

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Отделение биологических наук
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Научный совет по проблемам экологии биологических систем
Научный совет по гидробиологии и ихтиологии
Териологическое общество
Зоологический институт
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Научная конференция
Москва, 13–16 октября 2014 г.



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2014

Ориентации и навигации животных. Тезисы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 60 с.

В сборнике представлены сообщения конференции по следующим направлениям: 1. Поведенческие механизмы ориентации животных. 2. Сенсорные основы пространственной ориентации. 3. Мотивационные аспекты, биологические ритмы и другие физиологические основы пространственной ориентации. 4. Механизмы ближней и дальней ориентации, синтез ориентационных программ. 5. Методы изучения ориентации, навигации и миграций. 6. Ориентация и навигация в онтогенезе животных. 7. Пространственная память и обучение.

Председатель оргкомитета:

Академик РАН Д.С. Павлов
(ИПЭЭ РАН)

Зам. председателя:

Член-корр. РАН В.В. Рожнов
(ИПЭЭ РАН)

Ученый секретарь оргкомитета:

К.б.н. А.В. Купцов (ИПЭЭ РАН)

Члены оргкомитета:

К.б.н. В.А. Бастаков (ИППИ РАН)

К.б.н. В.М. Карцев (Биофак МГУ)

Д.б.н. А.О. Касумян (Биофак МГУ)

Д.б.н. Д.Н. Лапшин (ИППИ РАН)

Д.б.н. Ю.Б. Мантейфель (ИПЭЭ РАН)

Д.ф.-м.н. В.М. Ольшанский (ИПЭЭ РАН)

Д.б.н. С.П. Харитонов (ИПЭЭ РАН)

*Конференция проводится при финансовой поддержке РФФИ
(грант 14-04-20461-г) и Отделения биологических наук РАН*

Контактные адреса и телефоны:

conf2014orientation@gmail.com

119071, г. Москва, Ленинский пр-т., д. 33, ИПЭЭ РАН,
Александр Викторович Купцов

МЕХАНОРЕЦЕПТОРНЫЕ ОРГАНЫ ЖИВОТНЫХ КАК ОСНОВА ТАКТИЛЬНОЙ ОРИЕНТАЦИИ

К.В. Авилова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
wildlife@inbox.ru

Механические колебания, воспринимаемые с помощью механорецепторов, могут быть носителями разнообразных сведений. Они служат материальной основой восприятия биологического сигнального поля, основные представления о котором были впервые сформулированы Н.П. Наумовым (1972, 1977). Тактильная рецепция свойственна различным группам животных. Постоянно циркулирующая в среде обитания информация о партнерах, соседях, врагах, пищевых объектах упорядочивает и канализирует активность животных. И.А. Шилов отметил способность животных насыщать местообитания информацией как неотъемлемое свойство биоценоза. Он обосновал представление о специфическом механизме поддержания целостности и устойчивости популяций благодаря разнокачественности особей по реакции на получаемую и продуцируемую информацию (Шилов, 1977, 1999).

У чешуйчатых рептилий описаны сенсиллярные и асенсиллярные кожные органы на различных участках поверхности тела. Чувствующее начало в рецепторах обоих типов представляет собой дисковидное нервное окончание (Ананьева и др., 1986, Dujsebajeva, Ananjeva, 1996). Сложные механорецепторные структуры, позволяющие судить об ориентации с их помощью, известны у зверей отряда однопроходных (Bohringer, 1976, Andres & von Doring, 1984, Proske *et al.*, 1998) и насекомоядных (Куликов, Рутовская, 2013, Catania, 2000, 2005, 2011).

Механорецепторы широко распространены у птиц. Известно их огромное количество в клювах куликов (Галденков, Герасимов, 2010, Bolze, 1968). Высокая концентрация механорецепторов в форме телец Гербста была описана в клюве киви и ибисов (Cunningham *et al.*, 2007, Cunningham *et al.*, 2010).

