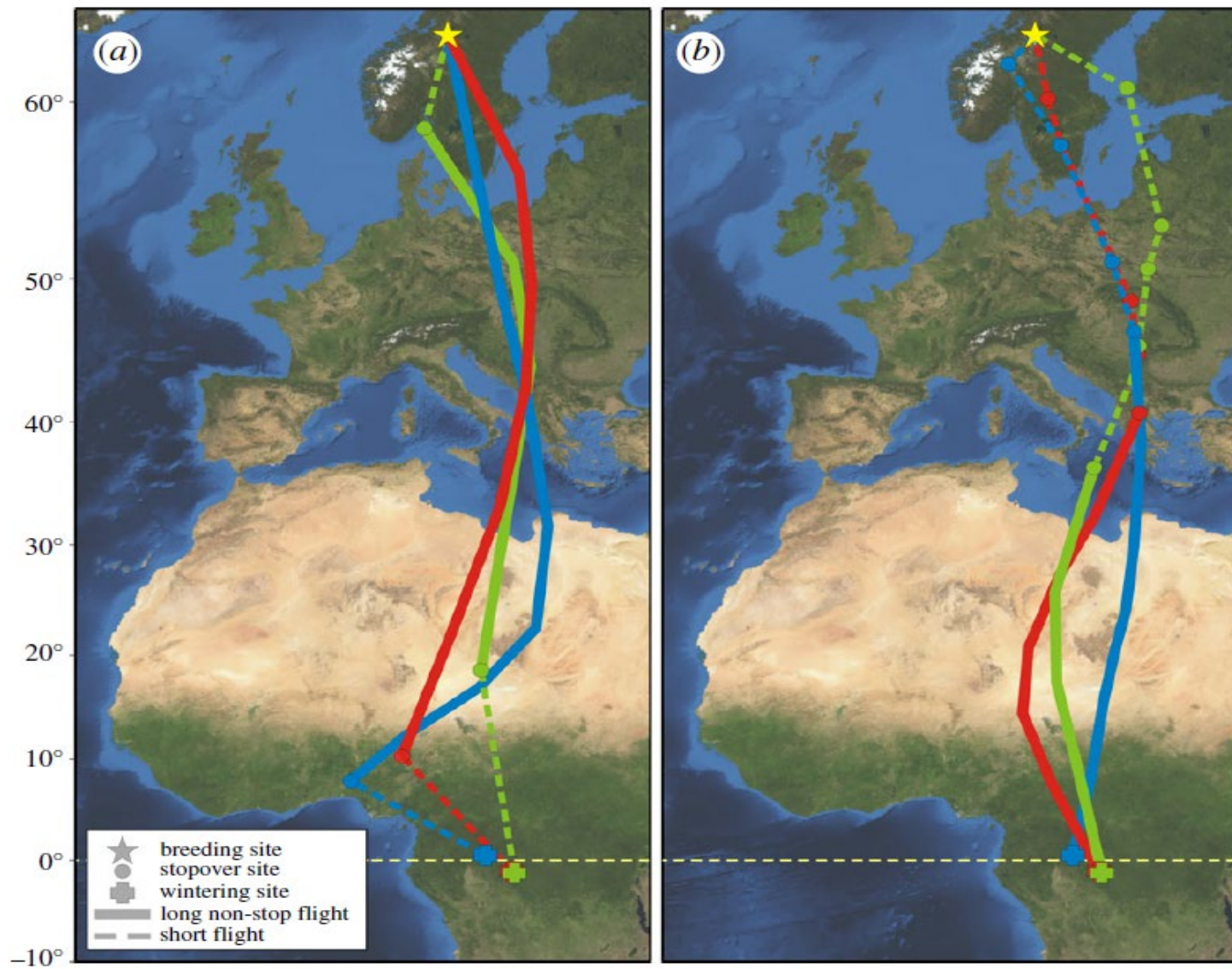


Спутниковые треки малых веретенников, мигрирующих без посадки с Аляски в Новую Зеландию.

Gill et al. (2009): Proc. R. Soc. B 276: 447-457.

Петлеобразная миграция малого веретенника





Беспосадочная миграция дупелей из Скандинавии в тропическую Африку.

Klaassen et al. (2011): Biol. Lett. 7: 833-835.

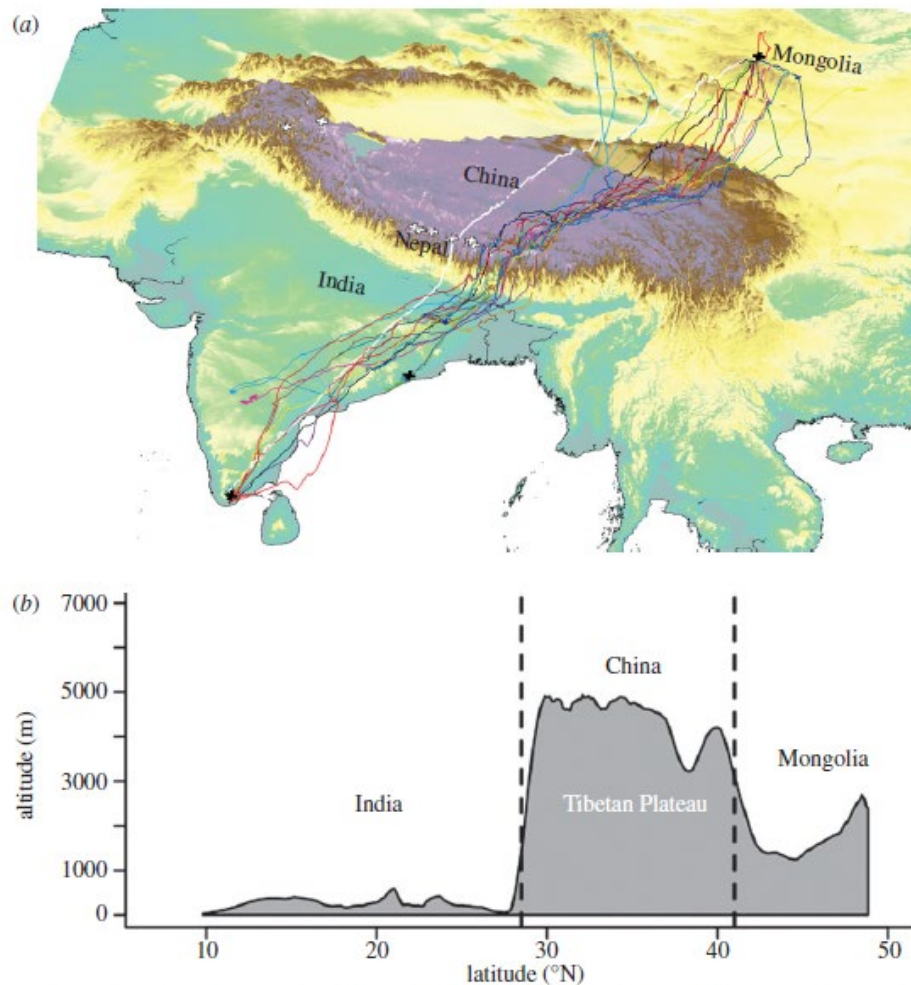
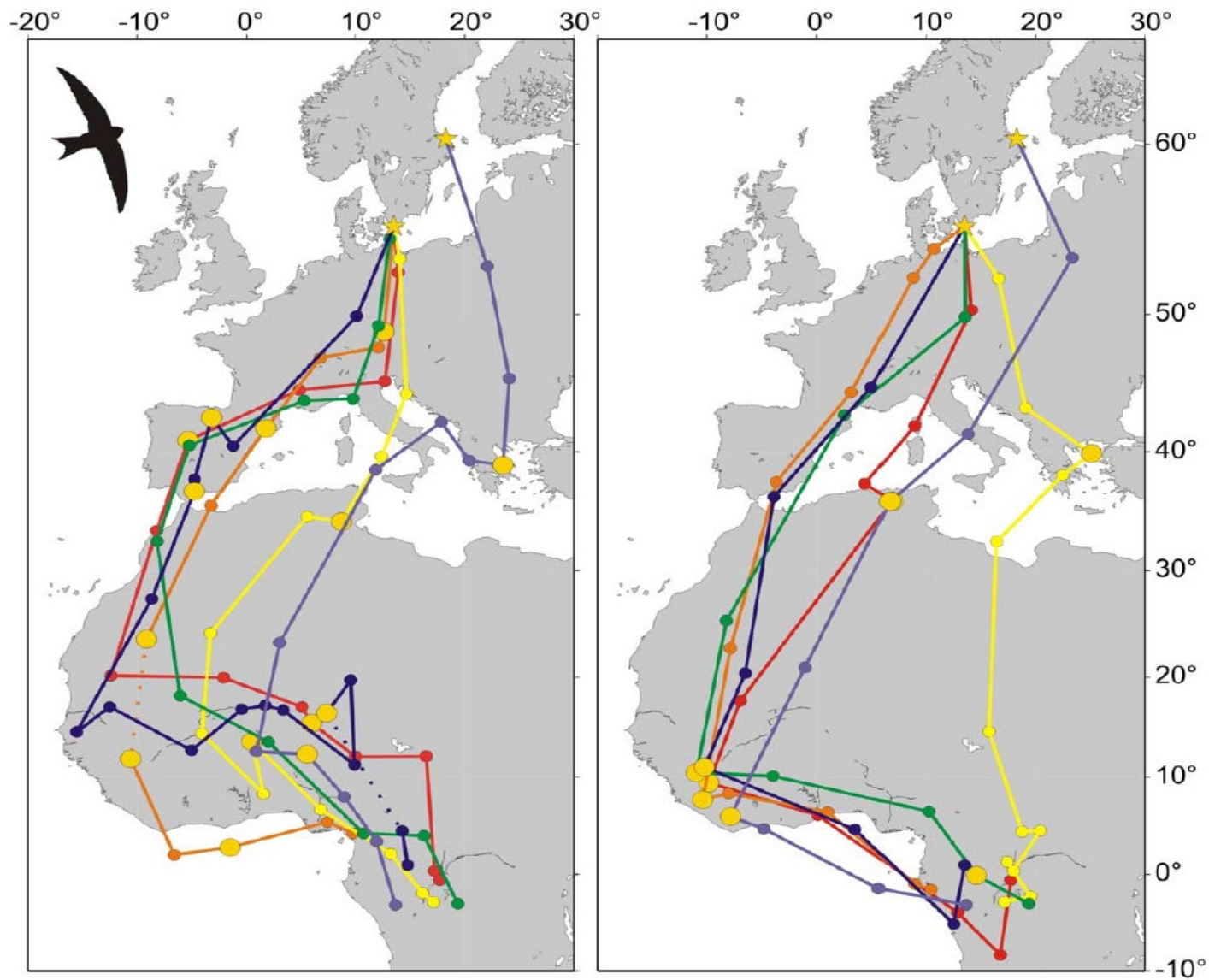


Figure 1. Satellite tracks of migrating bar-headed geese: (a) three-dimensional map showing release locations (black crosses) of bar-headed geese in India ($n = 2$ sites) and Mongolia ($n = 1$ site). Coloured lines represent 16 individual geese, and coloured background shading indicates elevation. Solid thick white line shows the great circle route. White crosses show locations of the 14 'eight-thousanders' (the world's highest mountains, each over 8000 m in elevation). Five peaks are largely obscured owing to their proximity to other peaks. (b) Cross-section of land elevation under the arithmetic mean bar-headed goose northwards migration from Indian wintering (left side of plot) to Chinese and Mongolian breeding grounds (right side of plot).

Миграция горных гусей через Тибет и Гималаи

Hawkes et al. (2013): Proc. R. Soc. B 280: 20122114.



Миграция чёрных стрижей, прослеженная геолокаторами.

Åkesson *al.* (2012): *PLoS ONE* 7(7): e41195.

Пути осенней миграции обыкновенных и глухих кукушек из разных популяций (данные Икарус, 2021 год).



Обыкновенные кукушки – Нидерланды, Франция, Томск, Байкал, Монголия северная, Амур. **Глухие кукушки** – Томск, Енисей, Байкал, Сахалин.

№162805

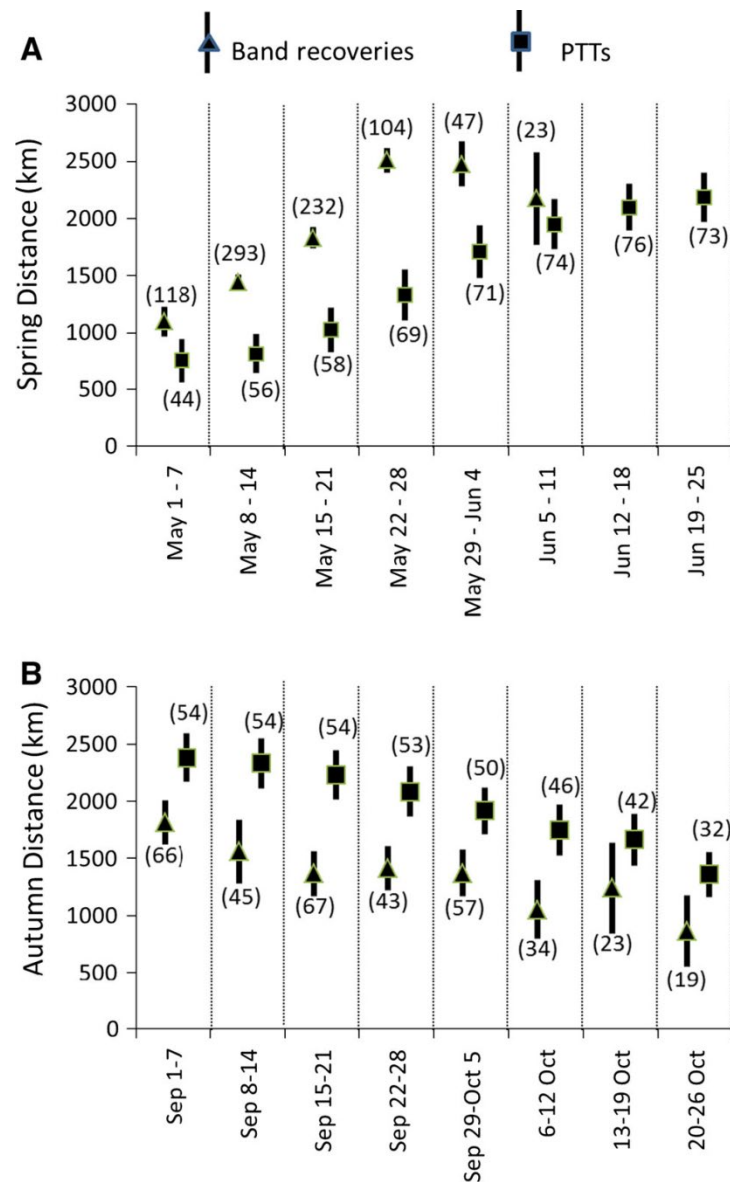


Миграции и зимовки популяций обыкновенных кукушек от Британских островов до Камчатки — результаты спутникового прослеживания.
Соколов и др. 2024: Зоол. журн. 103 (2): 74-84

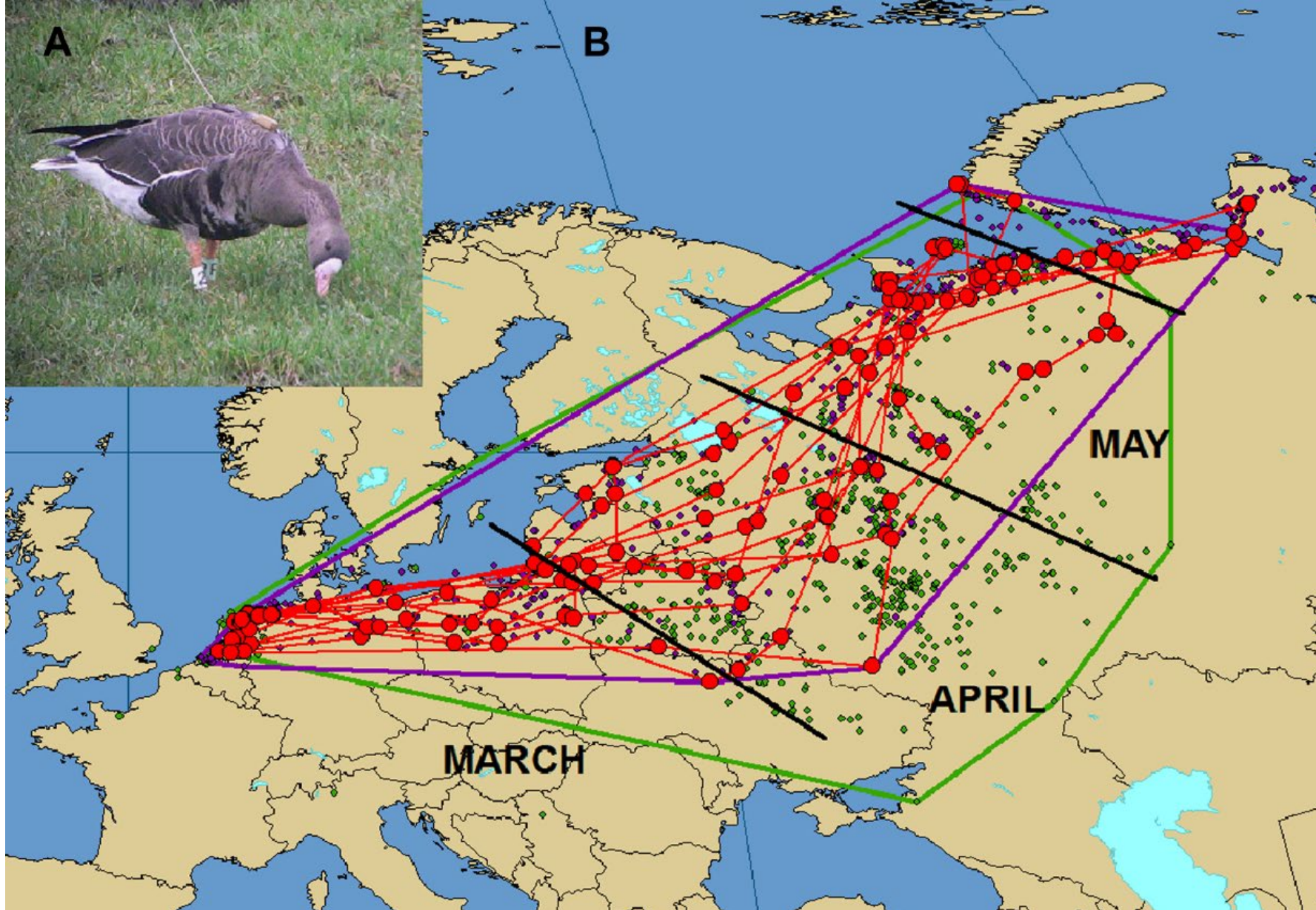
Проблемы:

Птицы со СП летят не по всем миграционным путям, которые выявляются методом простого кольцевания. Области, охваченные полетами птиц со СП, меньше (иногда весьма значительно) областей, охваченных окольцованными или помеченными ошейниками птицами. Это хорошо прослежено при сравнении результатов кольцевания шилохвостей, окольцованных в Японии в разные годы (Остапенко и др., 1997), данных от 198 шилохвостей помеченных СП в Японии в 2007–2009 гг. (Hupp et al., 2011) и на основе мечения белолобых гусей в Германии и Нидерландах (Wijk et al., 2012). Птицы со СП чаще выбирают более прямой путь миграции, и могут лететь не так далеко по сравнению с особями, помеченными кольцами или ошейниками. Второе – птицы со СП летят заметно медленнее, чем птицы только с кольцами, причем задержка по ходу миграции только нарастает, и у шилохвостей, помеченных СП, на финальных этапах миграции может превышать 2 недели (Hupp et al., 2012).

Цит по Hupp et al., 2015



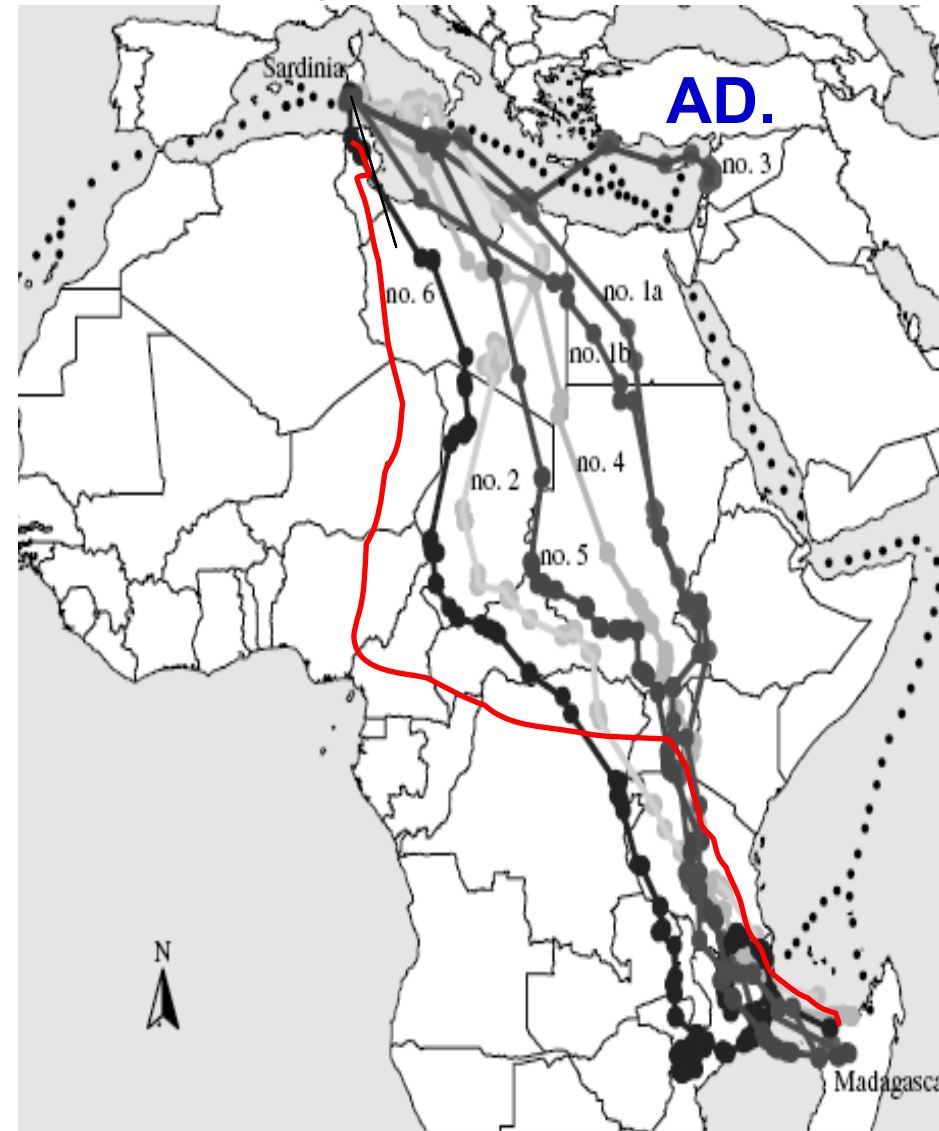
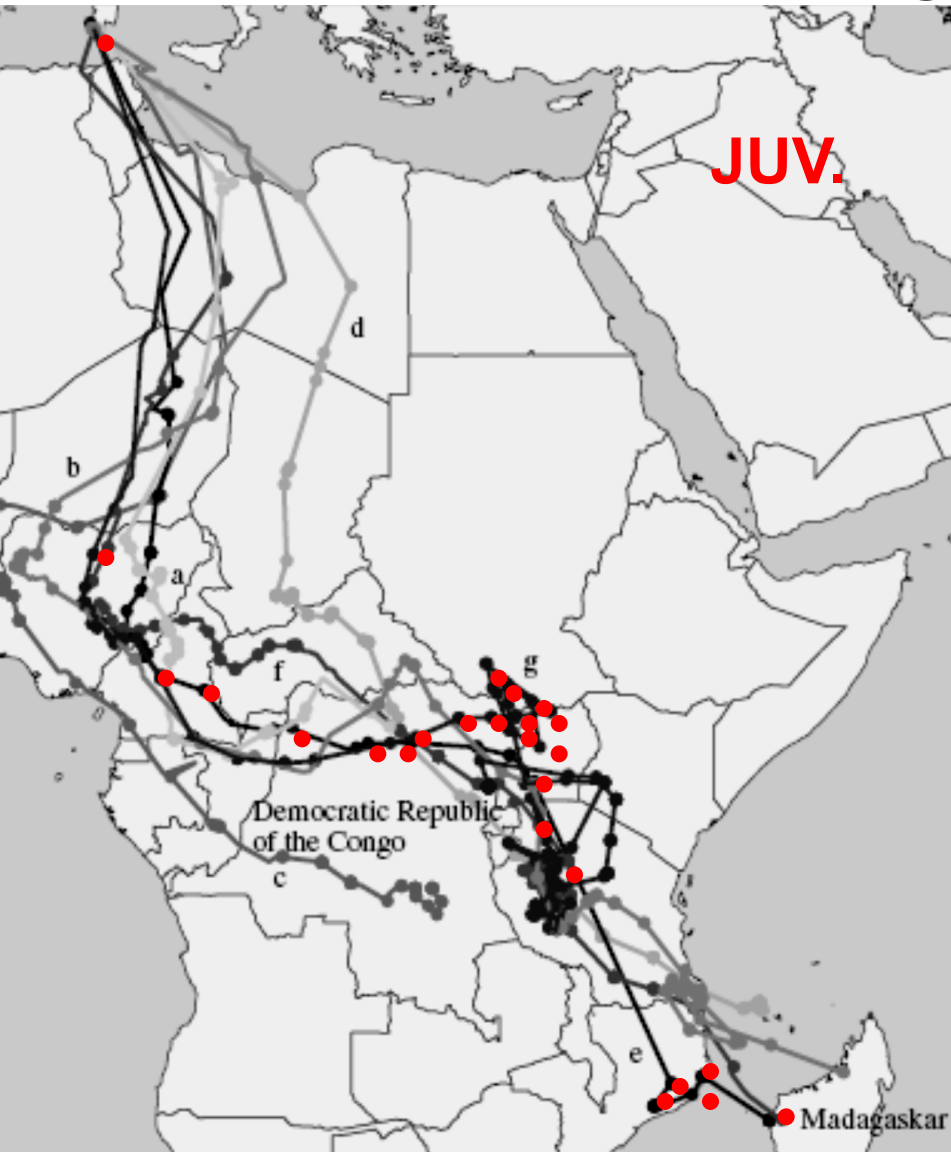
Разница в дальности миграции шилохвостей: окольцованные и со спутниковыми передатчиками по Hupp et al., 2015



Спутниковые локации и находки колец белолобых гусей, помеченных на зимовках в Нидерландах.