Строение двух типов механорецепторов кончика клюва гусей описали немецкие физиологи (Gottschaldt, Lausmann, 1974), предложив для их агрегаций название «концевой орган клюва». Они экспериментально оценили его роль как усиление кожной чувствительности кончика клюва. Этот орган клюва был обнаружен нами почти у 50 видов птиц разных семейств отряда гусеобразных (Авилова, 1975, 1987, 1999). Морфологическая изменчивость органа проявляется в различных размерах рецепторного поля, плотности размещения рецепторных единиц, различиях размеров и формы наружных эпидермальных образований гусей, лебедей и уток. Асимметрия в строении тактильного аппарата подклювья и надклювья гусеобразных возрастает от примитивных к эволюционно продвинутым видам. Растительоядные наземные пластинчатоклювые сохраняют сенсиллярные органы в надклювье и их диффузное размещение. У животнойядных ныряющих видов проявляется тенденция к сокращению плотности размещения единиц и увеличению их размеров. У речных уток-фильтраторов многочисленные и дифференцированные по форме наружные тактильные органы расположены в подклювье с наиболее высокой плотностью, а число асенсиллярных органов в надклювье минимально.

Образования, морфологически и физиологически весьма сходные с органами осязания высших позвоночных, встречаются у членистоногих. Примерами конвергенции органов осязания с таковыми позвоночных служат антеннальные рецепторы личинок стрекоз и других водных насекомых (Иванов и др., 1973). Несмотря на различия размеров, расположения и деталей организации механорецепторных органов у позвоночных и беспозвоночных животных, между ними прослеживается определенное сходство общего плана строения, вызванное очевидно сходной функцией органов механорецепции у животных с близкими экологическими особенностями.

ОСОБЕННОСТИ ЛОКАЛИЗАЦИИ НЕПРЕРЫВНО И ПРЕРЫВИСТОГО ДВИЖУЩИХСЯ ЗВУКОВЫХ ИСТОЧНИКОВ

И.Г. Андреева, А.П. Гвоздева

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
ig-andreeva@mail.ru

Слуховой анализ движущихся звуковых источников является одним из существенных аспектов для ориентации в окружающем пространстве. Существует две гипотезы относительно механизма слухового анализа движения. Согласно одной из них, локализация движения представляет собой последовательное определение положений источника звука в отдельных точках траектории движения с использованием тех же признаков, которые служат для локализации неподвижных источников (теория фотоснимка). Другая гипотеза предполагает наличие в слуховой системе нейронов-детекторов, которые реагируют на изменения признаков локализации, возникающие при движении источника звука. Возможно, что используются оба механизма, а преимущественное применение одного из них определяется временной структурой сигнала движущегося источника: для локализации прерывистого движения используется механизм фотоснимка, а при непрерывном звучании источника работают нейроны детекторы движения. С нейронами детекторами связывают эффект слухового последствия движения, заключающийся в изменении оценки скорости и направления движения источника звука (тестового стимула) после прослушивания другого движущегося источника (адаптирующего стимула). Цель данной работы – проверить, возникает ли эффект последствия в том случае, когда тестовый и адаптирующий стимулы обладают разной ритмической структурой, и, таким образом, определить, происходит анализ непрерывного и прерывистого движения источника звука с помощью разных или одних и тех же нейрональных структур.

В исследовании принимало участие четверо взрослых испытуемых с нормальным слухом. Иллюзию приближения и удаления звукового источника создавали последовательностями шумовых посылок, линейно изменяющихся по амплитуде. Они подавались на два динамика, расположенных напротив испытуемого на разном расстоянии. Рост амплитуды шумовых посылок на одном динамике и ее снижение на другом динамике приводили к восприятию движения. Применяли 4 типа ритмических структур: два из них вызывали у испытуемых ощущение слитного движения, и два – ощущение прерывистого движения. На их основе были созданы адаптирующие и тестовые стимулы. Оценивали изменение восприятия направления движения тестовых стимулов после пятисекундной адаптации к непрерывно и прерывисто приближающемуся звуковому источнику по сравнению с условиями без адаптации. Эффект последствия, выражавшийся в увеличении числа ответов «удаляется» на непрерывные тестовые стимулы, наблюдался только тогда, когда приближающийся адаптирующий стимул был непрерывным. Изменения в восприятии направления движения прерывистых тестовых стимулов происходили только в условиях адаптации к прерывистому приближению звукового источника. Таким образом, последствие возникало только тогда, когда оба стимула, адаптирующий и тестовый, были прерывистыми или оба были непрерывными. Отсутствие последствия в условиях, когда адаптирующий и тестовый стимулы обладают разными качествами, указывает на то, что локализация непрерывно и прерывисто движущихся звуковых источников осуществляется разными нейрональными структурами.