Van Wijk et al. (2011): Oikos 121: 655-664.

Осенняя миграция **МОЛОДЫХ** и **ВЗРОСЛЫХ** соколов Элеонора по данным спутниковой телеметрии (Gschweng et al. 2008)



Дифференциальная миграция: различия в миграции 1) взрослых и молодых птиц; 2) самцов и самок.

- В настоящее время различия довольно широко распространены среди птиц – у воробьиных, ржанкообразных, утиных, хищных, цапель и других, всего у приблизительно 150 видов птиц. У ряда видов эти различия весьма значительны, у других же проявляются только в средних значениях, с большим перекрытием значений каждой возрастно-половой группы.
- (Tordoff, Mengel, 1956; Паевский, 1976; 1990; Gauthreaux, 1982; Ketterson, Nolan, 1983; 1985; Cristol et al., 1999; Newton, 2008; Coppack, Pulido, 2009).



В большинстве публикаций приводятся фактические данные возрастно-половых различий протекания миграции у разных видов, и обсуждаются их возможные причины и следствия. В основном эти различия определяются несколькими аспектами биологии птиц:

(1) социальным доминированием, различающимся среди особей разных возрастно-половых групп



(2) разной ролью самцов и самок в размножении



(3) сроками и полнотой линьки, различными у взрослых и молодых



Для объяснения внутрипопуляционных вариаций в сроках миграций и в распределении на путях пролета и зимовках были предложены три основных гипотезы (Myers, 1981; Gauthreaux, 1982; Ketterson, Nolan, 1983)

- **Гипотеза времени прибытия, arrival-time hypothesis:** Поскольку самцы большинства видов птиц конкурируют весной за территорию размножения, то отбор должен благоприятствовать зимовке их ближе к этой территории, что дает возможность прилетать раньше.
- **Гипотеза социального доминирования, dominance hypothesis:** конкуренция за пищу на местах остановок (stopover-sites) приводит к тому, что самцы как более крупные и доминатные, быстрее накапливают резервы тела для более раннего прилета в гнездовую область
- **Гипотеза размера тела, body-size hypothesis (или winter cold hypothesis):** у большинства птиц самцы могут зимовать в более холодных районах, т.е. в более северных областях, ближе к гнездовым районам, поскольку они крупнее и сильнее самок. Затраты времени и энергии на кормежку зависят от массы птиц — у мелких птиц затраты больше.

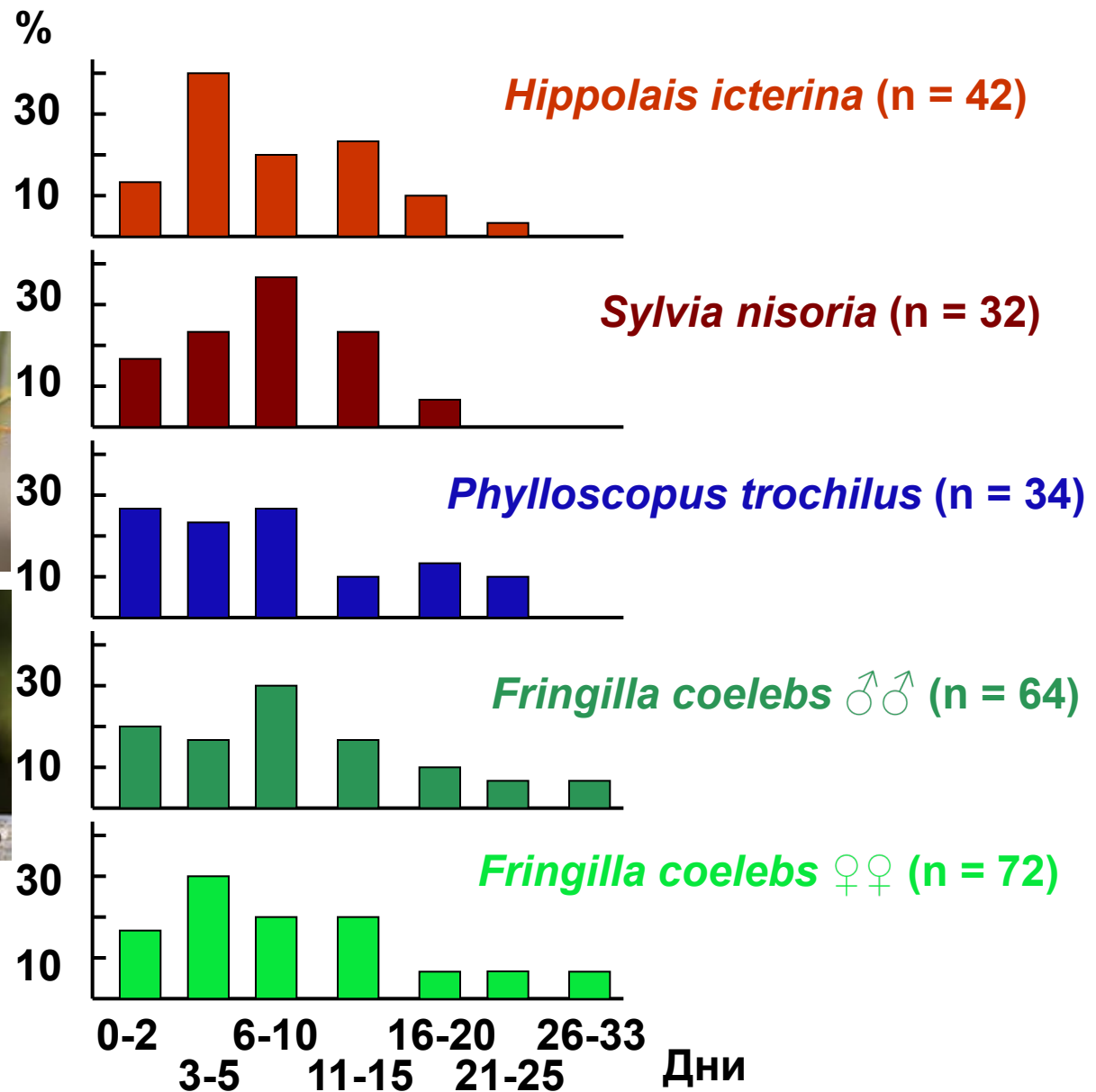


Постоянство сроков сезонных перемещений птиц

Процентное распределение повторных поимок птиц, окольцованных в одном и том же месте, спустя целое число лет ± 16 дней



На оси абсцисс – отклонение от календарной даты поимки в предыдущие годы



Паевский, 1972

Реакция мигрирующих птиц на климатические изменения

- Климатические условия и обилие ресурсов определяют долговременные тренды в общих сроках миграций и размножения (Coppack and Both 2002; Lehikoinen et al., 2004; Gordo 2007).
- Глобальные климатические изменения в сильной степени воздействуют на вариации сроков и протяженности миграций птиц (Lehikoinen et al., 2004; Jonzen et al., 2006; Rubolini et al., 2007; Møller et al., 2008).

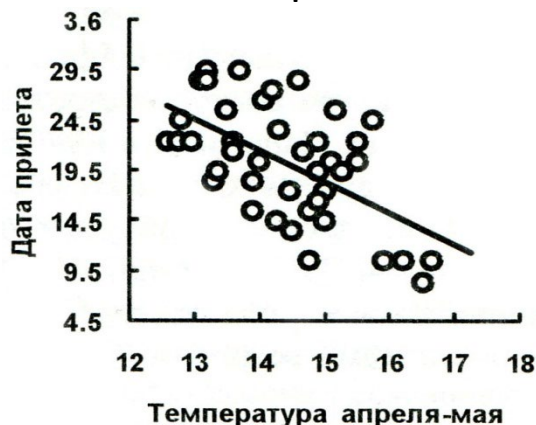
Изменения климата в XX и нашем веке – потепление в Северном полушарии существенно отразились и на сроках миграции, в первую очередь весенней, и на сроках гнездования.

Птицы стали прилетать в места размножения на 15-30 дней раньше, и

- соответственно, стали раньше гнездиться. Сместились и сроки начала их весенней миграции из мест зимовки.

Адаптация птиц к размножению в более ранние сроки происходит весьма быстро благодаря генетическому полиморфизму популяций.

Л.В. Соколов. Климат в жизни растений и животных. С.-Петербург, 2010.



В полете птица может использовать три вида топлива: жиры, углеводы и белки. Жир наиболее выгоден как энергетически, так и вследствие побочных эффектов; возможности больших резервов его в теле, высокой скорости окисления, обилия метаболической воды и отсутствия продуктов распада, затрудняющих работу мышц и выделительной системы.

❖ 1 г жира окисляется 2.25 л O₂
образуется 40 кДж энергии и 1,07 г метаболической воды

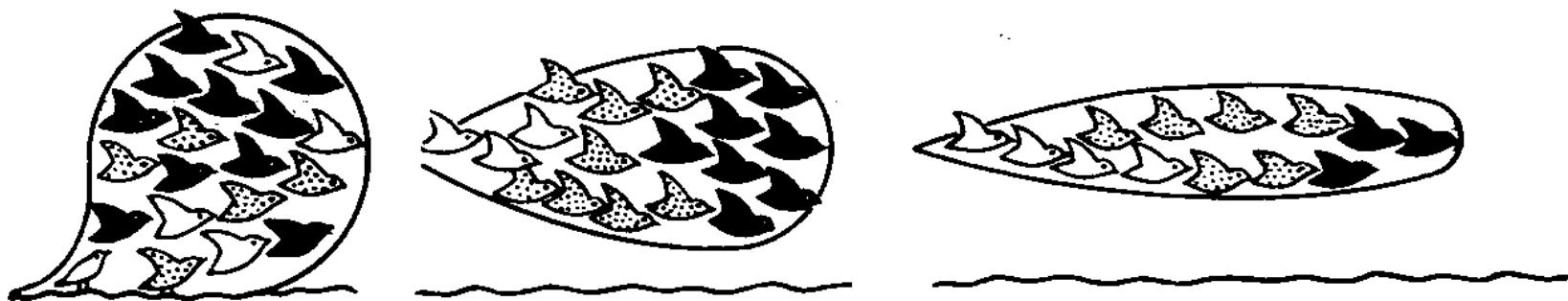
❖ 1 г углеводов требует для окисления 0,83 л O₂ и дают 17,5 кДж энергии и 0,56 г метаболической воды

❖ 1 г белков требует для окисления 0,88 л O₂ и дают 17,5 кДж энергии и 0,40 г метаболической воды

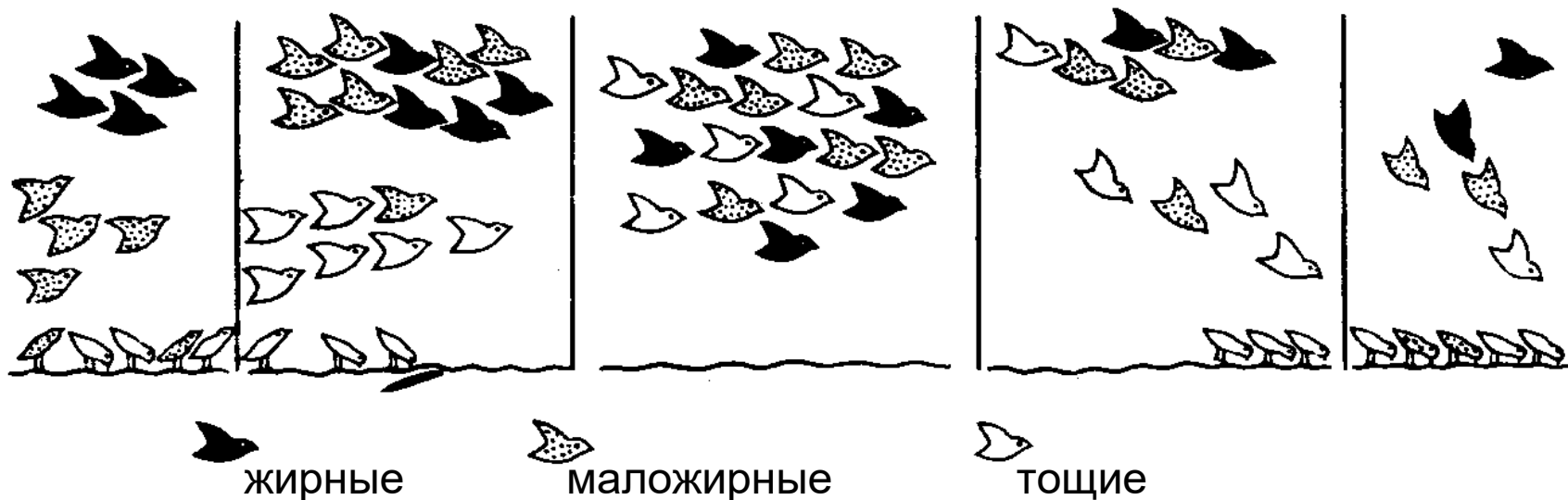


Возможные причины образования волн пролета

1. Нежирные птицы пролетают меньшее расстояние, чем жирные



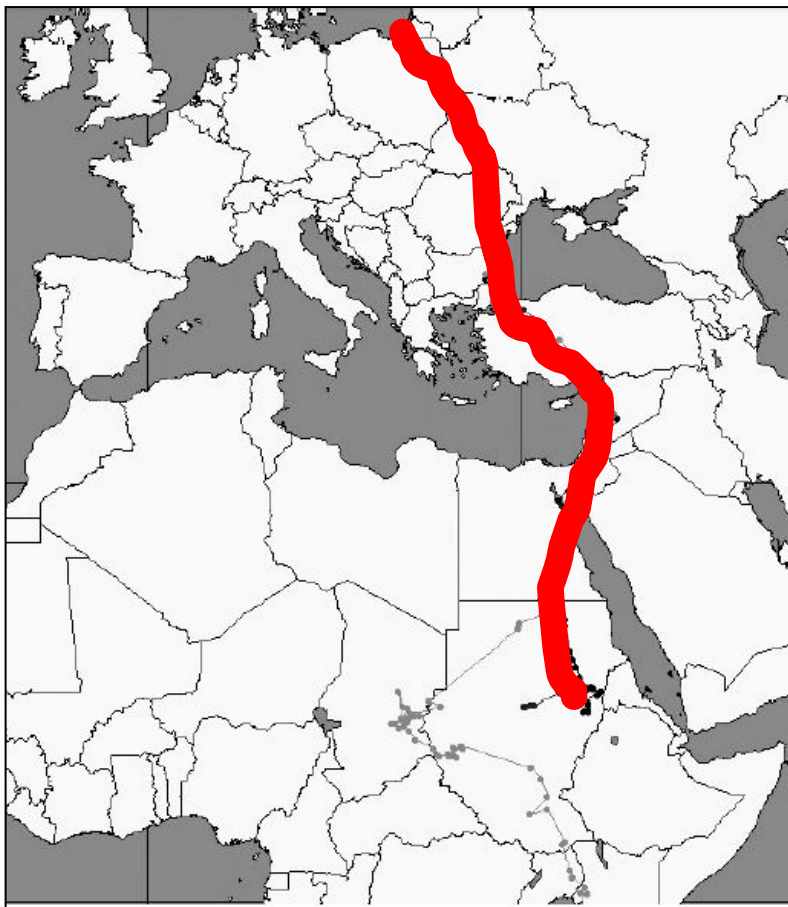
2. Летящие стаи жирных птиц увлекают в полет нежирных



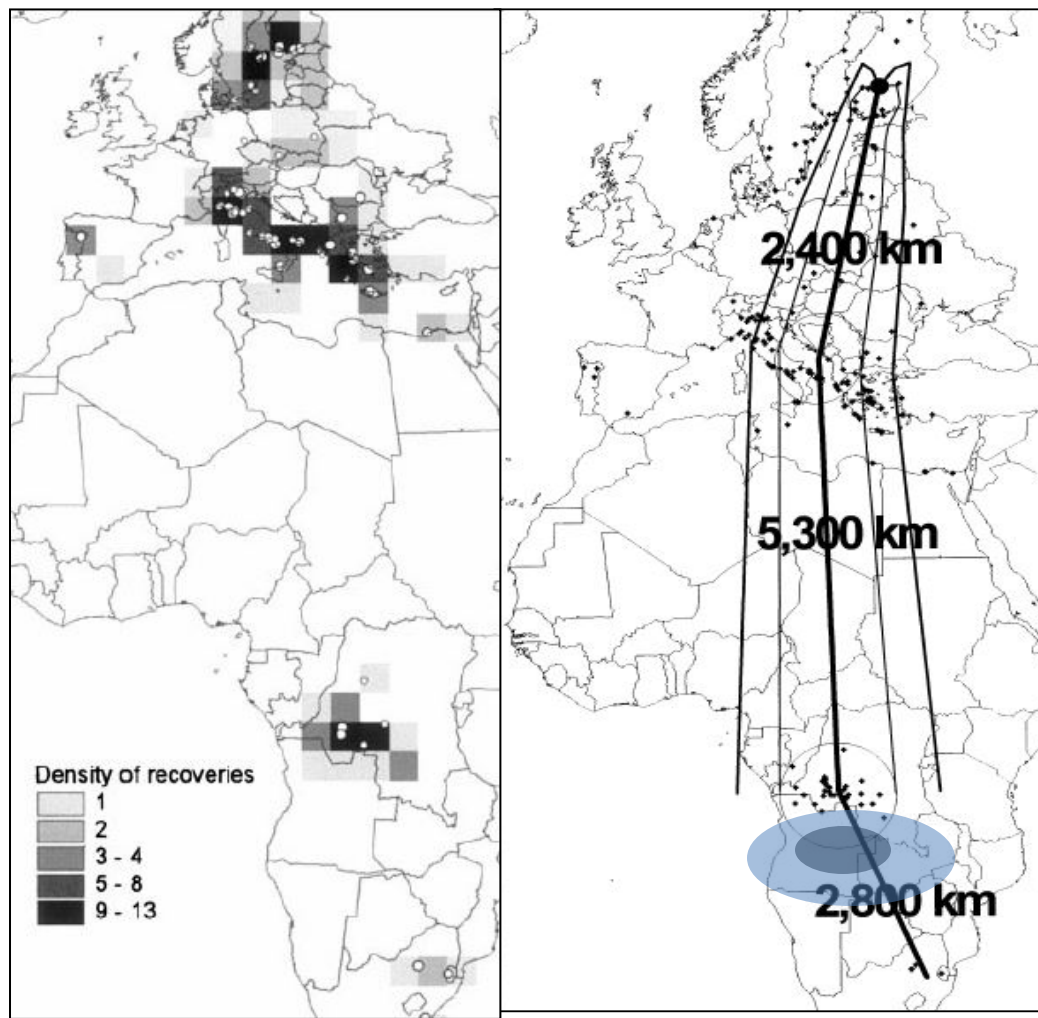
Как молодые птицы попадают в районы зимовок, где они никогда раньше не были?

- место зимовки «записано» в генах
- социальная информация
- пространственно-временная программа

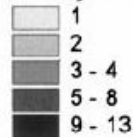
Общественные виды



Одиночные виды: сам за себя



Density of recoveries



2,400 km

5,300 km

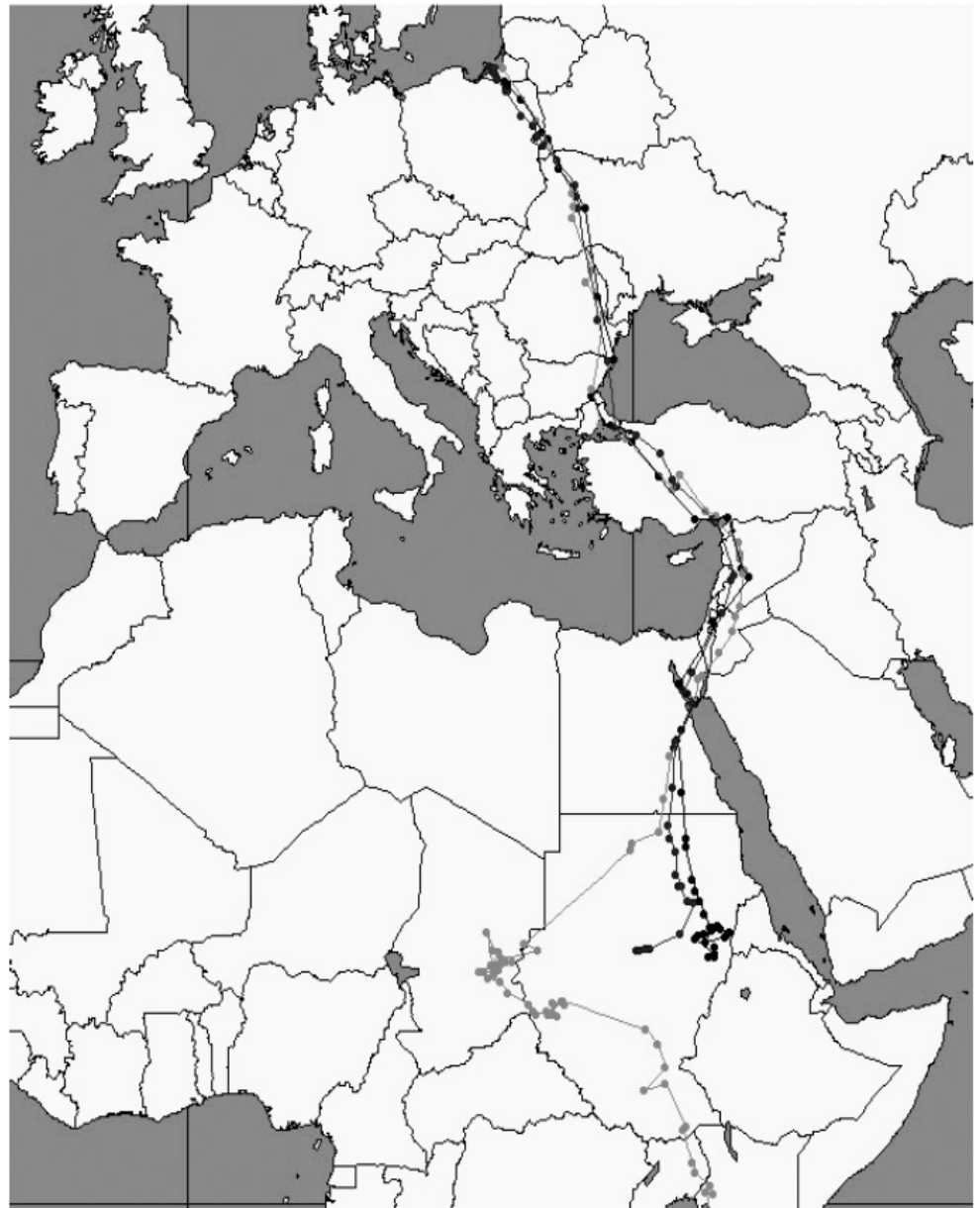
2,800 km

Общественные виды Летят в стае



Fig. 1. Map showing the movements of three storks equipped with transmitters in nests in 2000.

N. Chernetsov, P. Berthold and U. Querner
The Journal of Experimental Biology 207, 937-943



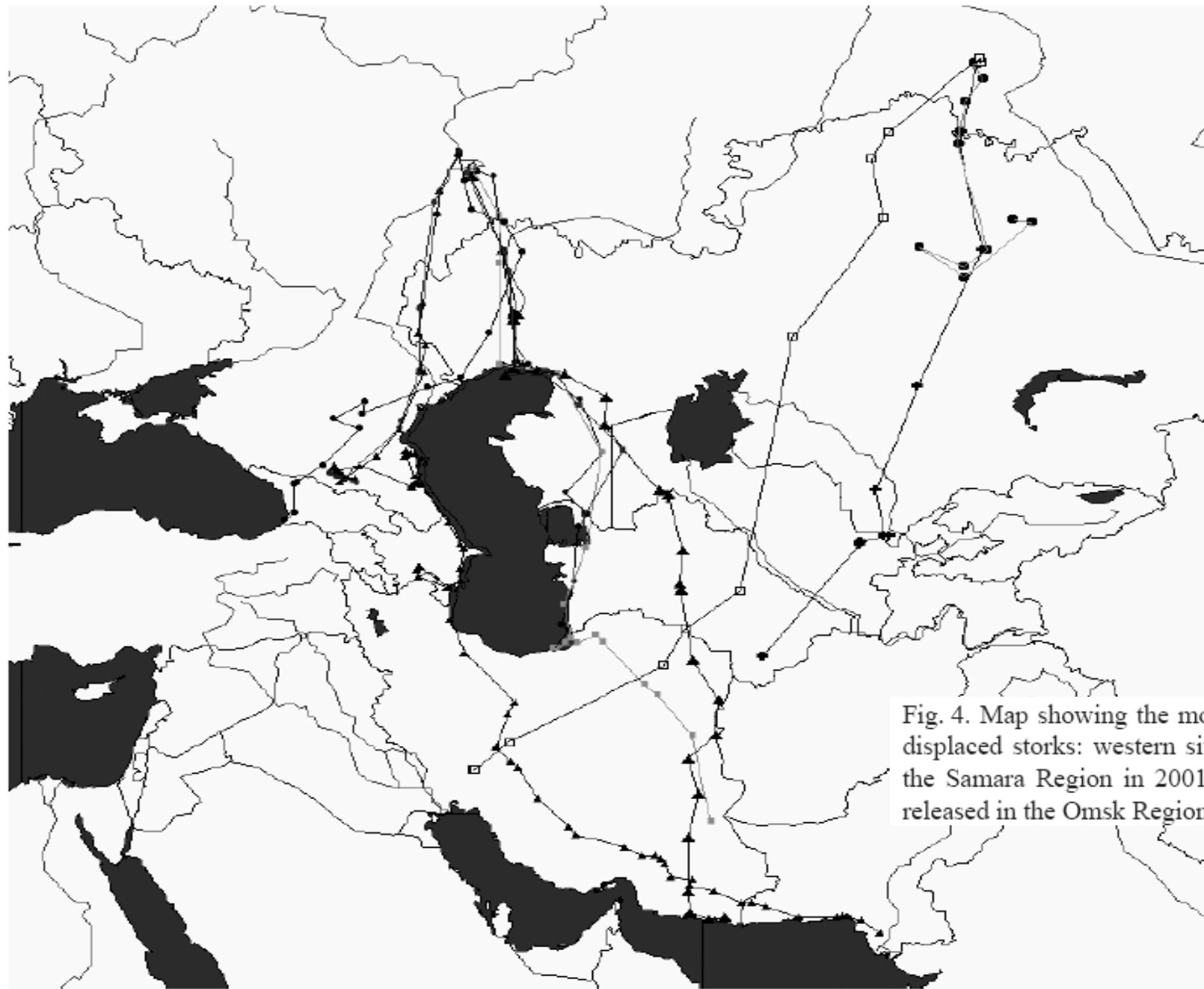


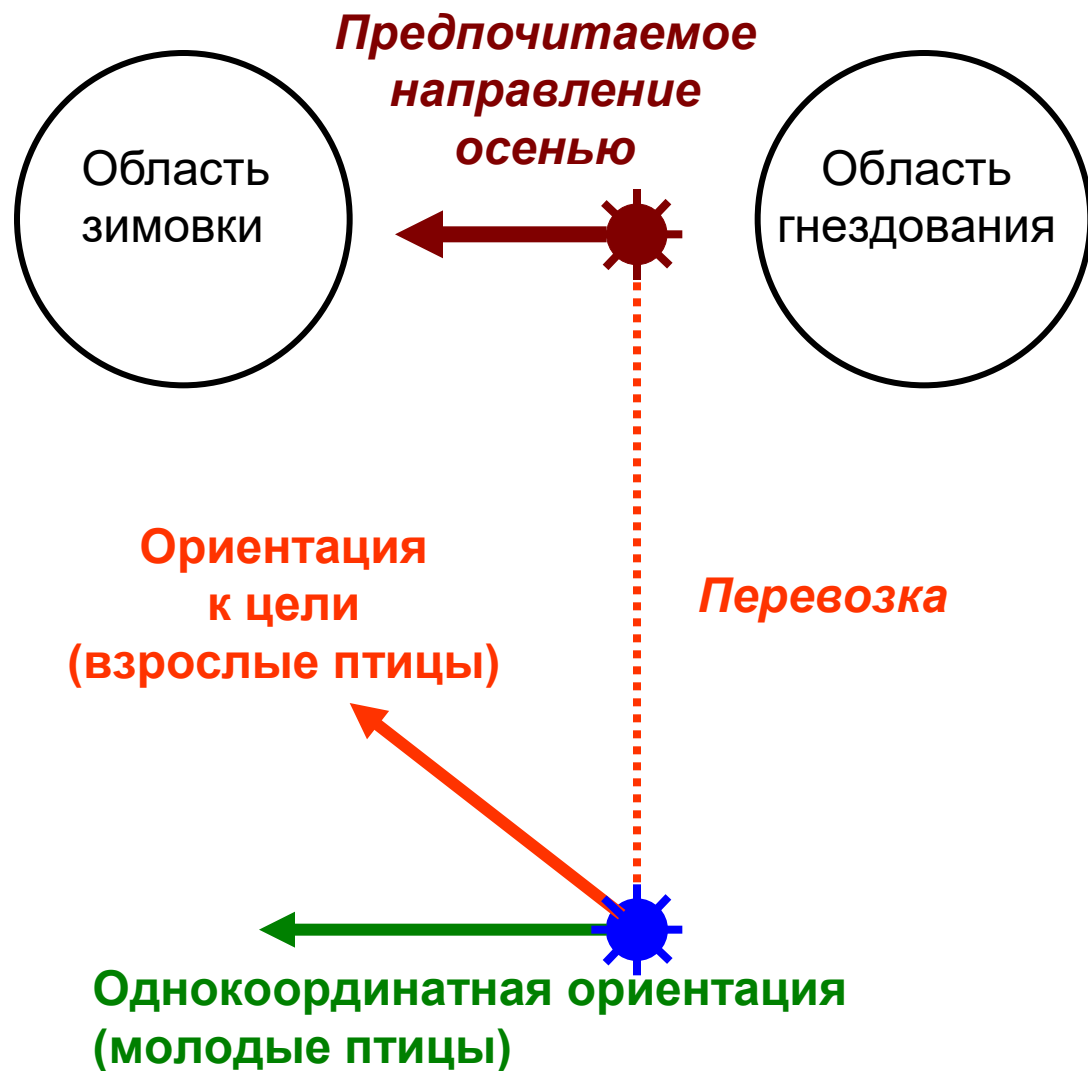
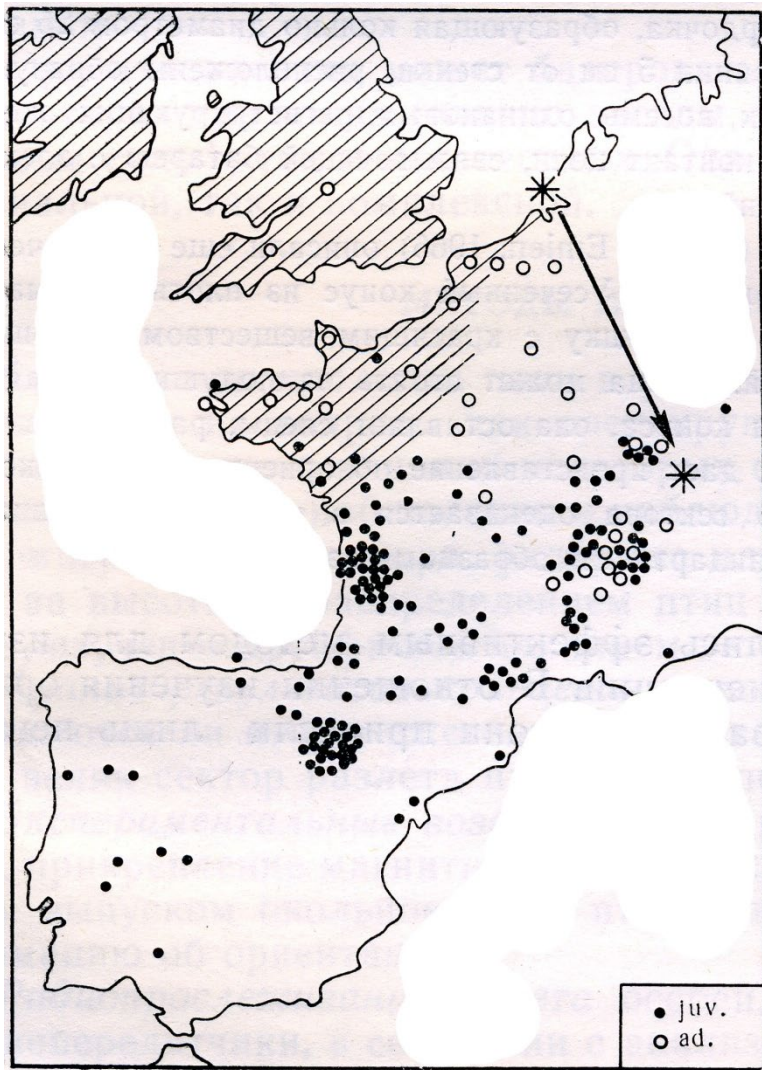
Fig. 4. Map showing the movements of the displaced storks: western site – released in the Samara Region in 2001; eastern site – released in the Omsk Region in 2002.

Общественные виды

Летят за взрослыми/опытными птицами



Опыты Пэрдека (Perdek, 1958)



Места находок окольцованных взрослых (кружки) и молодых (точки) *Sturnus vulgaris*, пойманных на осеннем пролете в Голландии и выпущенных в Швейцарии

Неопытный мигрант (одиночная птица): («часы и компас»). Карта?

Пространственно-временная программа

Садовая славка *Sylvia borin*



Gwinner & Wiltschko (1978): J. Comp. Physiol. 125: 267–273.

Компас и карта

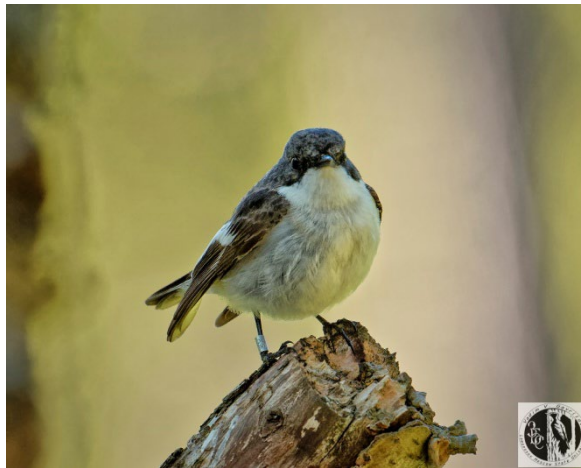
- *Ориентация* – способность выбирать и поддерживать компасное направление. Для ориентации нужен **компасная система**.
- *Навигация* – способность определять своё положение относительно цели движения (миграции или хоминга) без прямого сенсорного контакта с ней. Для навигации нужна **карта**.

Kramer G., 1957. Experiments in bird orientation and their interpretation. *Ibis* 99: 196–227.

Kramer G., 1961. Long-distance orientation. In: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York, London: Academic Press. P. 341–371.

Карта и компас

- **Компасная система** обеспечивает способность выбирать и поддерживать компасное направление.
- **Карта** (система позиционирования) обеспечивает способность определять своё положение относительно цели движения без прямого сенсорного контакта с ней.



Kramer G., 1957. Experiments in bird orientation and their interpretation. *Ibis* 99: 196–227.

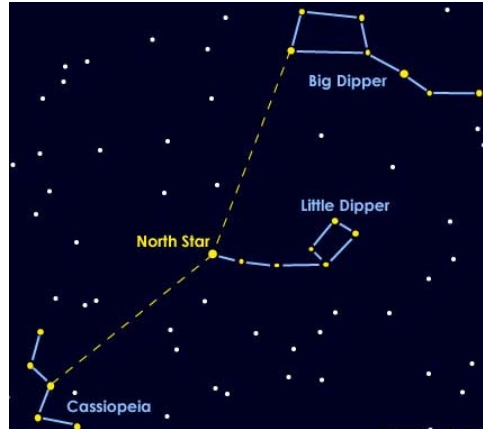
Kramer G., 1961. Long-distance orientation. In: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York, London: Academic Press. P. 341–371.

Компасные системы

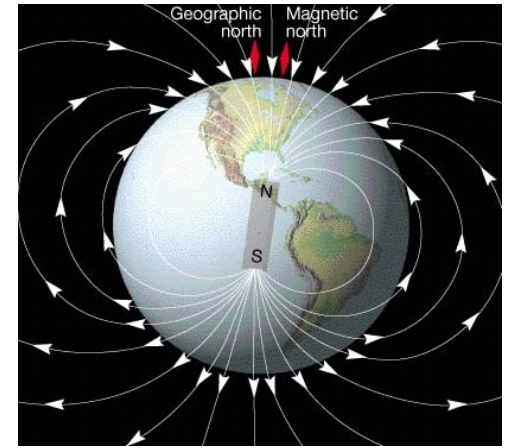
Солнце



Звёзды



Магнитное поле



Опыты Крамера (Kramer, 1951)

Солнечный компас

Павильон с системой
зеркал, позволяющих
изменять истинное
положение солнца

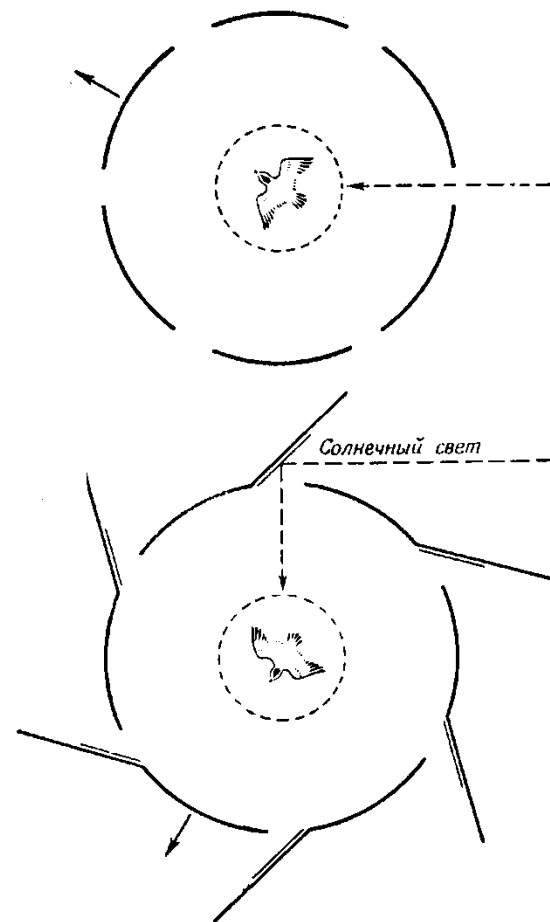
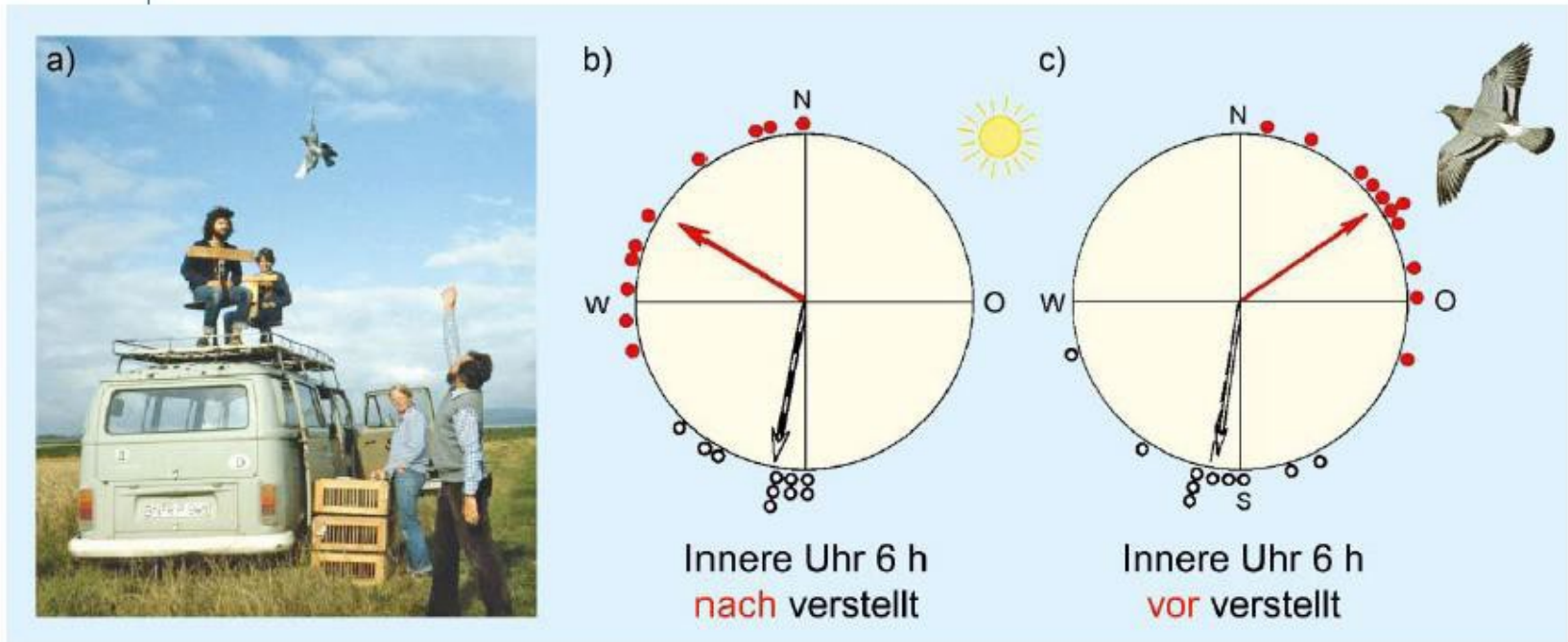


ABB. 9 | NACHWEIS DES SONNENKOMPASSES

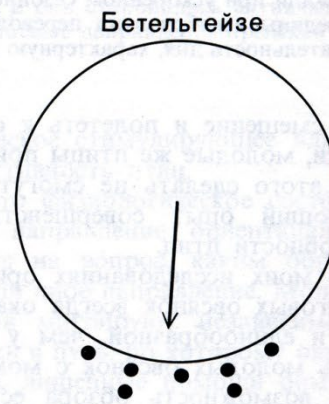
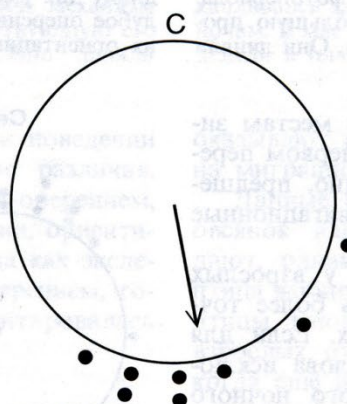
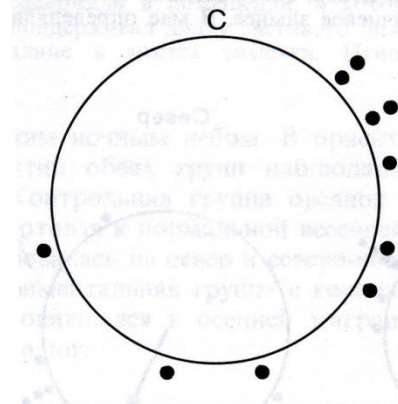
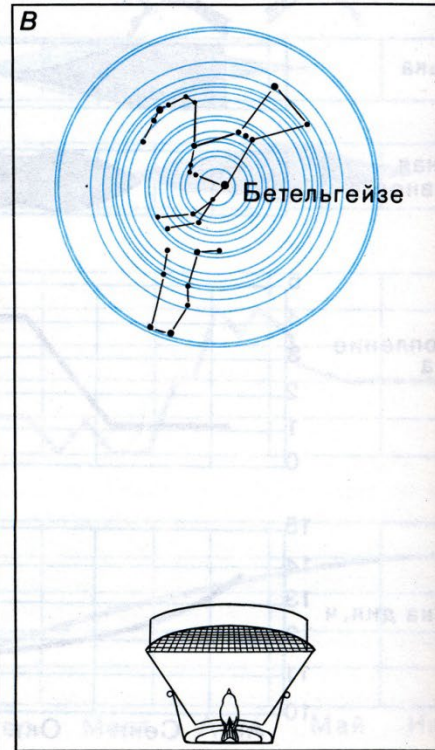
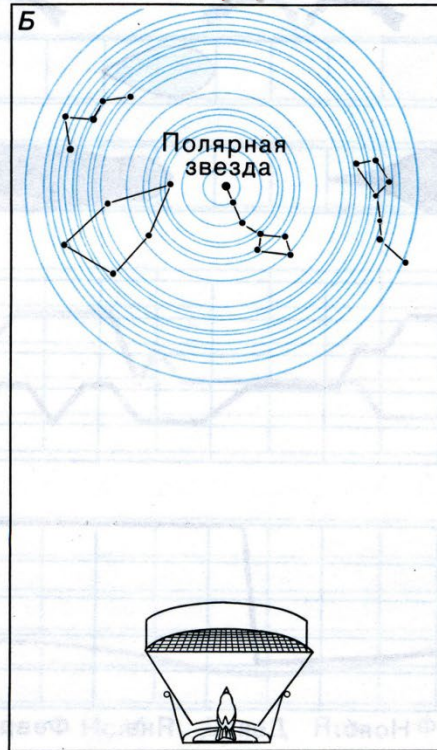
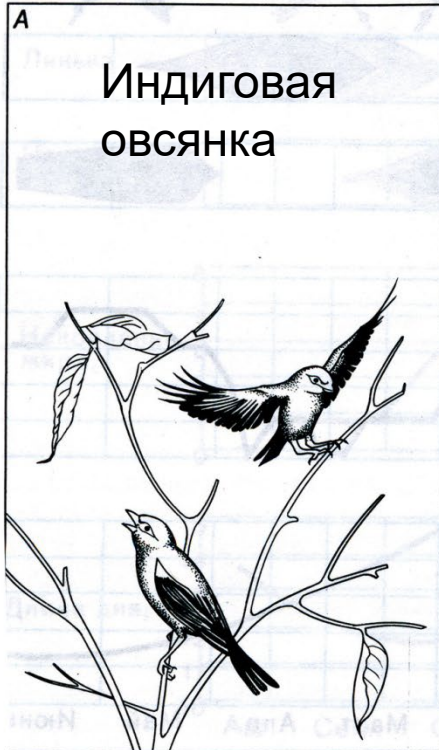


Доказательство зависимости солнечного компаса от времени суток

Выпуски голубей в 42 км от голубятни при переставленных внутренних часах (clock-shift). Красные точки – clock-shifted голуби.

Опыты Эмлина 1975

Звездный компас

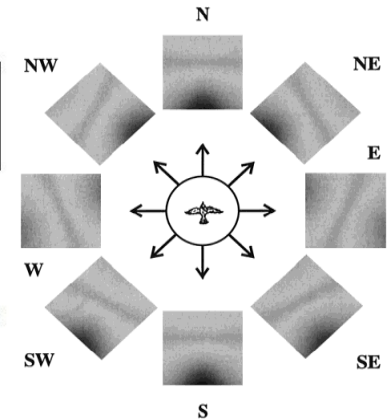
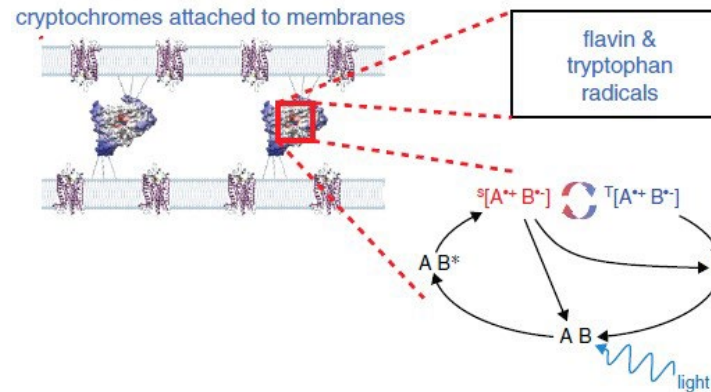


Опыты супругов Вилчко

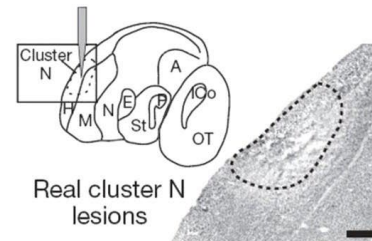
Магнитный компас

Как птицы могут воспринимать магнитное поле?