ВОСПРИЯТИЕ ТРЕХМЕРНОГО ПРОСТРАНСТВА В ЗАДАЧАХ БЛИЖНЕЙ ОРИЕНТАЦИИ ЛЯГУШЕК И ЖАБ

В.А. Бастаков

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
bastakov@iitp.ru

Адекватное поведение человека и животных строится на реальной информации об окружающем пространстве – на реальной информации о постоянно меняющейся и часто агрессивной внешней среде. Но, реальная геометрия зрительной сцены и практически все параметры движущихся и неподвижных объектов (размер, форма, освещенность, цвет и т.д.) в значительной степени зависят от постоянно меняющихся условий внешней среды, а форма внешних объектов еще зависит от угла наблюдения. Выяснение физиологических механизмов реконструкции (восприятия) реальных параметров внешнего окружения у человека и животных и является основной задачей. Задачи адекватной интерпретации параметров окружающей среды важны для всех животных, ведущих активный образ жизни, и эти процессы могли влиять на эволюцию нервной системы, формируя нейрофизиологические механизмы, которые развивались и закреплялись в результате успеха (выживания) тех организмов, которые правильно интерпретировали неоднозначное зрительное окружение.

Анализ зрительно направляемого поведения (охотничьего поведения, поведения избегания опасности и территориального поведения) у лягушек и жаб в естественных условиях, и в условиях, когда стимулы предъявляли в отсутствии структурированного окружения, показал, что в последнем случае эти зрительные реакции часто конкурируют между собой. Причем животные совершают ошибки в оценке реальных размеров объектов, реагируя на добычу как на врага и наоборот. Эти ошибки является следствием неправильной оценки размера движущегося объекта и расстояния до него, поскольку в данном случае лягушки и жабы руководствуются в выборе добыча-враг не реальными размерами стимула, а угловыми. В результате анализа этих ошибок (функционально соответствующих зрительным иллюзиям человека), был сделан вывод, что в отсутствии структурированного окружения выбор добыча-враг-конкурент определяется соотношением угловых параметров раздражителя – размера и скорости, причем во всем диапазоне расстояний объект, двигающейся с большей скоростью воспринимается как более близкий. Механизм сопряженной оценки дистанций и реальных размеров внешних объектов представляется как механизм конвертирования линейных размеров внешних объектов в угловые размеры. В докладе также будут представлены данные об особенностях бинокулярного зрения у бесхвостых амфибий, а также приведены доказательства участия в определении дистанций у изученных животных движений параллакса.

МЕХАНИЗМ УГНЕТАЮЩЕГО ДЕЙСТВИЯ АЛКОГОЛЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ НАВЫКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРИЕНТАЦИИ В ВИРТУАЛЬНОЙ СРЕДЕ

Б.Н. Безденежных

Институт психологии РАН

bezbornik@mail.ru

Острое введение алкоголя нарушает формирование навыка пространственной ориентации (Matthews, Silvers, 2004). Это объясняется тем, что алкоголь нарушает формирование когнитивных карт в гиппокампе, нарушает внимание и т.д. Но эти нарушения являются и результатом прямого действия алкоголя на обменные процессы в нервных клетках (McGough *et al.*, 2004). Работа посвящена изучению механизмов опосредованного действия алкоголя на когнитивные процессы.

Исследования проведены на 20-ти здоровых добровольцах обоего пола в возрасте от 21 до 35 лет, имеющих опыт употребления алкоголя. Испытуемые совершали поиск скрытой платформы в виртуальном лабиринте Морриса. Они начинали движение по лабиринту с одной из двух возможных стартовых позиций 1 или 2, которые предъявлялись в случайном порядке и равновероятно. Всего они совершали 20 проб. На каждом испытуемом прохождение водного лабиринта Морриса проводилось дважды – в контрольном состоянии и в состоянии алкогольного опьянения – с интервалом 1–2 месяца. Очередность этих экспериментов для каждого испытуемого была случайной. Испытуемые принимали либо 20% раствор этанола в количестве из расчета 1 мл 96% этанола на 1 кг веса, либо воду в таком же количестве в контрольных экспериментах. При обработке результатов оценивалось время достижения цели, количество правильных и ошибочных действий, количество остановок и поворотов при прохождении лабиринта, время нахождения в зоне цели. Эффект последовательности (ЭП), характеризующий процесс приобретения навыка, оценивался по зависимости времени прохождения лабиринта от предшествующих прохождений из 2-х предшествующих позиций старта: 1.1; 1.2; 2.1; 2.2. Данные показатели сравнивались при выполнении задач в нормальном состоянии и в состоянии алкогольного опьянения. Обнаружено, что время поиска скрытого лабиринта у испытуемых в трезвом состоянии достоверно короче, чем в состоянии алкогольного опьянения ($t=4.8$; $p=0.023$). В процессе многократного повторения поиска платформы у «контрольных» испытуемых время поиска сократилось ($t=-5.3$; $p=0.015$), а у испытуемых в «алкогольной» серии это время не изменилось ($t=-0.12$; $p=0.930$). Для анализа ЭП сопоставлялись различия во времени поиска скрытой платформы с позиций 1 или 2 в контрольном состоянии и в состоянии опьянения. Сравнивали зависимость этого времени от комбинации предшествующих 2-х проб, начинающихся с соответствующих стартовых позиций: 1.1; 1.2; 2.1; 2.2. Время поиска платформы со стартовой позиции 1 и 2 у «контрольных» испытуемых зависело от последовательности предшествующих проб ($df\ 1/20$, $F=3.199$, $p=0.020$ и $df\ 2/20$, $F=3.163$, $p=0.013$); у испытуемых в состоянии алкогольного опьянения это время не зависело от последовательности предшествующих проб ($df\ 3/19$, $F=0.336$, $p=0.84$ и $df\ 4/19$, $F=0.311$, $p=0.63$). ЭП многие авторы связывают с прогнозированием ситуации (у нас стартовой позиции), в связи с которой будет осуществляться соответствующее поведение. С позиций теории функциональных систем прогнозирование проявляется в объединении в зависимости от предшествующих действий определенных нейронных систем для эффективного выполнения действия. Для быстрого соединения нейронов тех или иных систем необходимо, чтобы их синаптические входы были пластичны. По-видимому, алкоголь подавляет пластичность синаптических входов нейронов разных систем, что сопровождается неизменной активностью одного набора систем, обеспечивающих действие.

Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Фундаментальные науки – медицине», 2014.

ВЛИЯНИЕ ДЛИНЫ ДНЯ НА ЛОКОМОТОРНУЮ АКТИВНОСТЬ У МИГРИРУЮЩИХ ДЛИННОХВОСТЫХ СИНИЦ: ВОЗМОЖНОСТЬ ОЦЕНКИ ПОЛОЖЕНИЯ НА ПУТИ МИГРАЦИИ?

Ю.Г. Бояринова, О.В. Бабушкина

Санкт-Петербургский государственный университет

julia.bojarinova@gmail.com

Известно, что миграционное состояние у птиц возникает на эндогенной основе, а в качестве основного синхронизатора внутренних физиологических ритмов с сезонными изменениями внешней среды выступает фотопериод (обзоры Berthold, 1996, Gwinner, 1996, Helm *et al.*, 2013). В частности, по экспериментальным работам хорошо известно, что короткая длина дня в период, предшествующий осенней миграции, ускоряет наступление миграционного состояния у многих видов птиц и, т.о., синхронизирует индивидуальные циклы птиц одного вида с разными сроками рождения в сезоне. Однако, совершенно не ясно, действуют ли схожим образом фотопериодические условия в период самой миграции, возможна ли компенсация, например, скорости миграции у птиц, поздних сроков рождения либо особей, задержавшихся на трассе миграции в результате воздействия каких-либо неблагоприятных факторов. Данные кольцевания (Ellegren, 1993, Fransson, 1995) свидетельствуют о том, что это возможно: особи многих видов воробьиных птиц, мигрирующие в более поздние сроки в сезоне, имеют большую скорость миграции по сравнению с рано мигрирующими птицами тех же видов.