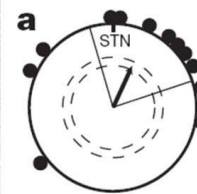
Система 1: фото-рецепторы в сетчатке



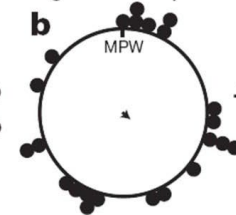
Система 2: рецепторы в надклювье



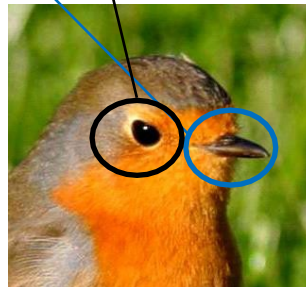
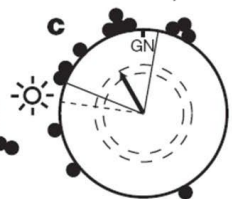
Star compass



Magnetic compass



Sunset compass



Магнитный компас

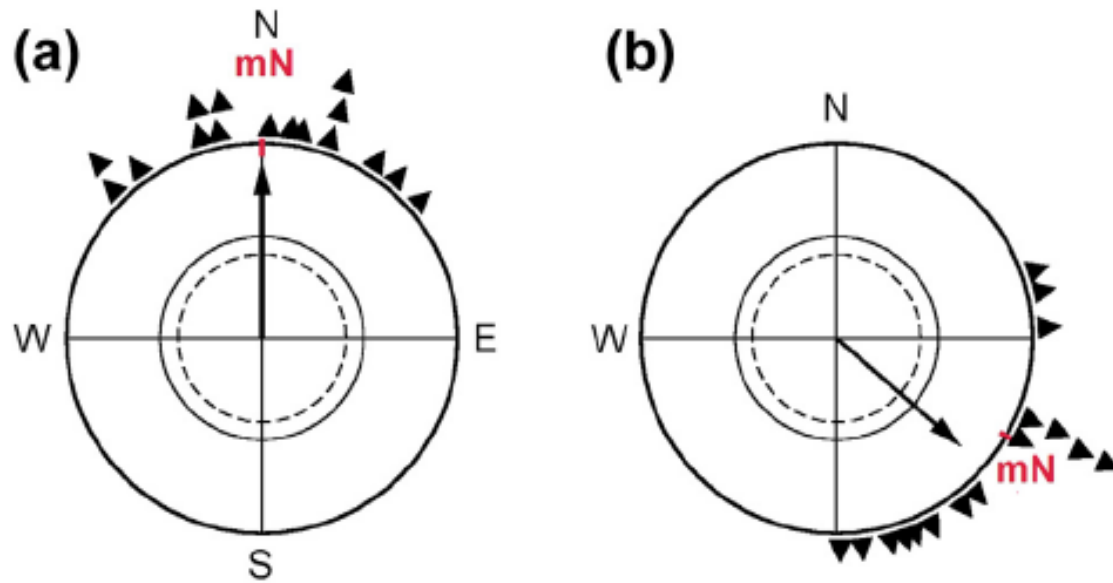
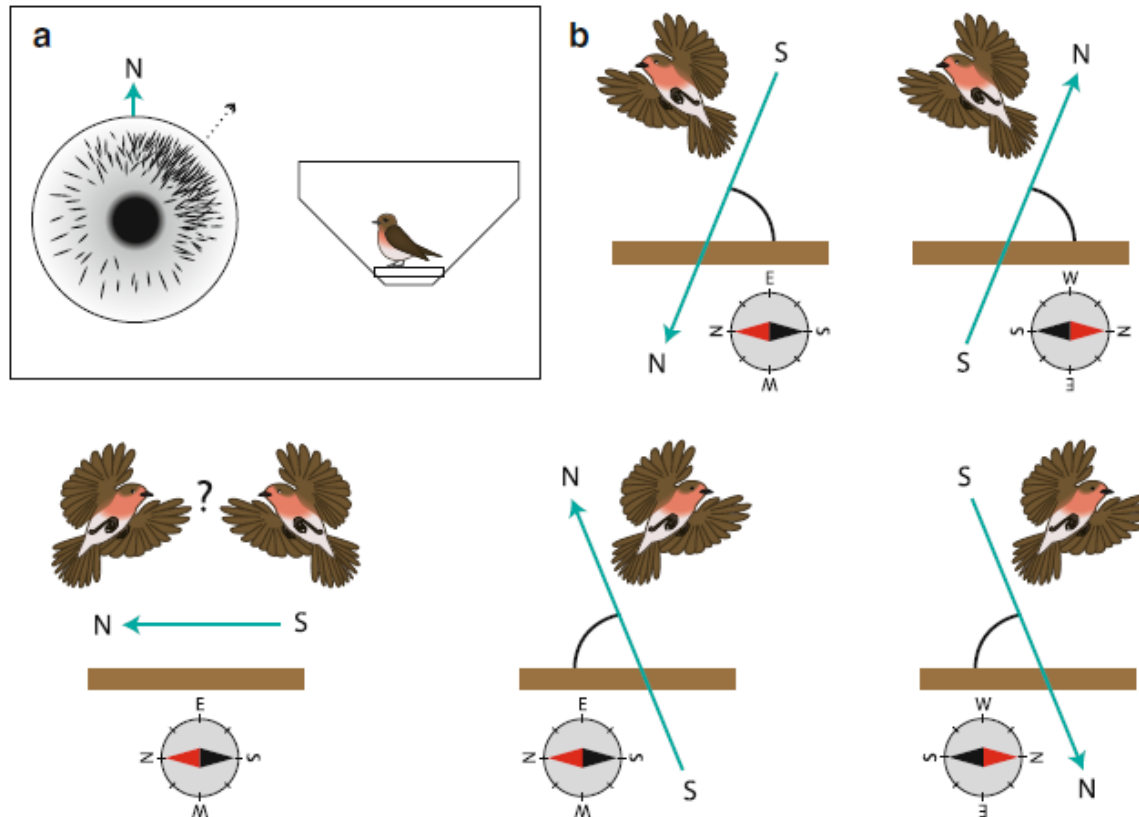


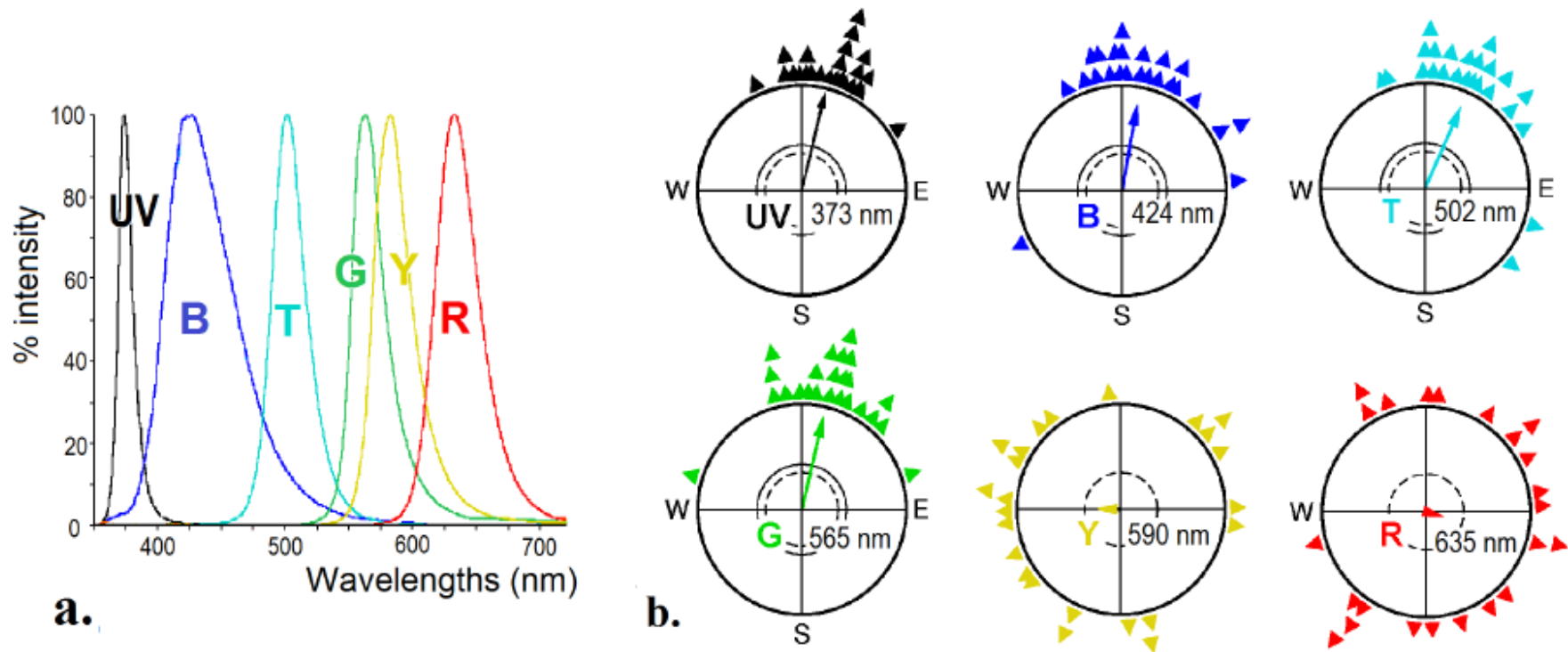
Figure 2 Orientation of the same European Robins during spring migration (a) in the local geomagnetic field and (b) with magnetic North turned by 120° to ESE; here, the birds follow the shift in magnetic North. (Modified from [R. Wiltschko & Wiltschko, 2014](#).) Triangles at the periphery of the circle mark the mean headings of individual birds; the arrow represents the grand mean vector based on these headings drawn proportional to the radius of the circle. The two inner circles indicate the 5% (dotted) and the 1% significance border of the Rayleigh test.

Магнитный компас: инклинационный



Птицы воспринимают не полярность магнитного поля (направление линий поля), а инклинацию – угол между линиями поля и горизонтальной плоскостью. Если бы компас был полярным, птицы бы летели на север весной и на юг осенью. На самом деле они летят к полюсу весной и к экватору осенью.

Магнитный компас: светозависимый



Птицы могут ориентироваться по магнитному полю при освещении УФ, синим и зелёным светом. Они НЕ МОГУТ ориентироваться при жёлтом и красном освещении.

Wiltschko & Wiltschko (2014): Biosensors 4: 221-242.

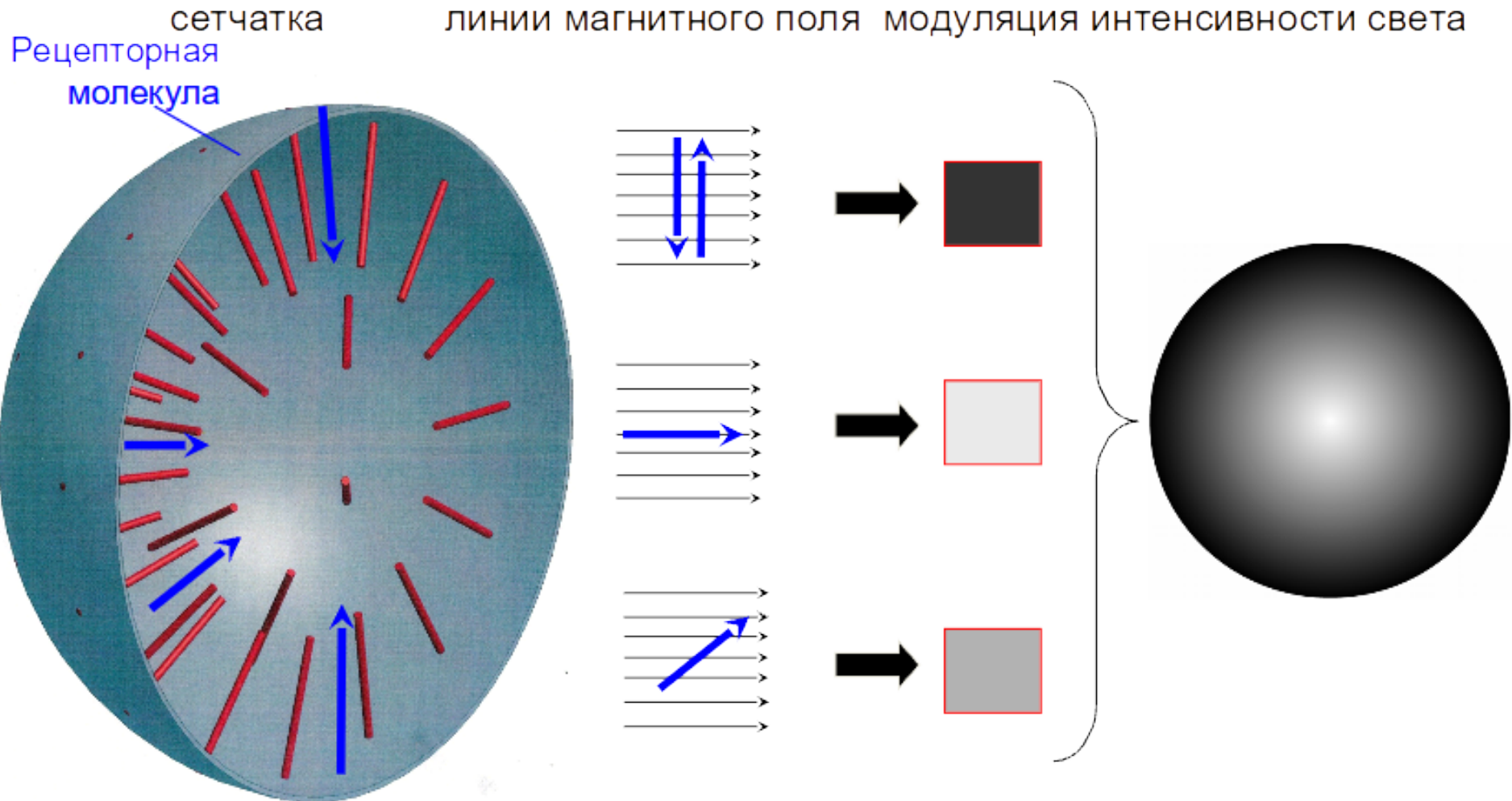
Птицы воспринимают направление по геомагнитному полю с помощью компаса, построенного на основе светозависимых химических реакций. Они воспринимают магнитное поле как визуальные образы, т.е. буквально «видят» его.



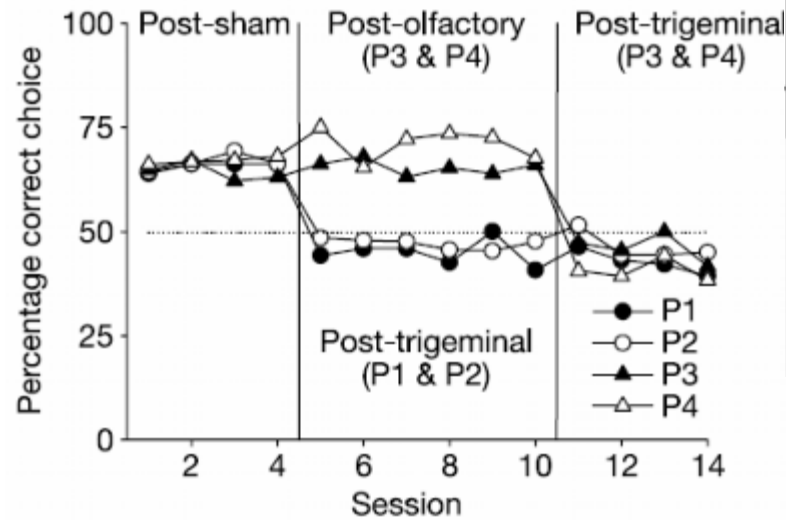
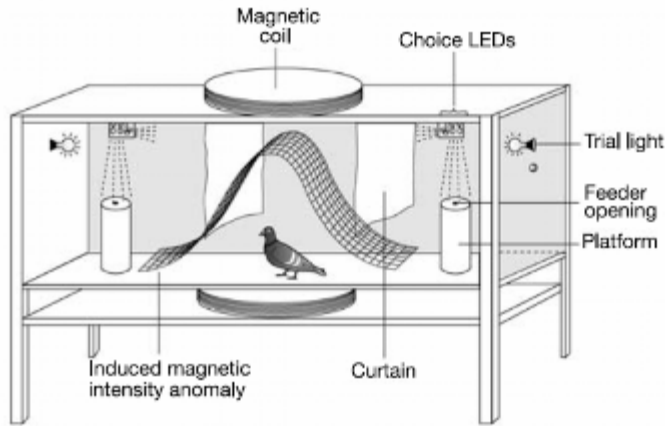
Ritz, Adem & Schulten (2000): Biophys. J. 78: 707–718.

Модель радикальных пар

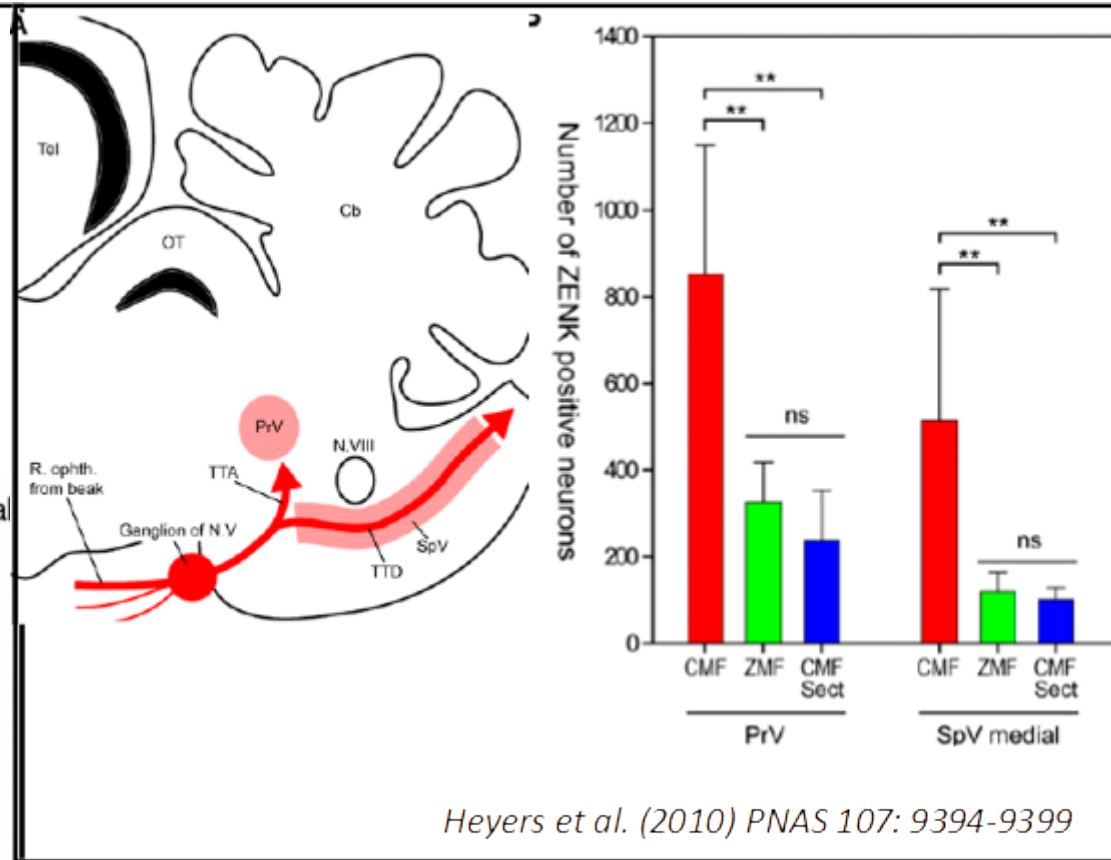
Полусферическая форма глаза прекрасно подходит



Магнитная информация передаётся по тройничному нерву



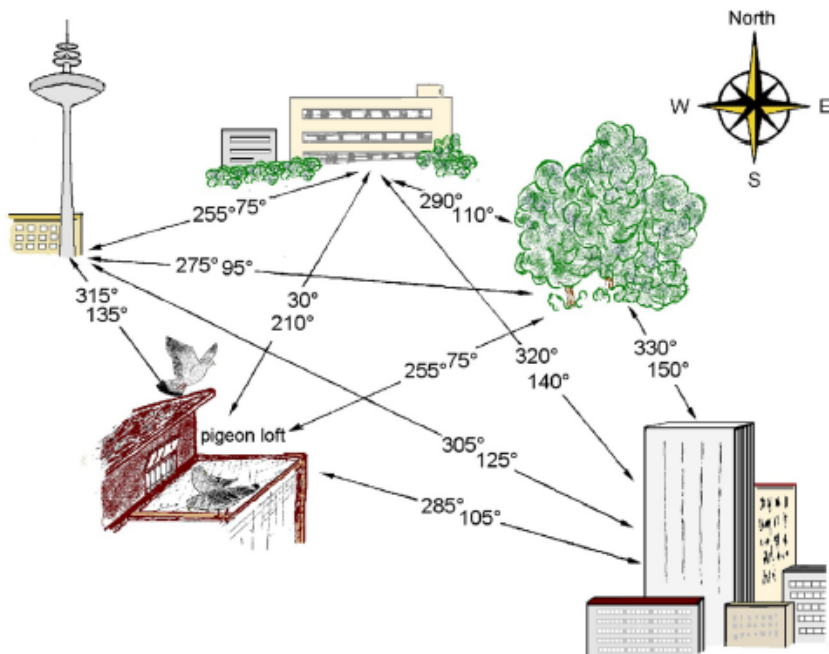
Mora et al. (2004) Nature 432: 508-11



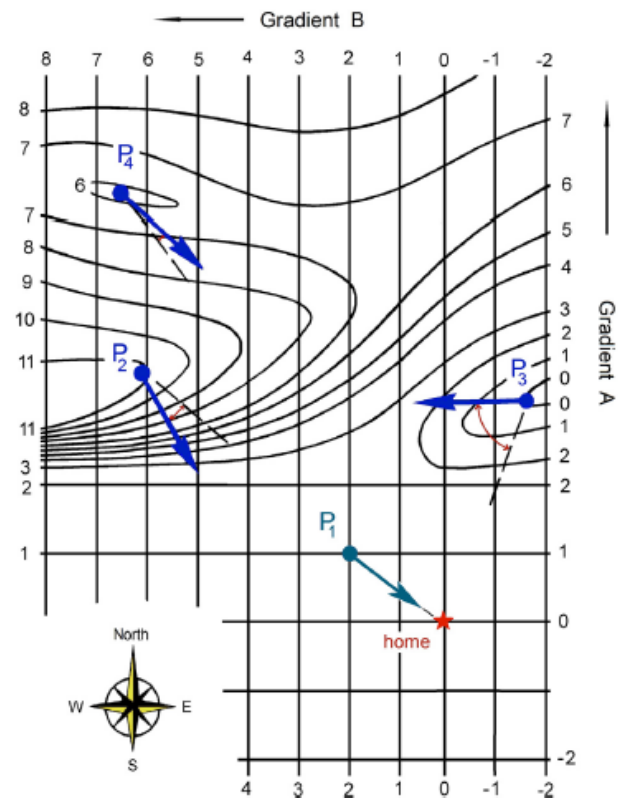
Heyers et al. (2010) PNAS 107: 9394-9399

Карты (= системы позиционирования): концепция

Мозаичная карта



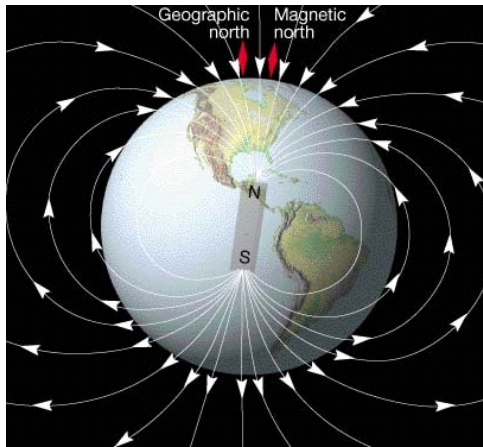
Градиентная карта



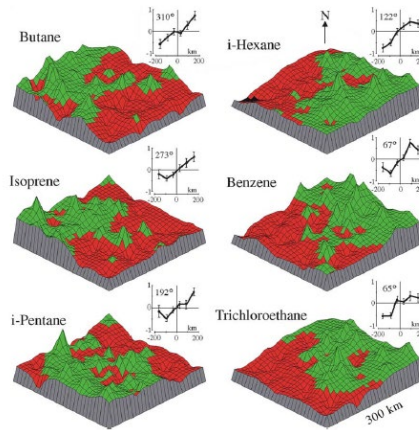
Wallraff H.-G., 1974. Das Navigationssystem der Vögel. Oldenbourg, München – Wien.

Градиентная карта: сенсорная основа

Магнитное поле



Запахи



Солнце



Что-то еще?

?

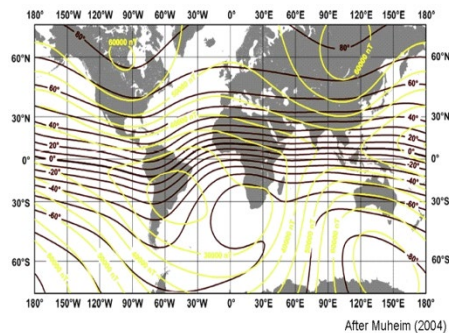
Как в принципе можно определить своё местоположение?

Север-юг

Высота Солнца над горизонтом;
возвышение центра вращения неба

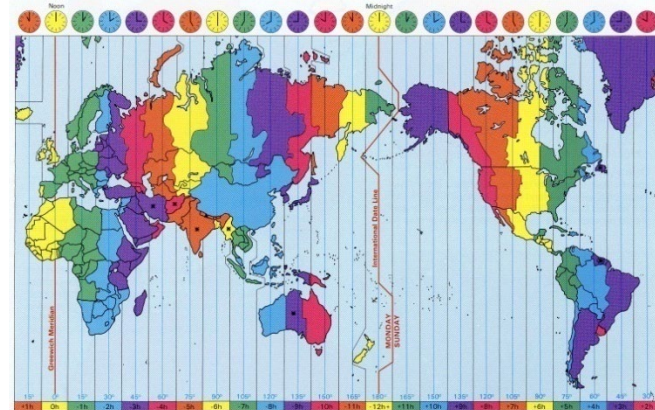


Магнитное поле Земли



Запад-восток

Разница в часовых поясах (джет-лаг)



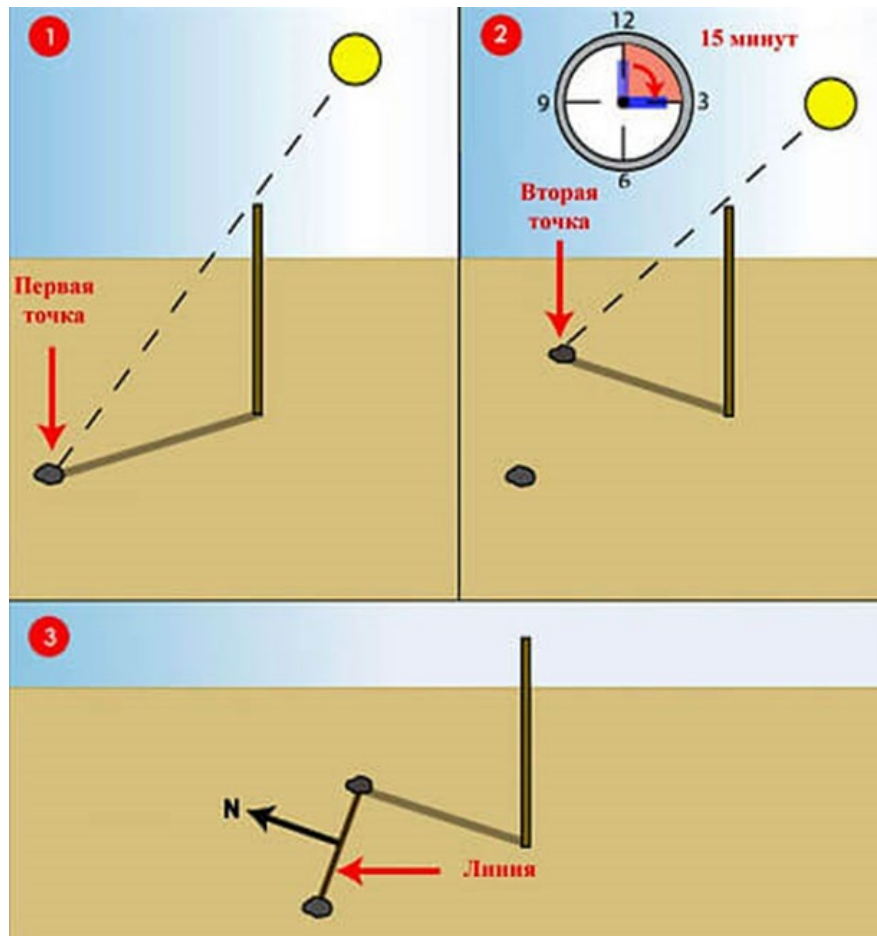
Параметры геомагнитного поля
(иногда)

Запахи (?)