Мы исследовали локомоторную активность молодых длиннохвостых синиц (*Aegithalos c. caudatus*) в условиях двух разных фотопериодических режимов в период осенней миграции. Для эксперимента на Ладужской орнитологической станции (Ленинградская область, 60°41' N, 32°57' E) были отловлены 16 мигрирующих длиннохвостых синиц. В начале эксперимента локомоторная активность птиц, содержащихся на разных режимах, не различалась. Через три недели группа, содержащаяся в фотопериодических условиях, симулирующих задержку на трассе миграции, продемонстрировала более высокую локомоторную активность, по сравнению с контрольной группой.

Результаты эксперимента позволяют предположить, что птицы способны использовать комбинацию эндогенного ритма и фотопериода, воспринимаемого во время миграции, для того, чтобы оценить свое положение на трассе пролета. Такая информация может быть использована, например, для увеличения локомоторной активности, и как следствие, скорости перемещений, в случае поздних сроков миграции или непредвиденной задержки на трассе.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 09-04-01087а, 13-04-01474а и гранта СПбГУ 1.37.149.2014.

ВЕРОЯТНЫЙ МЕХАНИЗМ НОМАДНЫХ МИГРАЦИЙ ПТИЦ

О.В. Бурский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
obourski@gmail.com

Летние миграции сибирской кедровки (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*) на Енисее – грандиозное явление, вовлекающее в движение популяции с огромной территории. За день в поле зрения проходят тысячи или даже десятки тысяч птиц. Они летят над берегом реки почти непрерывным потоком и в течение многих недель придерживаются определенного направления. Трудно удержаться от впечатления, что птицы знают, куда и зачем летят, а если не знают, то облетают Землю вокруг и возвращаются с другой стороны.

Для осмысления этого явления мы привлекли исследования, объясняющие нерегулярные миграции (Носков и др., 2005, Bowler, Benton, 2005, Newton, 2006), опыт изучения расселения в метапопуляции регулярного мигранта (Бурский, 2008), и собственные наблюдения за миграцией ряда номадных видов. Они убеждают в том, что птицы, оценивая пригодность территории по соотношению ресурсов и потребителей, распределяются по ареалу в соответствии с новым урожаем кормов. Мы предположили, что в своих перемещениях птицы следуют трем простейшим, не уникальным принципам ориентации:

1. Лети оттуда, где нет доступных ресурсов.
2. Не лети туда, откуда летят другие.
3. Сопоставляй качество территории с затратами.

Из этих принципов вытекают проверяемые следствия:

1. Миграция начинается тогда, когда будущий урожай уже можно оценить по плодоношению деревьев, например по обилию незрелых шишек.
2. С началом дисперсии птицы появляются в малопригодных биотопах.
3. Полет мигрантов вначале хаотичен и приобретает направленность постепенно.
4. Направленность непредсказуемо меняется по годам внутри ареала вида, а за его пределами движение направлено преимущественно из ареала.
5. Мигранты оценивают условия: придерживаются предпочитаемых биотопов и следуют вдоль их границ, огибая преграды.
6. Миновав преграду, скопления птиц рассредоточиваются, исправляя курс.
7. Одновременно может преобладать не одно, а два различных направления при встрече «волн» разного происхождения.
8. В середине предельного срока миграции ее направление меняется на противоположное, с меньшим числом участников.
9. Чем хуже локальный урожай, тем позже формируется территориальное население.
10. Территориальное распределение птиц в период между миграциями пропорционально обилию ресурсов, доступных в радиусе кормовых полетов.
11. Численность птиц локальной популяции до начала миграции колеблется по годам пропорционально последнему урожаю, но с меньшей амплитудой.