Mouritsen (2003): *Would one (north-south) coordinate be enough?*

Карты:

Определение координат по солнцу



Долготу можно определить по времени полудня.

Местный полдень определяют с помощью шеста и нескольких колышков. Местный полдень – самая короткая тень. Солнце проходит через данный меридиан.

Нужны часы чтобы определить время и произвести расчеты.

Географическую широту места (между 60° северной широты и 60° южной широты) рассчитывают с точностью в полградуса (50 км) по продолжительности дня.

Определение широты и долготы места по солнцу в полдень.

Для этого нужно:

- 1) Иметь при себе секстан
- 2) Морской астрономический ежегодник (МАЕ).
- 3) Точно идущие часы. (Гринвическое время)
- 4) Широкую емкость с водой.

Солнце.

*Полдень, закат,
восход – компас!*

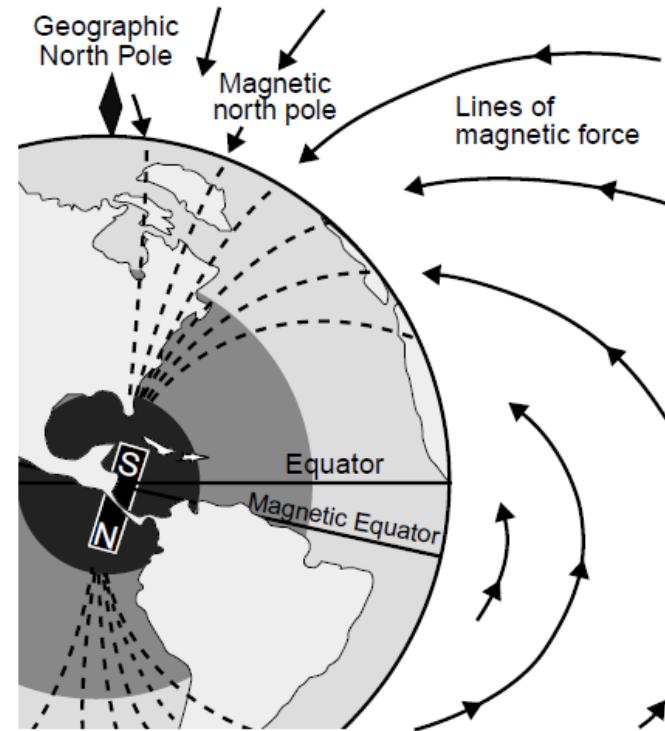
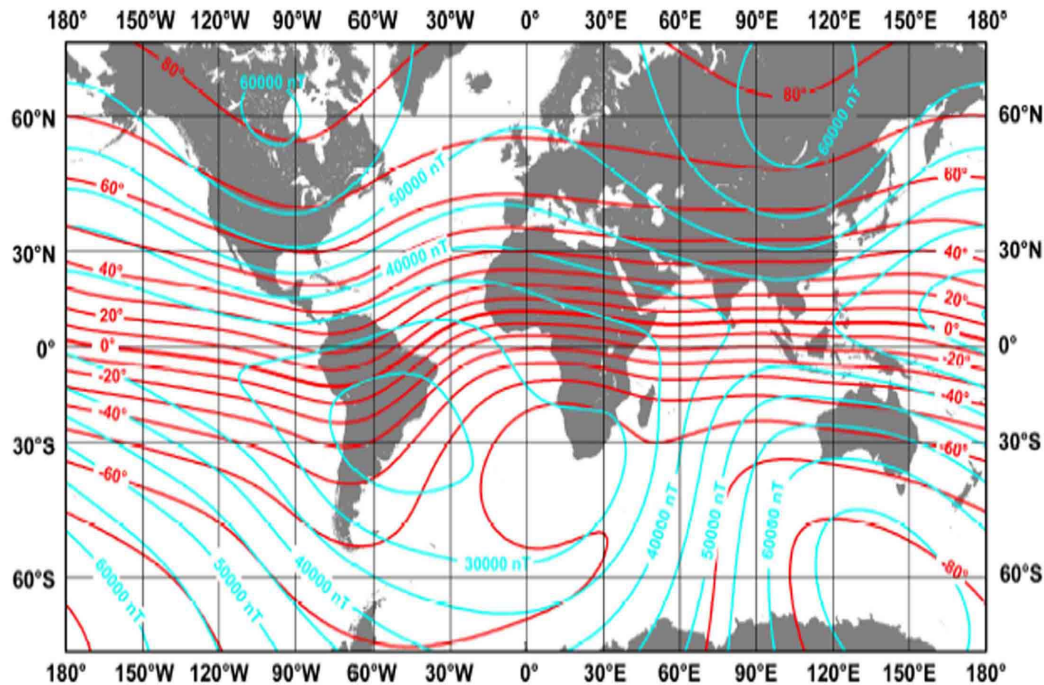
Карта?

*Независимые внутренние
часы + определение времени
полудня = смещение по
долготе*

*Независимые внутренние
часы + определение высоты
солнца над горизонтом =
смещение по широте*



Гипотеза “магнитной карты” (Wiltschko, Wiltschko, 1987)



Магнитное наклонение =
инклинация: угол между линиями
магнитного поля и горизонтальной
поверхностью. 90° на магнитном
полюсе, 0° на магнитном экваторе

Параметры магнитного поля Земли

- Магнитное наклонение = инклинация: угол между линиями магнитного поля и горизонтальной поверхностью. 90° на магнитном полюсе, 0° на магнитном экваторе
- Общая интенсивность геомагнитного поля. Ок. 30 000 нТл на экваторе, ок. 60 000 нТл на полюсах
- Магнитное склонение = деклинация: угол между магнитным и географическим севером

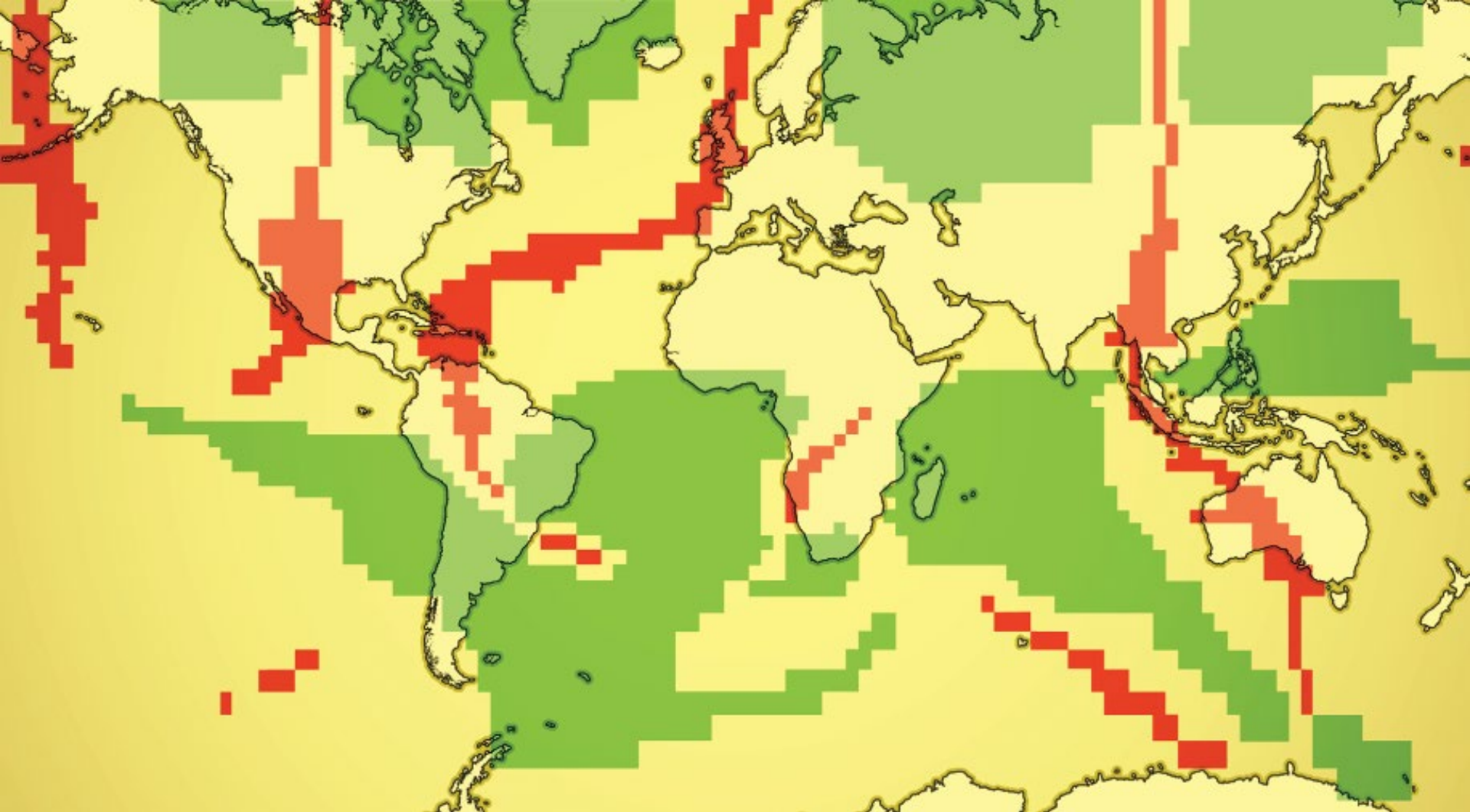
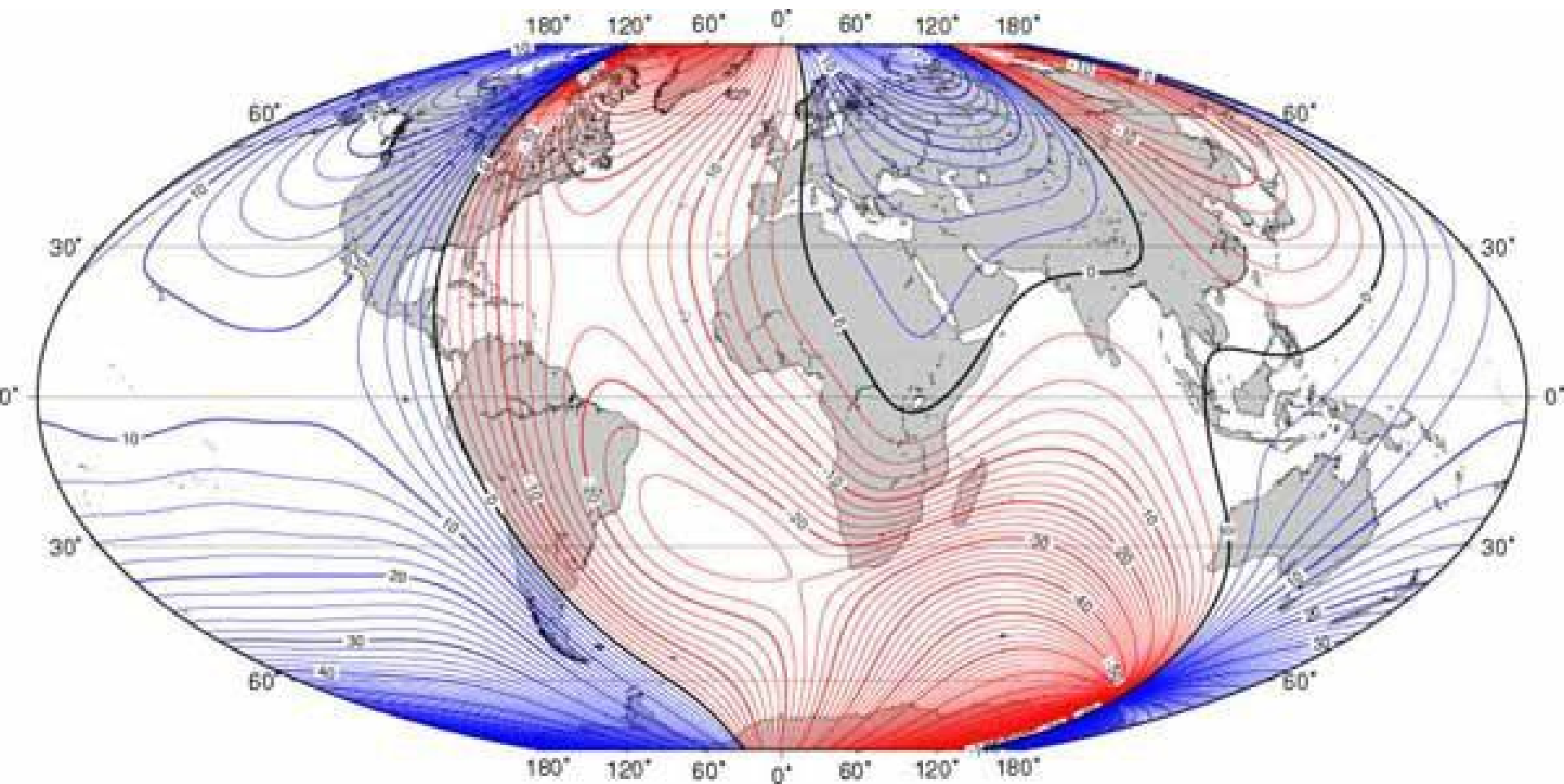


Иллюстрация возможности использования бикоординатной магнитной карты, основанной на значениях магнитного наклона и общей напряжённости геомагнитного поля. Зелёным выделены области, где такой картой пользоваться легко, жёлтым – трудно, но возможно, красным – почти невозможно.

Магнитное склонение может быть решением



Градиентная карта: Магнитное поле

INTERFACE

rsif.royalsocietypublishing.org

Research



Cite this article: Komolkin AV, Kupriyanov P, Chudin A, Bojarinova J, Kavokin K, Chernetsov N. 2017 Theoretically possible spatial accuracy of geomagnetic maps used by migrating animals. *J. R. Soc. Interface* **14**: 20161002. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2016.1002>

Received: 11 December 2016

Accepted: 1 March 2017

Theoretically possible spatial accuracy of geomagnetic maps used by migrating animals

Andrei V. Komolkin¹, Pavel Kupriyanov¹, Andrei Chudin¹, Julia Bojarinova¹, Kirill Kavokin¹ and Nikita Chernetsov^{1,2}

¹Saint Petersburg State University, 7-9 Universitetskaya Emb., St Petersburg 199034, Russia

²Biological Station Rybachy, Zoological Institute RAS, Rybachy 238535, Kaliningrad Region, Russia

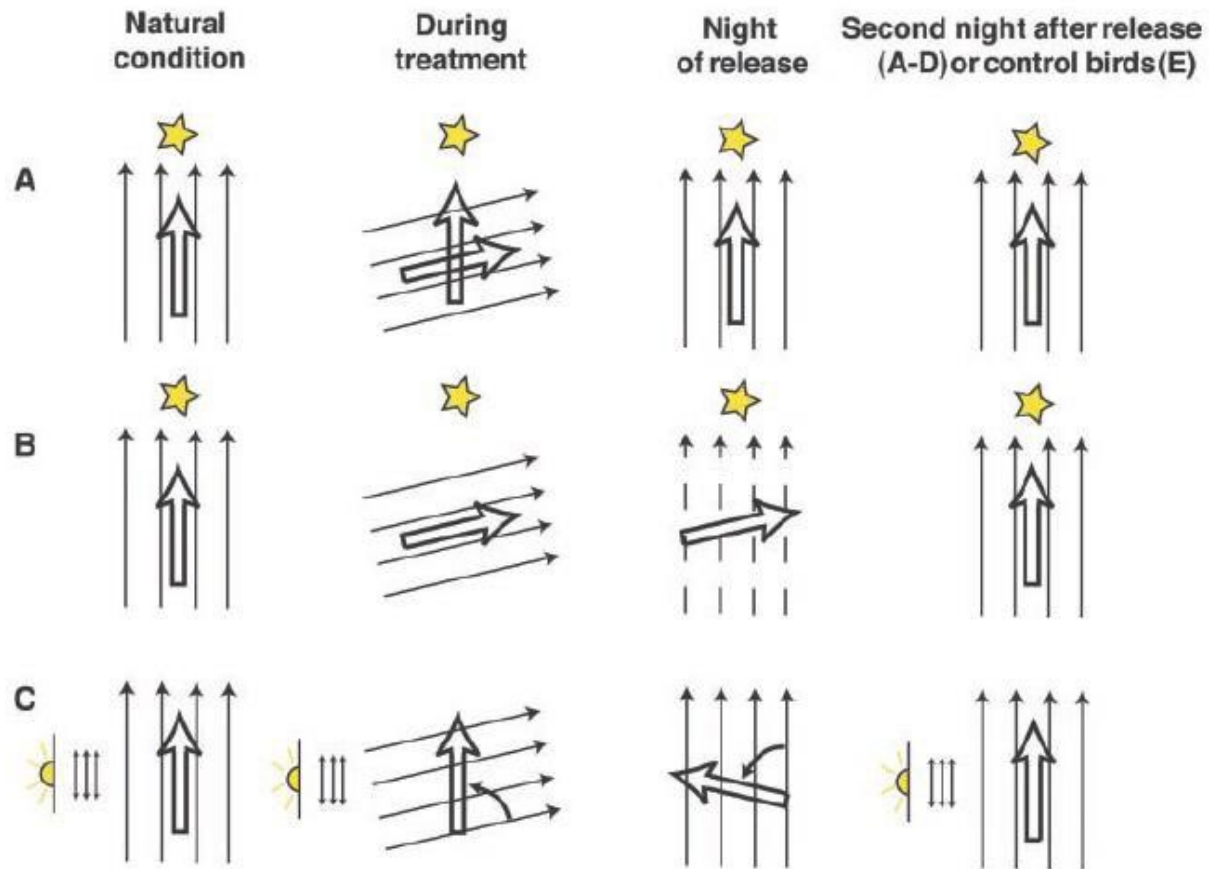
id AVK, 0000-0002-3577-1978; PK, 0000-0002-6610-2785; AC, 0000-0003-2325-1219; JB, 0000-0003-1759-686X; KK, 0000-0002-0047-5706; NC, 0000-0001-7299-6829

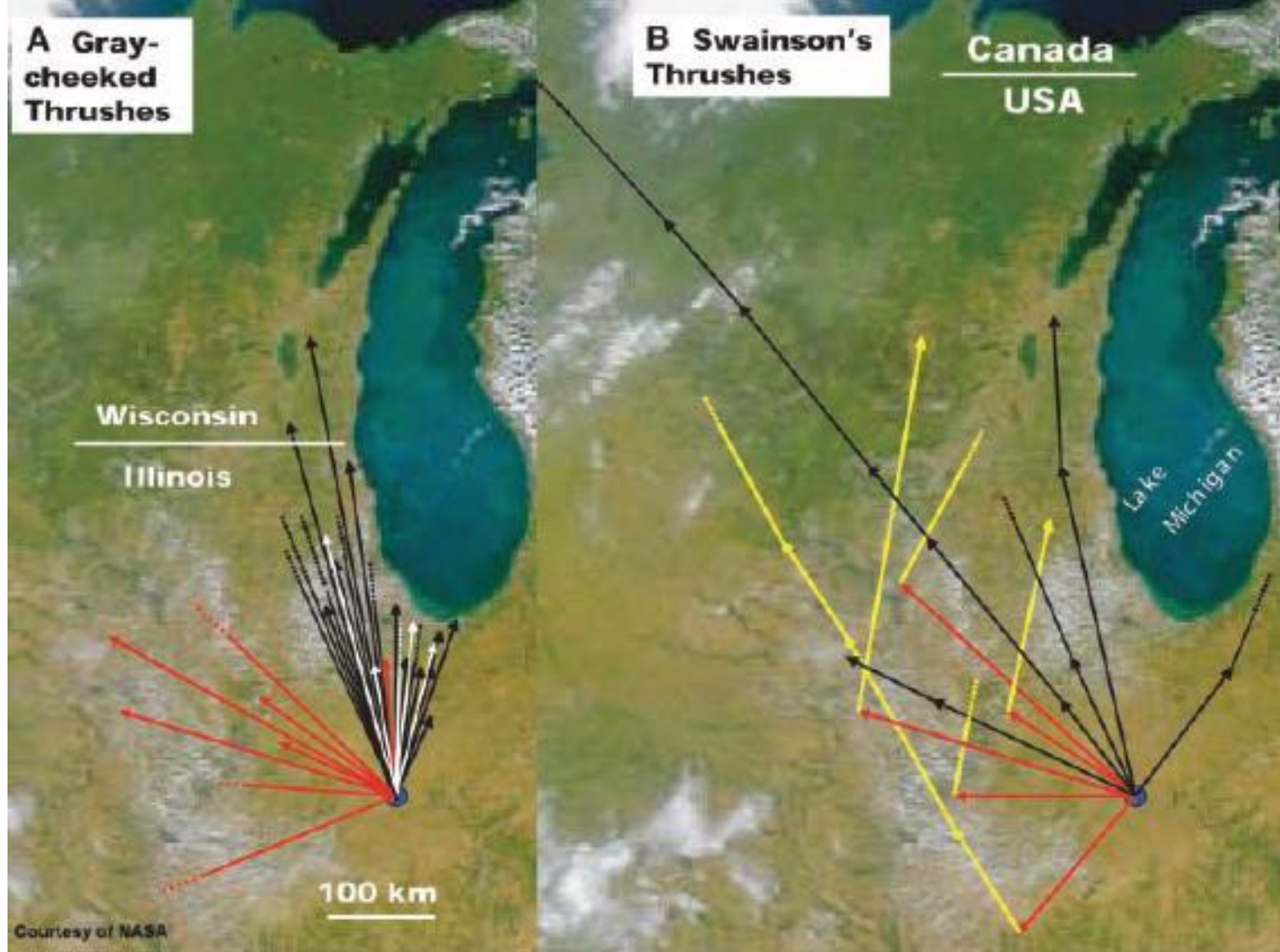
Many migrating animals, belonging to different taxa, annually move across the globe and cover hundreds and thousands of kilometres. Many of them are able to show site fidelity, i.e. to return to relatively small migratory targets, from distant areas located beyond the possible range of direct sensory perception. One widely debated possibility of how they do it is the use of a magnetic map, based on the dependence of parameters of the geomagnetic field (total field intensity and inclination) on geographical coordinates. We analysed temporal fluctuations of the geomagnetic field intensity as recorded by three geomagnetic observatories located in Europe within the route of many avian migrants, to study the highest theoretically possible spatial resolution of the

Проблемы:
Нет рецептов
Точность

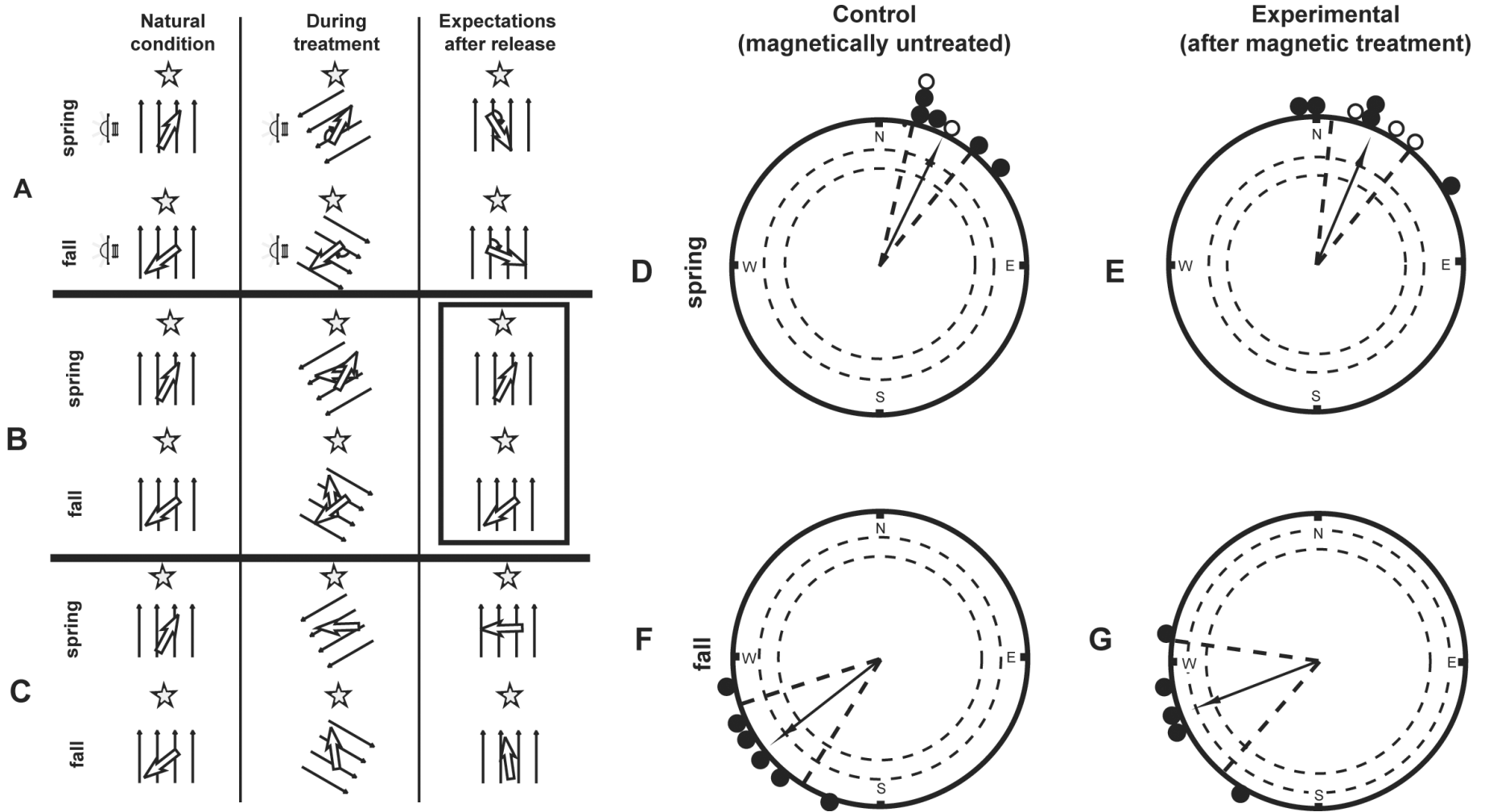


Взаимодействие компасных систем



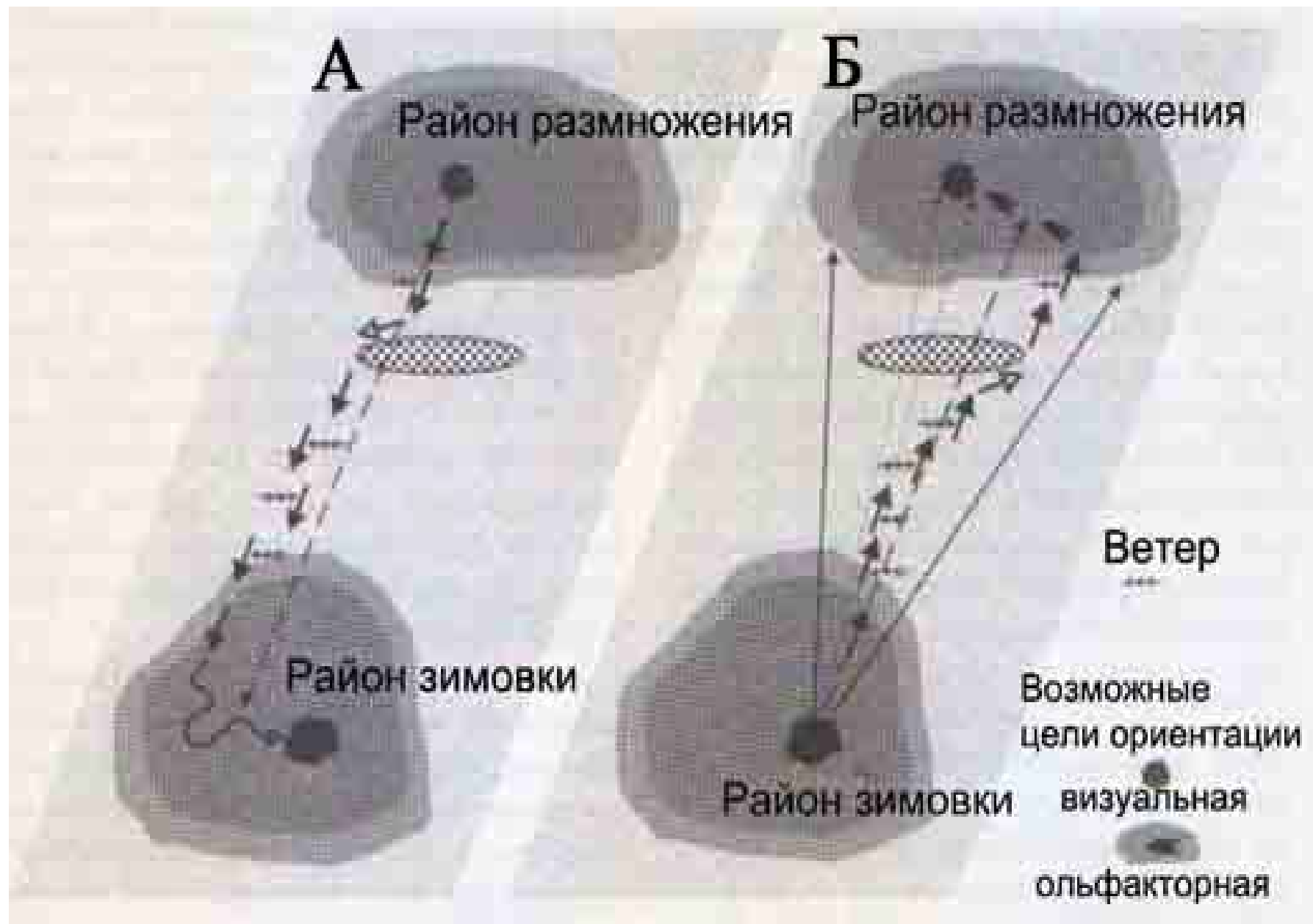


Cochran et al. 2004: **Migrating songbirds** recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. Science 304:405-408



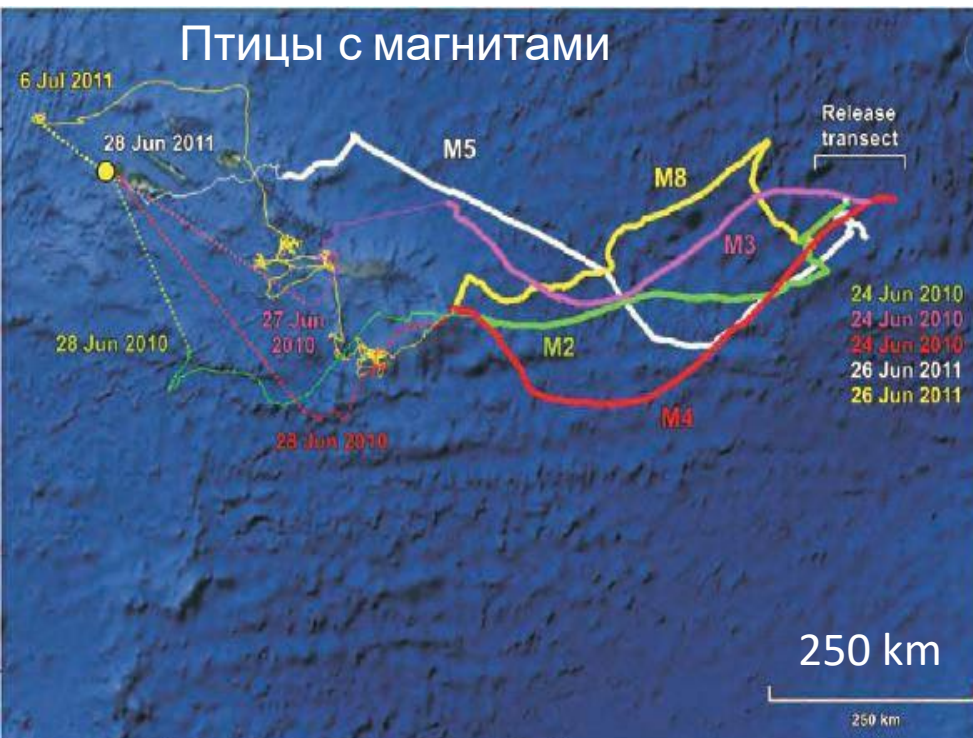
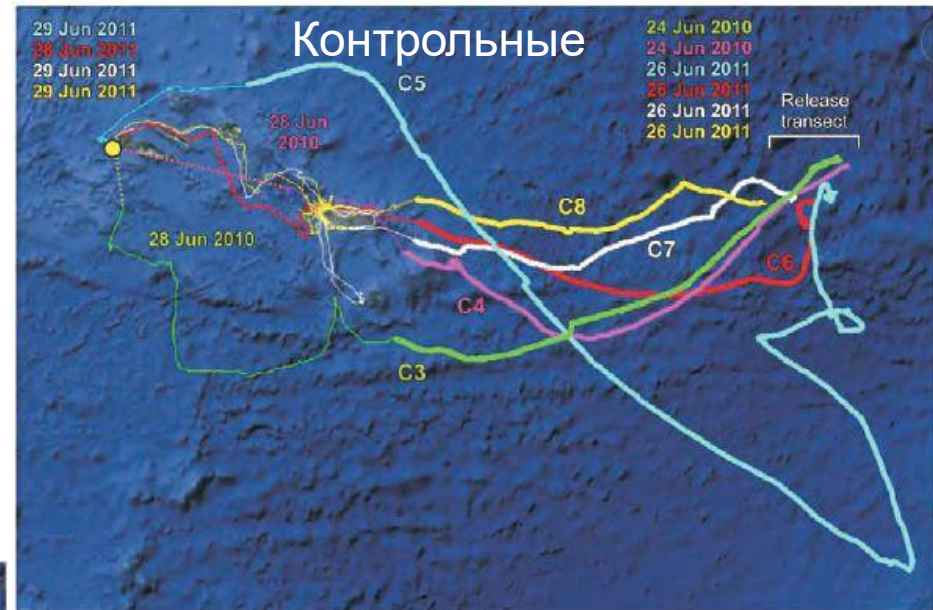
Chernetsov et al. (2011): **Not all songbirds** calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study. J. Exp. Biol. 214: 2540-2543.

Гипотеза “ольфакторной” карты (Wallraff, 2003)

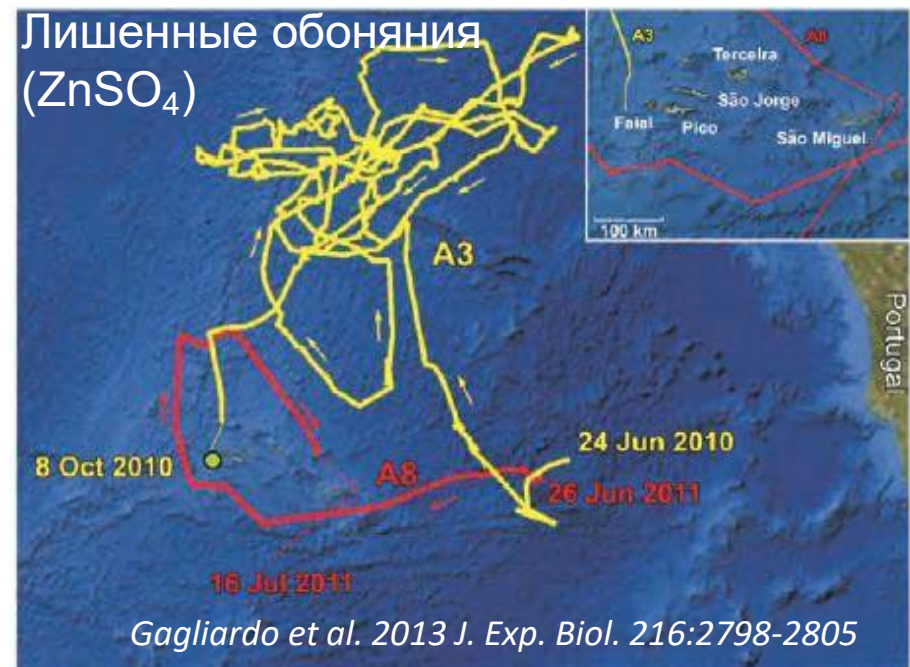


Ольфакторная навигация (трубконосые)

Хоминг среди-
земноморских
буревестников

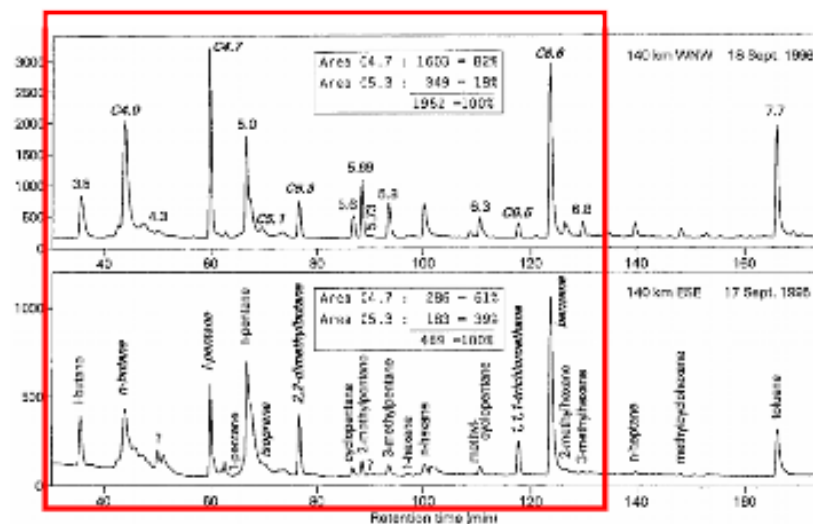
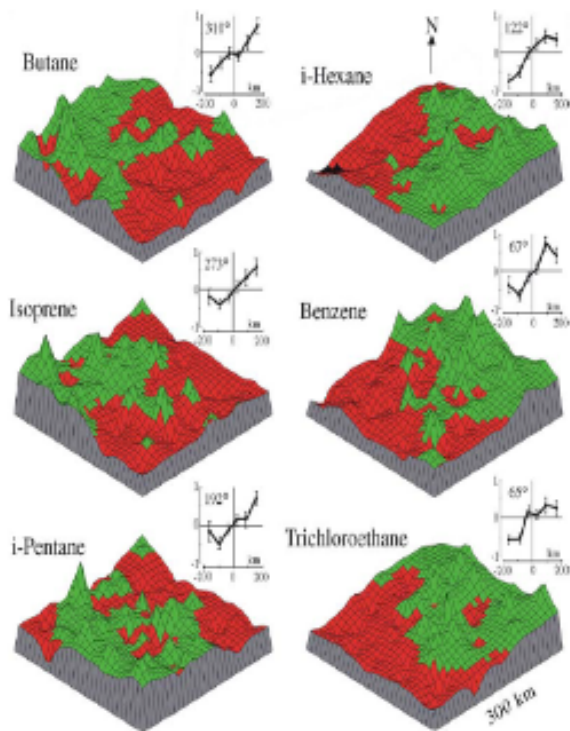


Лишенные обоняния
(ZnSO_4)



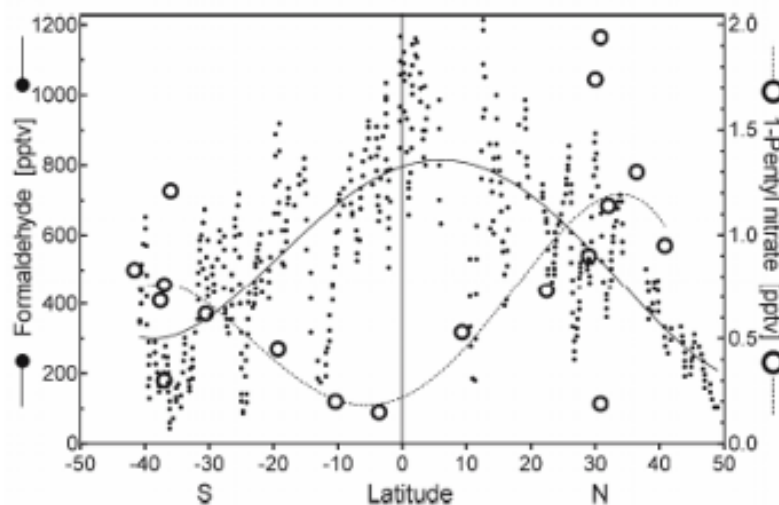
Как могла бы работать запаховая карта

Зависимость от ветра м.б. слабой



Wallraff and Andreae 2000

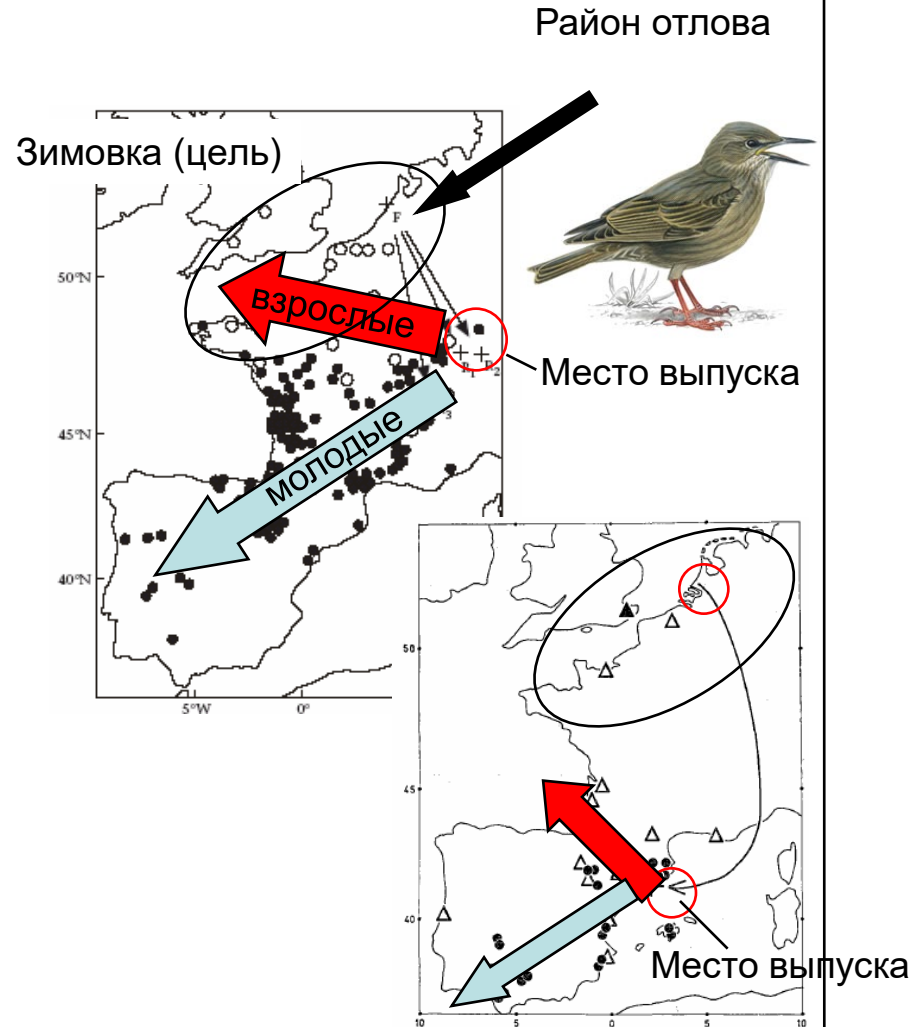
Концентрации двух атмосферных газов

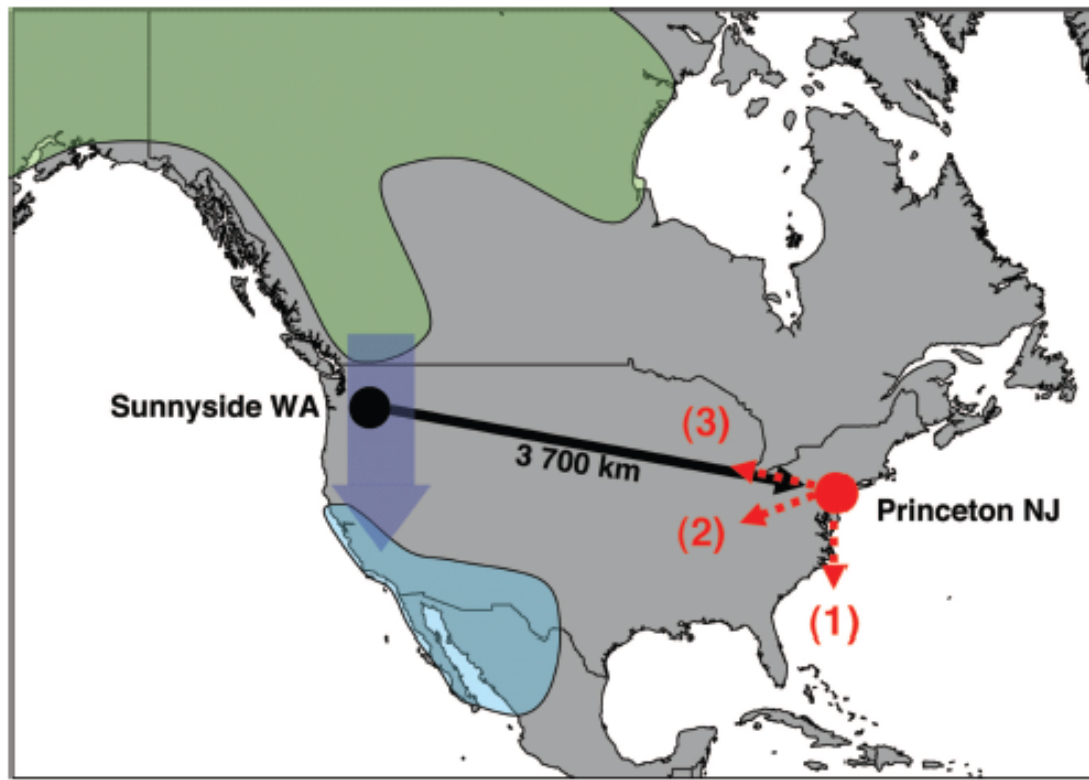


Разница между опытными и неопытными мигрантами

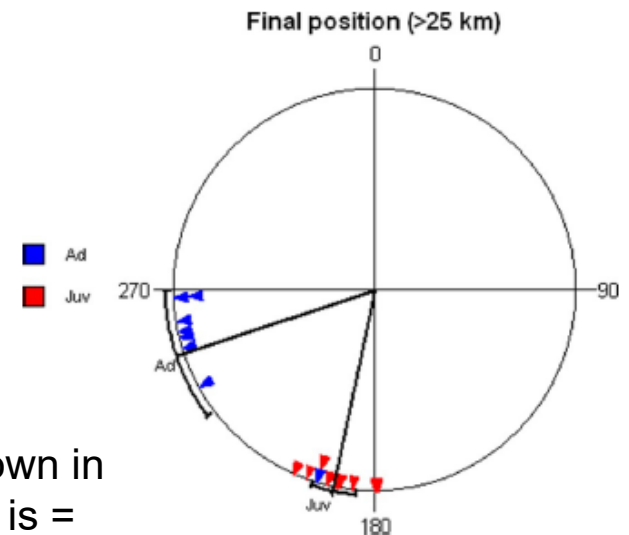
Завозы скворцов

Perdeck 1958, 1974





The displacement of white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*, from Sunnyside, WA, to Princeton, NJ. Possible migration routes after release at Princeton are shown as normal migration direction (1), toward wintering area (2), and back toward capture site (3). Breeding area (green), wintering area (cyan), and normal migration route (blue) are indicated. Thorup et al. 2007: PNAS 104: 18115-18119.



Direction from the release site to the last observed position. Only positions 25 km from the release site are included. Adults are shown in blue, and juveniles are shown in red. For adults, the mean vector is $= 252 \pm 18^\circ$ and $r = 0.931$ ($Z = 6.94$, $n = 8$, $P = 0.001$, Rayleigh test), and for juveniles, it is $= 192 \pm 6^\circ$ and $r = 0.99$ ($Z = 8.82$, $n = 9$, $P = 0.001$, Rayleigh test). Mean directions and 95% confidence intervals are shown for each group, respectively. The single adult with a southerly orientation probably drifted initially in strong northwesterly winds. Thorup et al. 2007: PNAS 104: 18115-18119.