Механизм номадных кочевок отличается от дисперсии, в сущности, только тем, что из-за непредсказуемой вариации плодоношения кормовых растений поисковый этап многократно увеличивается, а для ориентации используется оценка направления движения других особей.

Накопленные данные наблюдений по кедровке и другим номадным видам подтверждают ожидаемые следствия и предполагаемый механизм миграции.

ПРОБЛЕМЫ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ВИДОВОГО СОСТАВА РУКОКРЫЛЫХ ПО ОРИЕНТАЦИОННЫМ УЛЬТРАЗВУКОВЫМ СИГНАЛАМ

Д.А. Васеньков, В.В. Рожнов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

denvas@ngs.ru

Эхолокацию рукокрылых изучают более 50 лет (Griffin, 1958), сменив громоздкие аппараты (Айрапетьянц, Константинов, 1974) на портативные детекторы (Parsons, Szewczak, 2009). Разнообразие и одновременно видоспецифичность ультразвуковых сигналов (Jones, Teeling, 2006) могут создавать иллюзию легкого определения рукокрылых в любом месте, где обитают эти зверьки. Созданы программы автоматического определения по ультразвукам видового состава рукокрылых для отдельных регионов Северной Америки (SonoBat) и Западной Европы (bcAdmin). Но даже для относительно невысокого видового разнообразия Европы корректность автоматического определения варьирует от 48,7% до 100% для разных видов (Walters *et al.*, 2012). Определение видов по акустическим сигналам особенно затруднено в тропиках, где разнообразие рукокрылых максимально, а в умеренной зоне эта проблема актуальна в меньшей степени (Walters *et al.*, 2013). Однако, несмотря на бедность видового состава летучих мышей Центральной России в сравнении с таковым Западной Европы, определение принадлежности ультразвуковых сигналов оказывается затруднено даже в «ручном» режиме. Мы попытались использовать английский определитель по эхолокационным сигналам (Russ, 2012) и цифровые характеристики сигналов рукокрылых континентальной Европы (Walters *et al.*, 2012) для определения видового состава по записям, сделанным в Центральной России (Ивановская область, окрестности с. Клиновец). Эхолокационные сигналы записывали через детектор D-240X (Pettersson Elektronik) в июне 2012 г. рядом с устьем ручья впадающего в Волгу. При расшифровке записей обнаружены сигналы, параметры которых не соответствуют ни одному из видов, указанных в упомянутой выше статье (Walters *et al.*, 2012). В частности, обнаружены сигналы «неизвестного» вида «X» (мин. частота=27.4 кГц, макс. частота=51.1 кГц, пиковая частота=35.2 кГц, длительность=8.4 мс). По частотам этот сигнал соответствует *Nyctalus leisleri*, *Myotis dasycneme*, *Plecotus auritus*, а по форме больше соответствует *Plecotus austriacus* (Walters *et al.*, 2012). Однако, длительность и/или форма (кроме *P. austriacus*) этого сигнала не соответствуют ни одному из упомянутых выше видов. Кроме того, на востоке ареал *P. austriacus* ограничен западом Украины и Белоруссии (Spitzenberger *et al.*, 2006). Сигналы другого «неизвестного» вида «Y» (мин. частота=34.2 кГц, макс. частота=57.1 кГц, пиковая частота=47.1 кГц, длительность=7.6 мс) более всего соответствуют по частотным характеристикам *M. dasycneme* и *Pipistrellus pipistrellus*, но не соответствуют по длительности (*M. dasycneme*) или форме сигнала (оба вида). В целом, видовой состав рукокрылых Центральной России давно установлен по находкам/отловам зверьков (Ильин и др., 2002, Крускоп, 2002, Кожурина, 2009). Скорее всего, мы наблюдаем географическую изменчивость сигналов, а не проникновение в Ивановскую область неизвестного на европейском континенте вида. Сами авторы статьи по определению рукокрылых континентальной Европы по акустическим сигналам (Walters *et al.*, 2012) признают возможность ошибок определения, обусловленных географической изменчивостью параметров ультразвуковых сигналов.

Из вышеизложенного можно сделать вывод, что если в задачи исследования входит максимально корректное определение видового состава рукокрылых в изучаемом регионе по акустическим сигналам, то необходим предварительный отлов «местных» рукокрылых для записи «эталонных» ориентационных сигналов.