Пространственно-временная программа наследуется

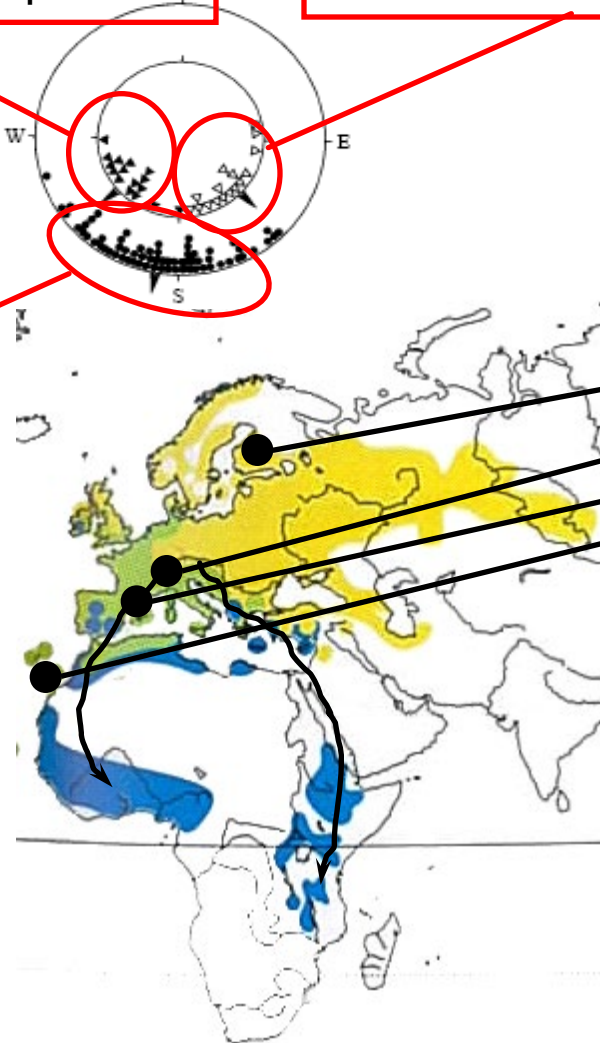
Славки из ЮЗ Германии

Славки из В Австрии

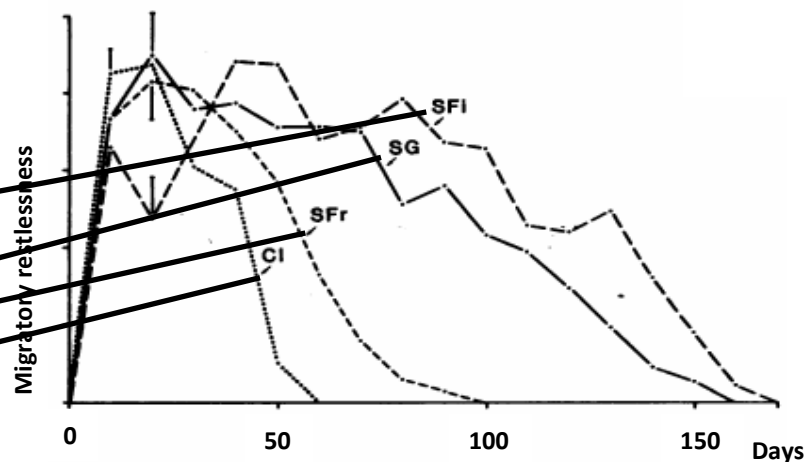
Гибриды F₁



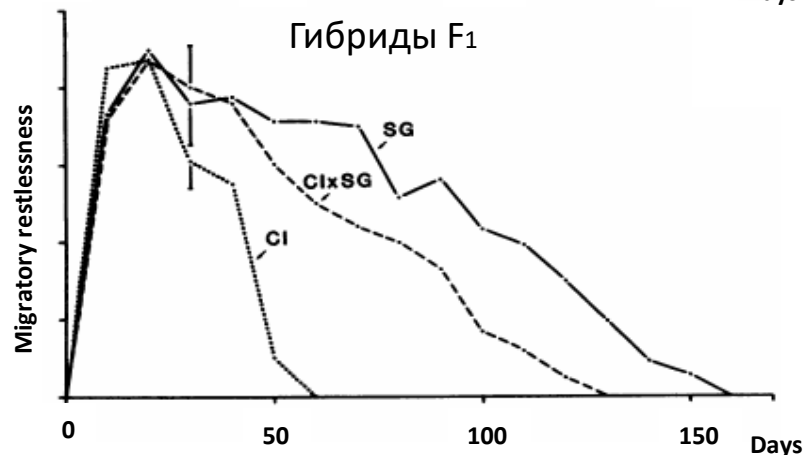
Черноголовая
славка

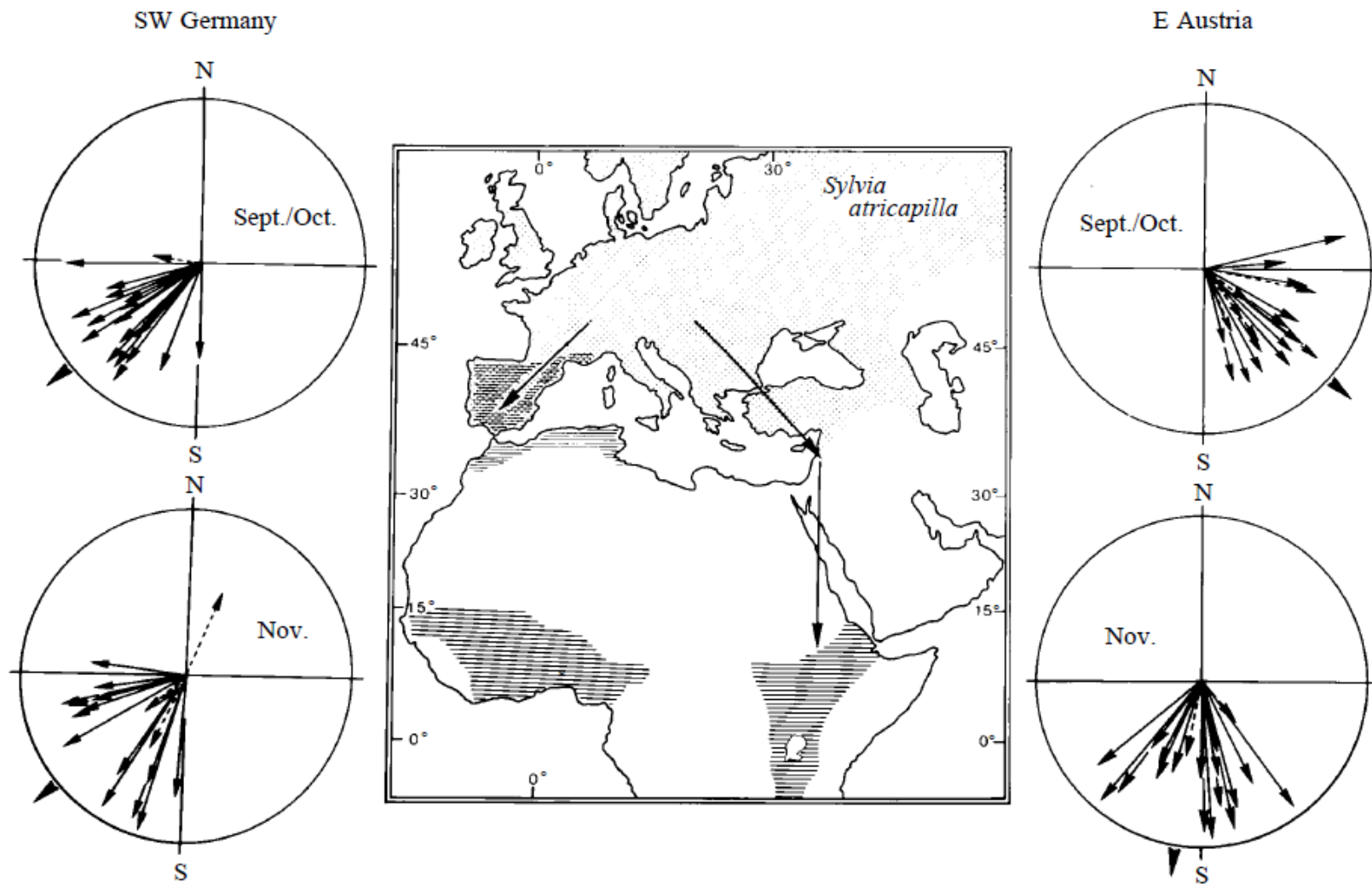


Количество часов с Zugunruhe

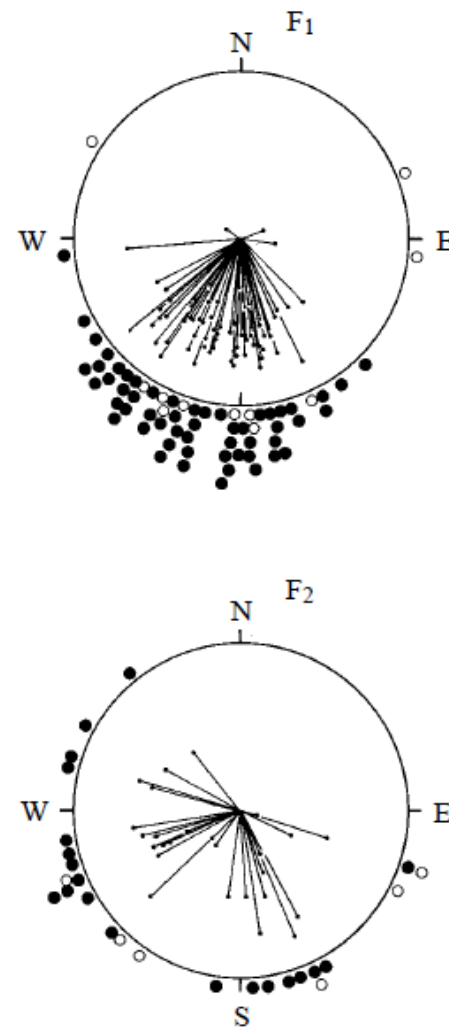
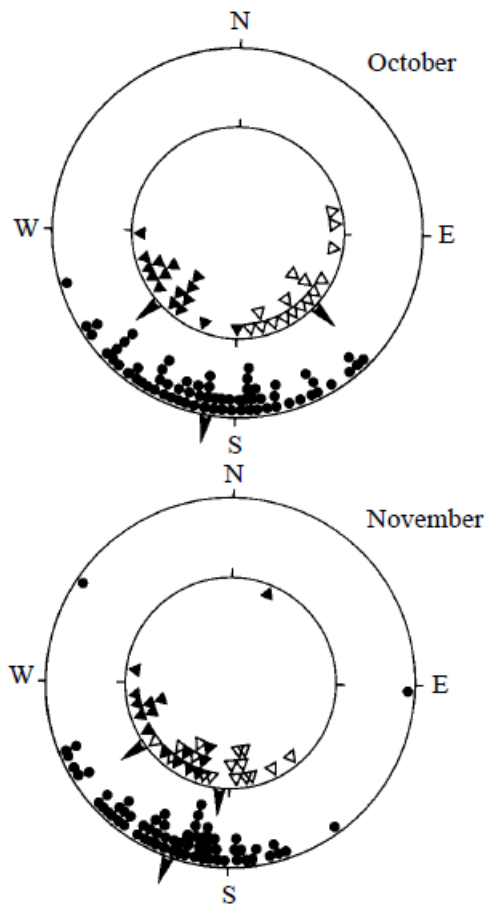


Гибриды F₁



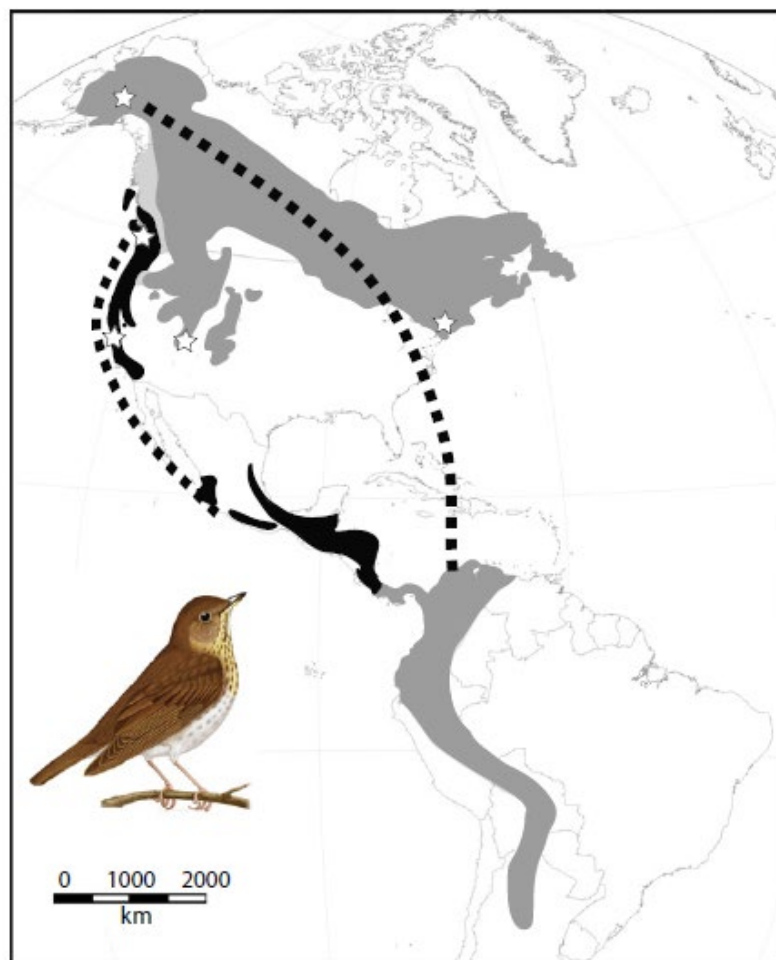


Путь миграции черноголовой славки и среднее направление ориентации отдельных выращенных в неволе особей из ЮЗ Германии и В Австрии.



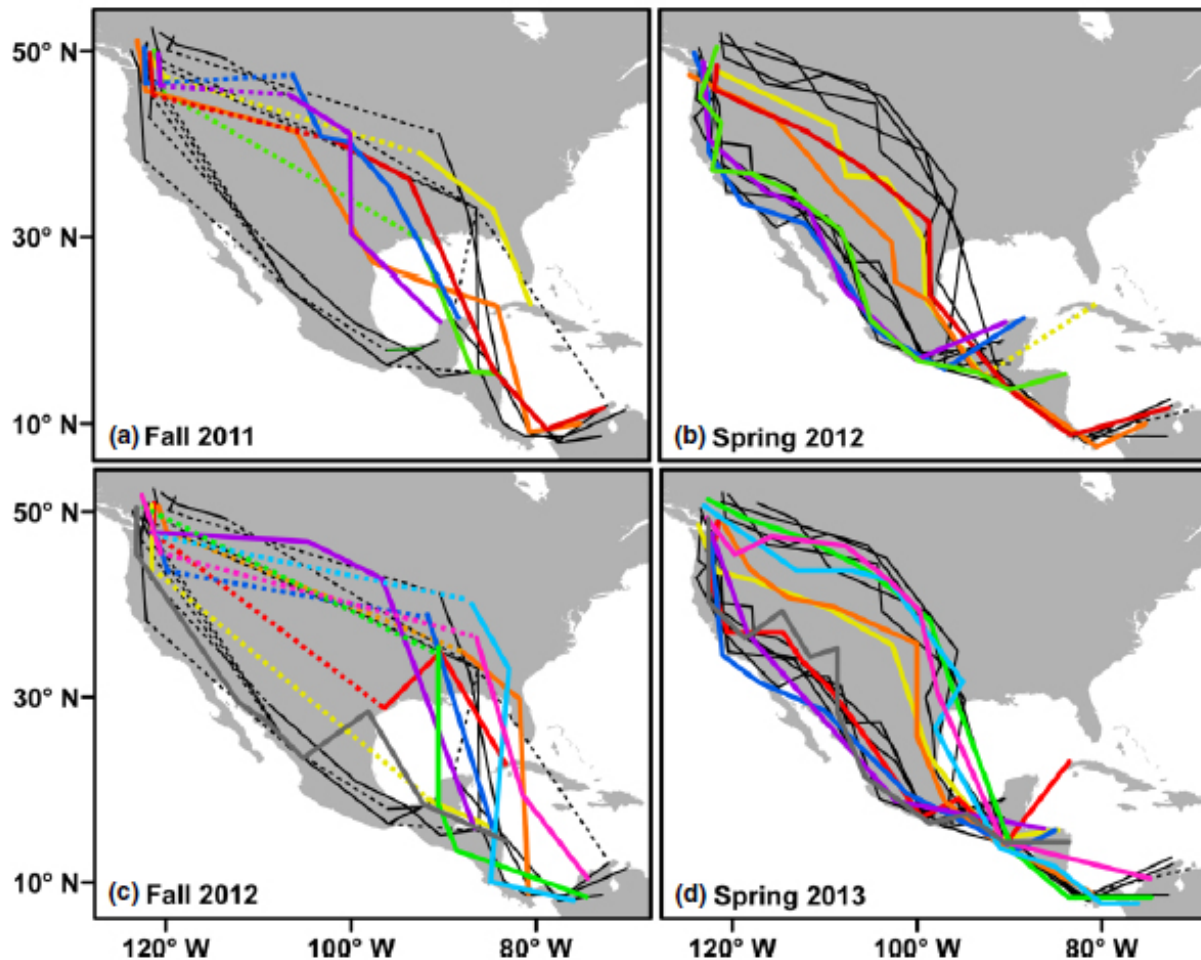
Слева: наследование направления миграции черноголовыми славками в эксперименте по скрещиванию германских и австрийских особей. Чёрные треугольники – птицы из ЮЗ Германии, белые треугольники – из В Австрии, точки – гибриды F1.

Справа: Ориентация гибридов F1 и F2.



Области размножения и зимовки двух подвидов свэнсонова дрозда.
Светло-серым показана возможная область интерградации.

Ruegg et al. 2014: Mol. Ecol. 23: 4757–4769.



Пути миграции свэнсоновых дроздов из зоны интерградации. Чёрный цвет – «чистые» особи, цветные линии – гибридные особи.

Delmore & Irwin (2014): Ecol. Lett. 17: 1211–1218.

Migratory orientation in a narrow avian hybrid zone

David P.L. Toews^{1,3}, Kira E. Delmore^{1,4}, Matthew M. Osmond¹, Philip D. Taylor² and Darren E. Irwin¹

¹ Department of Zoology and Biodiversity Research Centre, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada

² Department of Biology, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia, Canada

³ Current Address: Fuller Evolutionary Biology Program, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, United States of America

⁴ Current Address: Max Planck Institute for Evolutionary Biology, Plön, Germany

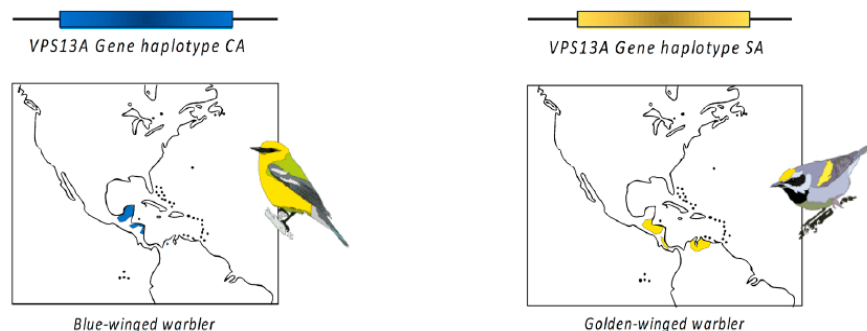
ABSTRACT

Background. Zones of contact between closely related taxa with divergent migratory routes, termed migratory divides, have been suggested as areas where hybrid offspring may have intermediate and inferior migratory routes, resulting in low fitness of hybrids and thereby promoting speciation. In the Rocky Mountains of Canada there is a narrow hybrid zone between Audubon's and myrtle warblers that is likely maintained by selection against hybrids. Band recoveries and isotopic studies indicate that this hybrid zone broadly corresponds to the location of a possible migratory divide, with Audubon's

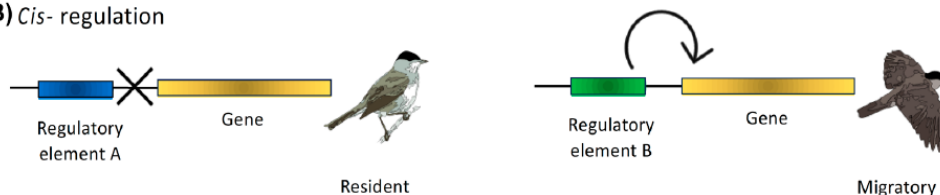
Методы. Мы изучали осеннюю миграционную ориентацию пойманных в природе лесных певунов в центре зоны гибридизации с помощью видеореги-страции миграционной активности в круговых аренах. Мы проверяли наличие взаимосвязи между миграционной ориентацией и генетическим бэкграундом, который оценивали, используя набор видоспецифичных диагностических генетических маркеров.

Мы приводим результаты второго в мире исследования потенциальной ассоциации между генетическим происхождением и миграционной ориентацией в зоне гибридизации двух форм мигрирующих птиц. Использование видеорегистрации ориентационного поведения и автоматического анализа видеозаписей позволило нам собрать данные от большого количестве птиц во время осенней миграции и получить данные с более высокой степенью разрешения, чем позволяет использование конусов Эмлена. Несмотря на эти методические преимущества и данные о наличии миграционного раздела в зоне гибридизации миртового лесного певуна и лесного певуна Одюбона (Toews, Brelsford & Irwin, 2014), мы не нашли связи между генетическими маркерами и миграционной ориентацией.

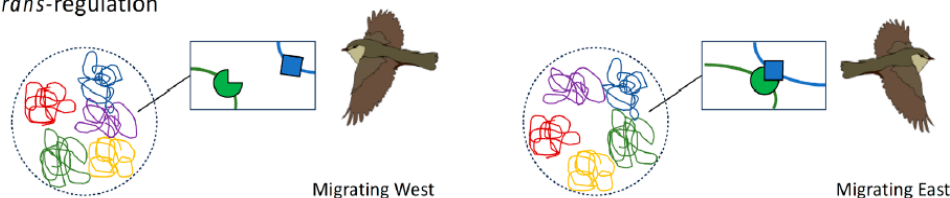
(A) Coding polymorphism



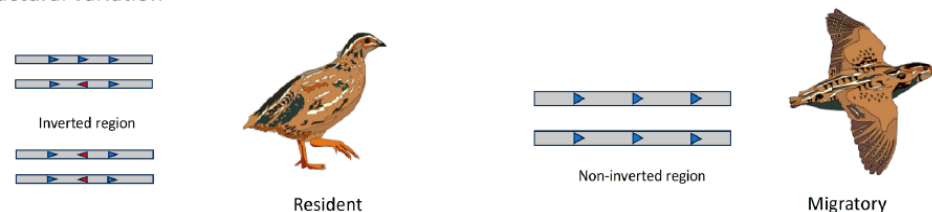
(B) Cis- regulation



(C) Trans-regulation



(D) Structural variation



Различная генетическая основа миграционного поведения у разных видов птиц с участием кодирующих и некодирующих последовательностей.

- (A) SNP в кодирующих регионах гена VPS14A, который определяет район зимовки у **древесниц р. *Vermivora***.
- (B) SNP в некодирующих регионах у **черноголовых славков** расположены рядом с кодирующими регионами; cis-регуляция таких регионов может приводить к существованию как мигрирующих, так и оседлых популяций.
- (C) Подвиды **веснички** отличаются по направлению миграции, которые тесно скоррелированы с различиями в регионе MARB. Он содержит большое количество подвижных элементов и «обрывков» генов обонятельного рецептора (ORs), которые регулируют trans-взаимодействия между хромосомами, которые, возможно, влияют на направление миграции.
- (D) У **перепелов** оседлые птицы имеют доминантную инверсию в хромосоме 1 (т.е. гомозиготы и гетерозиготы по этому аллелю оседлы), а у перелетных особей содержится неинвертированный вариант. Это приводит к различным взаимодействиям между генетическими элементами и/или тем, как сворачивается хроматин.

Мы подчеркиваем, что исследования должны развиваться в новых направлениях, подтверждая тот факт, что, вероятно, не существует единой генетической основы регулирования миграции у птиц.

ФИЛОПАТРИЯ И ИМПРИНТИНГ ТЕРРИТОРИИ У ПТИЦ

Возвращаются ли птицы в район рождения и/или гнездования?

Какие места и когда способны запомнить птиц?

Как птицы попадают в районы, где они раньше были?

- места «записаны» в генах

- социальная информация

- пространственно-временная программа



Верность птиц местам рождения и гнездования

Philopatry – любовь к отечеству

Natal philopatry – возвращение птиц в район рождения

Breeding philopatry – возвращение птиц в район гнездования

Winter philopatry – возвращение птиц в район зимовки



**Результаты эксперимента по завозу яиц
мухоловки-пеструшки (Соколов, Высоцкий,
Гаврилов, Керимов, 1994)**

- **Перевезено** **130 яиц**
- **Вылетело из гнезд** **79 птенцов**
- **Поймано в тот же сезон** **18 (23%)**
- **Средний возраст отлова** **36 дней**
- **Поймано на следующий год:**
- **- в Звенигороде** **0**
- **- на Куршской косе** **5 (6,3%)**

- **Howard (1920)**

Впервые сформулировал гипотезу о **строгой верности** птиц гнездовой территории

- **Välikangas (1933)**

Впервые в мире экспериментально показал, что **нет врожденного знания** местоположения родины, перевезя **яйца кряквы** из Англии на Ладожское озеро. Часть птиц была найдена впоследствии не в Англии, а на Ладоге.

- **Исаков (1954)**

“Местная популяция из года в год населяет определенную территорию (часто локальную) и **пополняется главным образом за счет своих потомков**”.