АНАЛИЗ КОМПЛЕКСНЫХ ЗАПАХОВЫХ МЕТОК САМЦАМИ *Phodopus sungorus*. РЕАЛИЗАЦИЯ ФЕНОМЕНА ХЕМОАНАЛИТИЧЕСКИХ СПОСОБНОСТЕЙ

Н.Ю. Васильева, Е.В. Карасева, А.М. Хрущова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

nyv1@yandex.ru

Настоящая работа является закономерным продолжением исследований, проведенных на джунгарском хомячке *Phodopus sungorus* (Литвинова, 2003, Хрущова и др., настоящий сборник), в которых описан феномен хемоаналитических способностей (ХАС) – принципиальная возможность анализировать смесь жидких экскретов конспецифических особей. Очевидно, однако, что в естественных условиях животным приходится сталкиваться с высохшими экскретами в составе многокомпонентных запаховых меток, образующихся в результате перемаркировки. При этом возникает закономерный вопрос, как реализуются ХАС при анализе «сухих» смесей и комплексных запаховых меток. Что происходит с экскретами разных особей в составе такой сложной запаховой метки – сохраняет каждый из них свою «индивидуальность» или образуется сложная химическая смесь? Происходит ли маскировка нижележащих экскретов экскретами наносимыми сверху? И как воспринимают такую метку животные – вычлениют каждый из компонентов или реагируют на образовавшийся комплексный стимул?

Целью настоящей работы была попытка найти подходы к решению этих вопросов. В задачи исследования входило определение способностей самцов джунгарского хомячка к анализу искусственных, имитирующих естественные, запаховых меток (ИЗМ), состоящих из мочи и секрета среднебрюшной железы (СБЖ) нескольких особей-доноров. Определяли способность самцов с относительно высокими ХАС ($N_n=5-6$, Хрущова и др., настоящий сборник) анализировать «сухие смеси» из образцов мочи или перемешанного нативного секрета СБЖ нескольких доноров, и ИЗМ. Самцы демонстрировали способность анализа «сухих» смесей и ИЗМ в соответствии со своими ХАС. Однако характер реакции на ИЗМ зависел также от ее конфигурации и типа экскрета. Самцы запоминали и узнавали индивидуальный запаховый образец, образующий верхний слой (ВС) независимо от конфигурации ИЗМ и природы экскретов, ее формирующих. Возможность распознавания нижнего слоя (НС) определялась обоими этими факторами. Так, при частичном перекрытии меток, состоящих как из образцов мочи, так и секрета СБЖ, тестируемые особи запоминали и реагировали на НС как на знакомый. При этом самцы запоминали НС даже в том случае, если его площадь, не перекрытая ВС и доступная для анализа, была минимально возможной при использованной технике приготовления ИЗМ. Если же ВС полностью перекрывал НС, то возможность распознавания последней зависела от типа экскрета. Так, если метки состояли из мочи, то животные были способны узнавать НС. Очевидно, что при последовательном нанесении слоев мочи на высохшие нижележащие происходит растворение и смешение образцов, что дает тестируемым животным возможность выделять и запоминать индивидуальные характеристики всех составляющих ИЗМ в соответствии со своими ХАС. В то же время, в случае полного перекрытия меток, состоящих из секрета СБЖ двух и более особей-доноров, НС становился недоступным для анализа. Последнее определяется, очевидно, физико-химическими свойствами секрета СБЖ, входящие в состав которого насыщенные жирные кислоты и воска, образуют на поверхности ИЗМ пленку, делающую невозможной эмиссию летучих компонентов из нижележащих слоев.

Полученные данные свидетельствуют о том, что в самцы джунгарского хомячка запоминают и распознают экскреты отдельных индивидуумов в составе ИЗМ, имитирующих метки, остающиеся в естественных местообитаниях. Очевидно, что описанные в эксперименте закономерности могут реализовываться в природе и у других видов животных, и служить основой для ориентации.

ОЦЕНКА ПОИСКОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ЛАЕК С ПРИМЕНЕНИЕМ НАВИГАЦИОННЫХ СИСТЕМ.