- **Löhrl (1959)**

Впервые в мире экспериментально доказал на мухоловке-белошейке, что выбор места будущего гнездования у молодых птиц **впервые происходит в послегнездовой период до миграции.**

- **Соколов (1991)**

Современные представления о филопатрии и дисперсии птиц

Распространенность филопатрии в классе ПТИЦ

• <i>Podicipediformes</i>	• 1 (NP); 3 (BP); 1 (WP)
• <i>Procellariiformes</i>	• 11 (NP); 17 (BP)
• <i>Ciconiiformes</i>	• 4 (NP); 5 (BP)
• <i>Anseriformes</i>	• 18 (NP); 23 (BP); 17 (WP)
• <i>Falconiformes</i>	• 8 (NP); 15 (BP); 6 (WP)
• <i>Gruiformes</i>	• 3 (NP); 4 (BP); 4 (WP)
• <i>Charadriiformes</i>	• 47 (NP); 82 (BP); 31 (WP)
• <i>Apodiformes</i>	• 4 (NP); 7 (BP)
• <i>Passeriformes</i>	• 76 (NP); 109 (BP); 89 (WP)
• <i>Total</i>	• 182 (NP); 280 (BP); 150 (WP)

Средний процент пойманных в районе мечения птиц

- *Podicipediformes* **22,1 (NP); 60,3 (BP);**
- *Anseriformes* **11,2 (NP); 43,8 (BP); 54,0 (WP)**
- *Charadriiformes* **14,9 (NP); 56,4 (BP); 65,7 (WP)**
- *Passeriformes* **6,0 (NP); 30,0 (BP); 22,2 (WP)**

Natal philopatry – возвращение птиц в район рождения

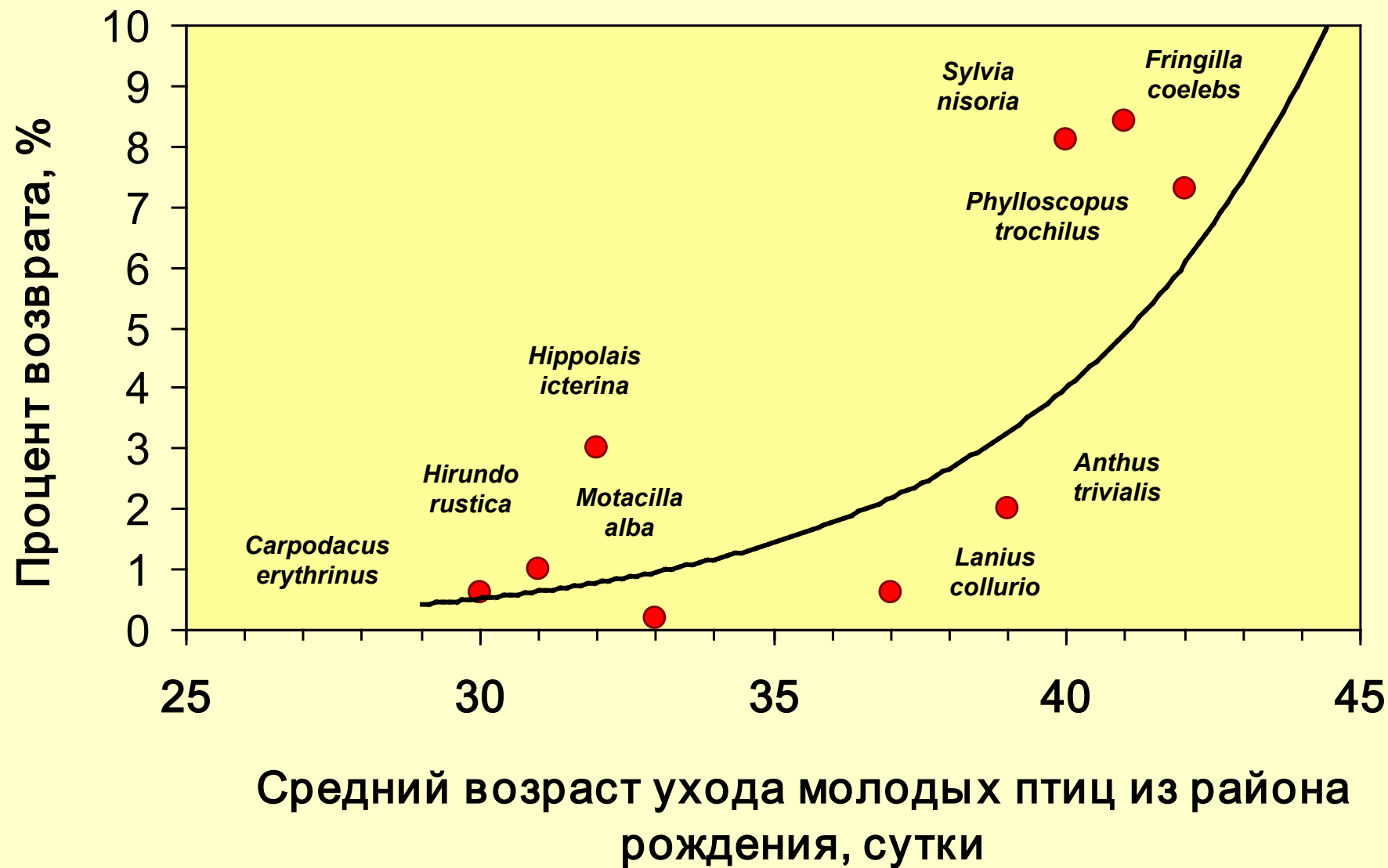
Breeding philopatry – возвращение птиц в район гнездования

Winter philopatry – возвращение птиц в район зимовки

Доля птиц (%), пойманных в районе миграционной остановки

- | | | | |
|---------------------------|---------------|--------|------------|
| • <i>Branta bernicla</i> | (Дания) | • 40.7 | (24/59) |
| • <i>Calidris alba</i> | (Исландия) | • 53.6 | (15/28) |
| • <i>Charadrius</i> | (США | • 46.3 | (19/41) |
| <i>semipalmatus</i> | (Массачусетс) | | |
| • <i>Luscinia svecica</i> | (Португалия) | • 7.0 | (14/200) |
| • <i>Acrocephalus</i> | (Португалия) | • 4.5 | (126/2793) |
| <i>scirpaceus</i> | (Израиль) | • 4.7 | (123/2593) |
| • <i>Saxicola rubetra</i> | (Тунис) | • 1.0 | (16/1903) |

Уровень филопатрии у разных видов в зависимости от возраста ухода молодых птиц из р-на рождения



Период импринтинга территории будущего гнездования у разных видов птиц

• <i>Diomedea immutabilis</i>	30-150 days	(Fisher, 1971)
• <i>Branta canadensis</i>	50-60	(Surrendi, 1970)
• <i>Jynx torquilla</i>	35-50	(Соколов, 1988)
• <i>Ficedula albicollis</i>	45-55	(Lohrl, 1959)
• <i>Phylloscopus trochilus</i>	30-40	(Соколов, 1976)
• <i>Sylvia nisoria</i>	30-40	(Соколов, 1976)
• <i>Sylvia curruca</i>	40-55	(Соколов, 1988)
• <i>Hippolais icterina</i>	30-45	(Соколов, 1976)
• <i>Motacilla alba</i>	35-50	(Паевский, 1976)
• <i>Anthus trivialis</i>	40-55	(Соколов, 1988)
• <i>Lanius collurio</i>	35-55	(Соколов, 1988)
• <i>Emberiza schoeniclus</i>	40-55	(Наукіоја, 1971)
• <i>Sturnus vulgaris</i>	30-35	(Соколов, 1976)
• <i>Fringilla coelebs</i>	30-40	(Соколов, 1981)

Могут ли птицы запечатлеть территорию будущего гнездования, находясь в вольере?

- **Выкормлено вручную** **118 зябликов**
- **Группа I** **48 особей**
 - - выпущена в возрасте 30 дней возле вольеры
 - - держалась в месте выпуска в среднем 27 дней
 - - поймано на следующий год **7 (14,6%)** особей;
- **Группа II** **70 особей**
 - - выпущена в возрасте 50-70 дней в 70 км к SW
 - - на следующий год поймано **0** особей в р-не родной вольеры

Способны ли птицы запечатлеть территорию будущего гнездования, в более позднем возрасте?

- **Выкормлено вручную 34 зяблика**
- **выпущены в возрасте >50 дней у вольеры**
- **держались в месте выпуска в среднем 32 дня**
- **- поймано в тот же год 31 (91%) особей**
- **поймано на следующий год 3 (9,4%) особи в р-не родной вольеры**

Какого размера территорию запечатлевают птицы?

- *Diomedea immutabilis* **2 km radius** (Fisher, 1971)
- *Accipiter nisus* **5 km** (Newton, 1983)
- *Ficedula hypoleuca* **1-2 km** (Соколов, 1991)
- *Phylloscopus trochilus* **1-2 km** (Соколов, 1991)
- *Fringilla coelebs* **1 km** (Соколов, 1991)



- Для запечатления территории птица должна иметь свободу передвижения для сбора информации (не обязательно полет);
- Птица может запечатлеть территорию даже после окончания “чувствительного” периода импринтинга;
- Информация о запечатленной территории хранится в долговременной памяти птицы практически на протяжении всей ее жизни;
- В долговременной памяти птицы хранится информация о нескольких (до десятка и более) территориях – рождения, гнездования, зимовки, миграции, линьки



Обычно зарянки не возвращаются на места рождения и/или гнездования!

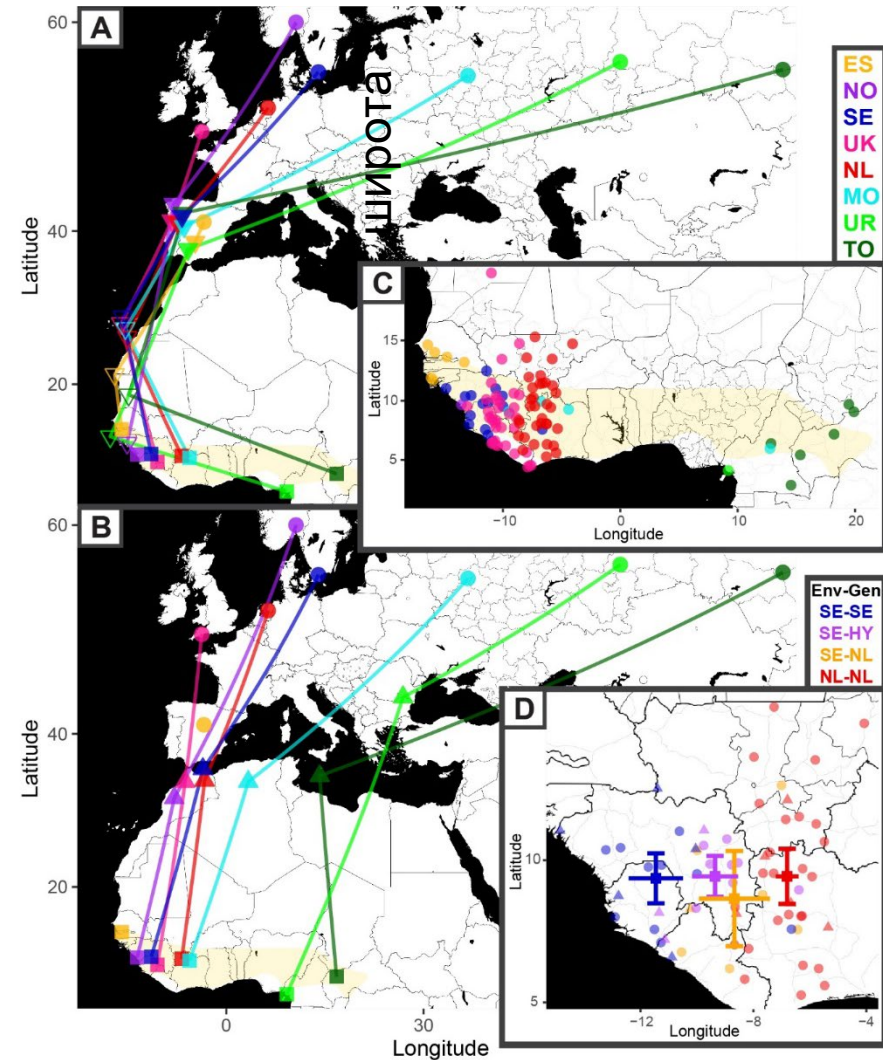
Но иногда они возвращаются!

Пути осенних и весенних миграции мухоловок-пеструшек

• Migratory routes and wintering sites of pied flycatchers. Autumn (A) and spring (B) migration routes of populations throughout the breeding range are given by plotting the median latitude and longitude for key locations and connecting these by lines.

Migratory connectivity of pied flycatchers unravelled through range-wide tracking and a common garden experiment

K.P. Lamers^{*1}, J. Ouwehand¹, R. Ubels¹, M. Nicolaus¹, C. Camacho², J. Potti², F. Bell³, M. Burgess³, H.M. Lampe⁴, J.Å. Nilsson⁵, A. Kerimov⁶, T. Ilyina⁶, A. Bushuev⁶, E. Ivankina¹⁰, E. Belskii⁷, V.G. Grinkov⁸, H. Sternberg⁹, C. Both¹



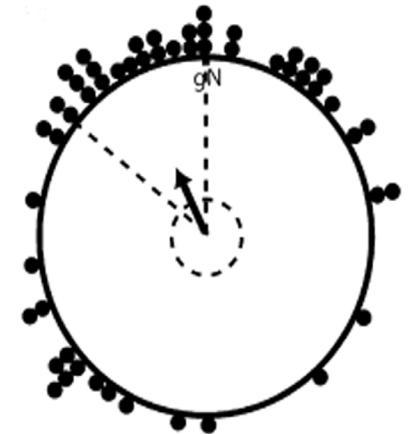
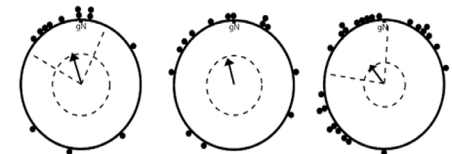
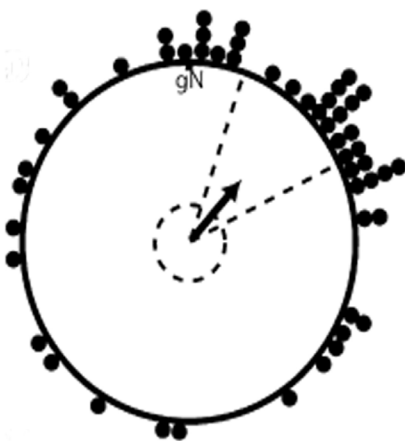
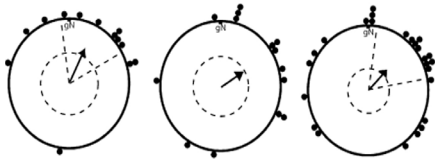


Völkangas (1933)

Zvenigorod

Как птицы возвращаются на места гнездования?

Навигация тростниковых камышевок

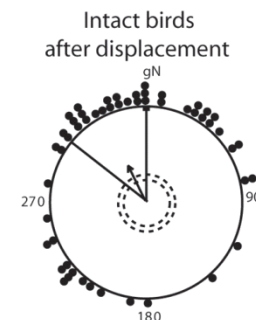
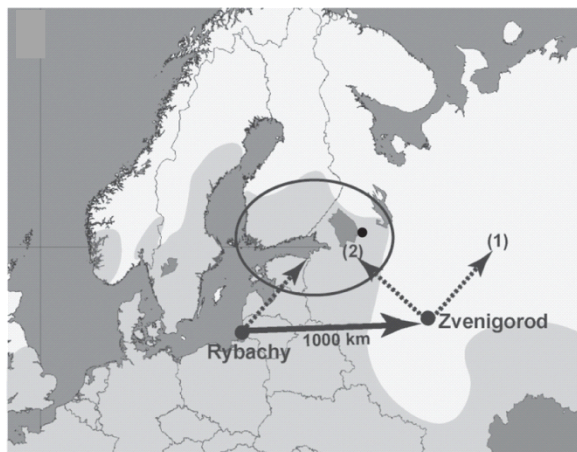
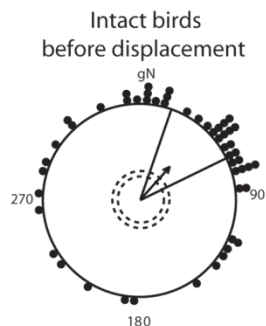


Chernetsov et al. (2008): Curr. Biol. 18: 188-190.

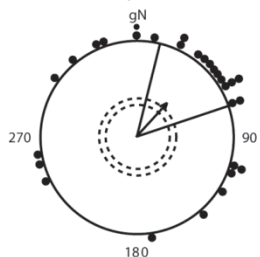


Чтобы компенсировать смещение, V1 должен быть интактным

A



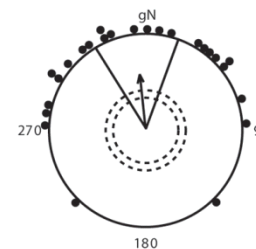
Sham sectioned birds
before displacement



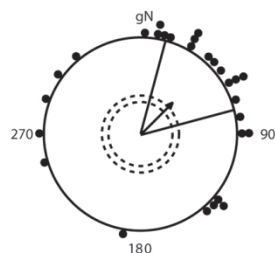
Sham section operation



Sham sectioned birds
after displacement



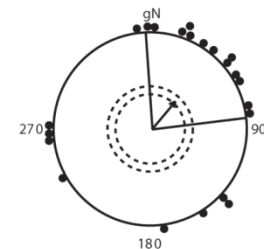
V1-sectioned birds
before displacement



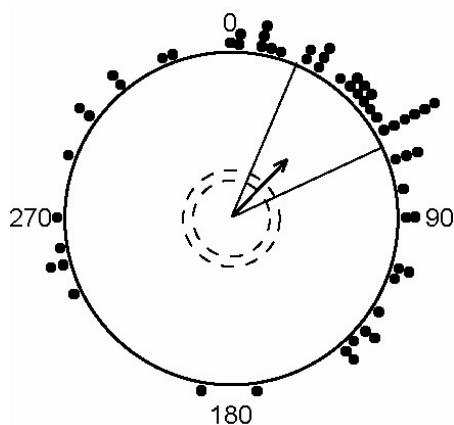
Section of the ophthalmic branch
of the trigeminal nerve



V1-sectioned birds
after displacement

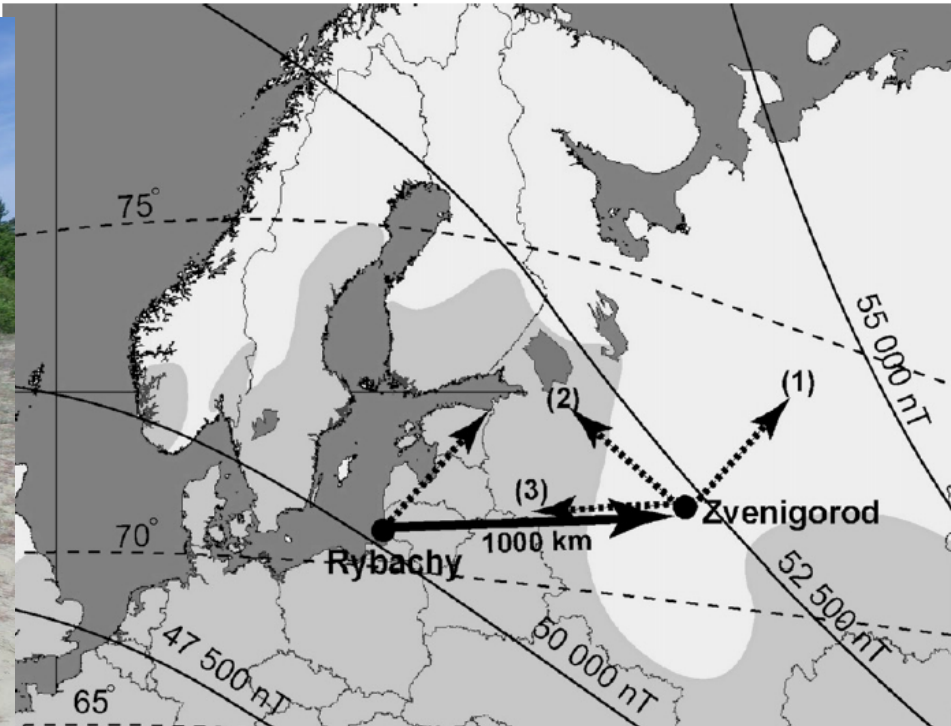


At the capture site



V1 передаёт навигационную
информацию.
Магнитную?

Виртуальное магнитное смещение



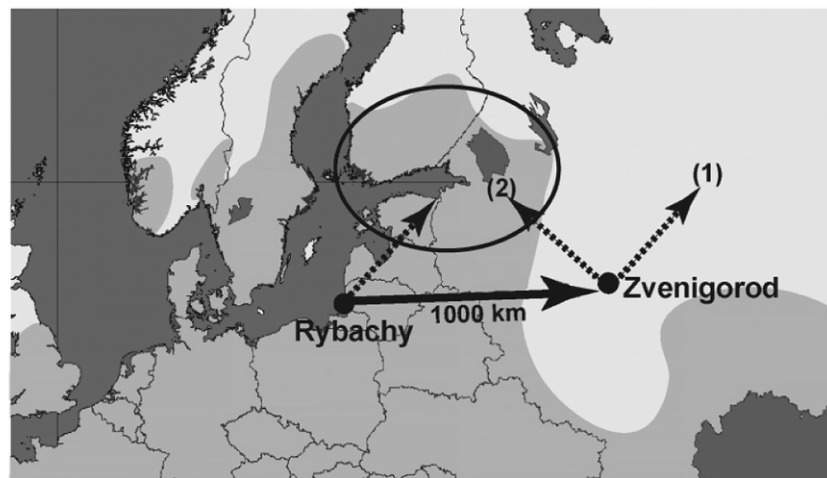
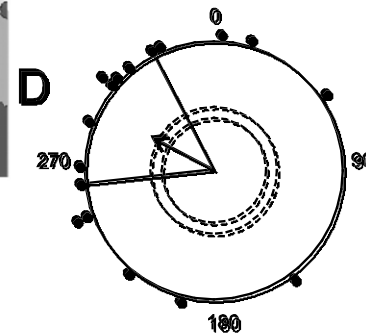
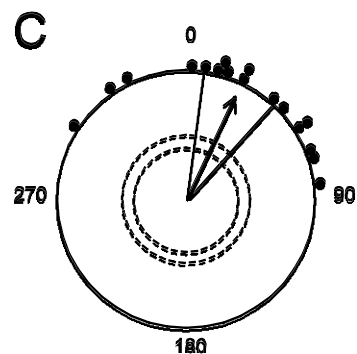
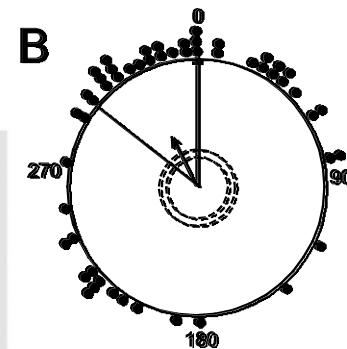
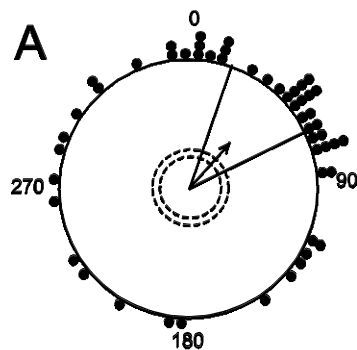
Общая напряжённость поля 50688 нТл => 52175 нТл

Наклонение 70.5° => 71.2°

Склонение 5.5° => 10.1°



Реальное и виртуальное смещение

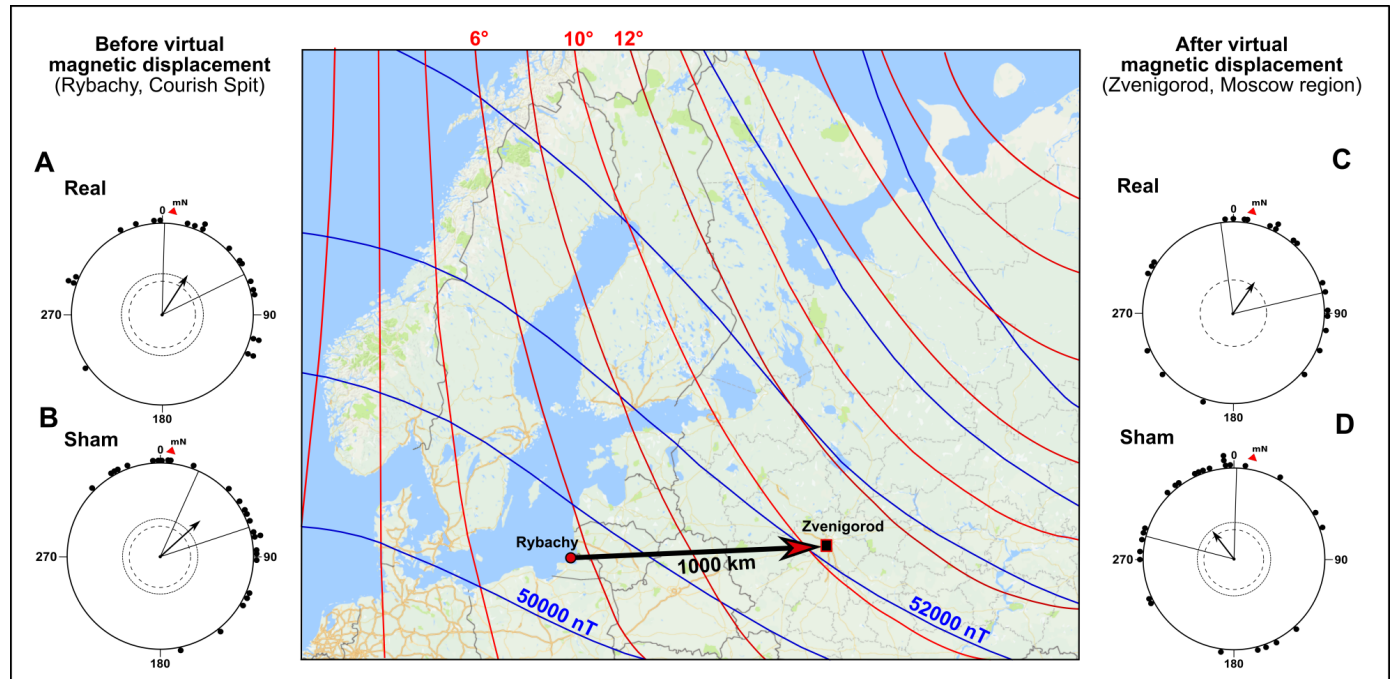


A => B – реальное физическое смещение камышевок с интактным тройничным нервом

C => D – виртуальное магнитное смещение камышевок с интактным тройничным нервом

Изменяя только магнитную информацию, мы вызываем поведенческий ответ (реориентацию с северо-востока на северо-запад), неотличимый от ответа при реальном смещении мигрирующих тростниковых камышевок из Прибалтики в Московскую область

Это сильный аргумент в пользу магнитной природы навигационной карты, по крайней мере у тростниковых камышевок



Pakhomov,
Anashina, Heyers,
Kobylkov, Mouritsen,
Chernetsov 2018:
Sci. Rep.