Н.О. Волков

Великолукская государственная сельскохозяйственная академия
volk884@rambler.ru

Лайки – многочисленная и популярная группа пород охотничьих собак. Их используют главным образом на зверовых охотах, но нередко и для добычи пернатой дичи.

Рабочие качества собаки – совокупность её поведенческих и физических особенностей оцениваются на состязаниях и испытаниях. Объективно оценить быстроту и правильность поиска в угодьях за одни испытания достаточно сложно, а без применения спутниковых регистраторов практически невозможно. Мы предлагаем использовать достаточно простую и надежную методику в основе которой лежит применение систем GPS/ГЛОНАСС регистрации. Основные преимущества подхода заключаются в возможности получения точных количественных характеристик работы собаки, что позволяет провести непредвзятую оценку её рабочих качеств.

Аппаратное обеспечение работы: прибор Astro 320 и 2 ошейника DC 50. Тестовая группа состояла из шести (три самца и три самки) чистопородных западносибирских лаек.

Расчет дальности поиска заключался в следующем: каждые 10 минут после напуска, устанавливали точки на треках ведущего и собаки, измеряли расстояние между ними, рассчитывали среднее значение. Оценку дальности поиска проводили за один час времени, т.к. в большинстве правил по вольным видам лайке на поиск отводится один час.

Средняя ширина поиска собаки №1 составляла от 108 до 109 м, №2 от 66 до 103 м, №3 от 179 до 240 м, №4 от 69 до 247 м, №5 от 247 до 530 м, №6 от 56 до 143 м. По нашим наблюдениям на ширину и глубину поиска влияют характер растительности и рельеф местности, численность зверя в угодьях, знание территории собакой и, возможно, другие латентные факторы.

Оценку быстроты поиска производили в “BaseCamp” (стандартное программное обеспечение производителя), отталкиваясь от записей времени начала работы и времени нахождения зверя или окончания поиска. С помощью этой программы выделяем область поиска собаки, определяем среднюю скорость поиска, пройденный путь и время поиска. Так же можно представить скорость в виде графика и определить её среднюю величину с помощью любой статистической программы.

Скопированные из программы “BaseCamp” данные удобно сохранять в формате Excel, отметив ключевые точки (начало и конец маршрута, подъём зверя и т.п.). В программе “BaseCamp” возможно оценить скорость и расстояние любого интересующего отрезка. Например, скорость преследования зверя, скорость движения собаки по следу и др.

Поскольку в процессе преследования собакой зверя между ними сохраняется тесный контакт, появляется возможность косвенно оценивать оборонительно-ориентировочную реакцию объекта охоты, что способствует совершенствованию техники добычи.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ОРИЕНТИРОВ ЛЕСНЫМИ ВОРОБЬИНЫМИ ПТИЦАМИ ПРИ БЛИЖНЕМ ХОМИНГЕ

В.В. Гаврилов¹, Е.В. Вострецова¹, В.М. Гаврилов^{1,2}

¹Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского, МГУ

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
vadimgavrilov@yandex.ru

Исследования проводили в мае-июле 2006–2012 гг. на территории Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского, биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова в западном Подмосковье. Гнездящихся самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), зарянки (*Erithacus rubecula*) и большой синицы (*Parus major*) отлавливали на гнездах во время кормления ими 4–10-дневных птенцов. Отлов птиц проводили при помощи специальных садков и паутиных сетей. После поимки самцов метили специальными радиопередатчиками Holohil systems Ltd. (Canada) весом 0.41–0.7 г. Они крепились на птиц с помощью специальных креплений на основе резиновой нити. Каждый передатчик издает пульсирующий сигнал определенной частоты. Общий вес передатчика, крепления и антенны 0.7–1.0 гр. В некоторых случаях помеченные радиопередатчиками самцы были еще индивидуально окрашены. Меченых самцов завозили на расстояние более 1 км в однородный лес в разные направления от гнезда и далее прослеживали их поведение при помощи специальных приемников (TRX-2000S). Перемещение птиц прослеживали с интервалом 10–20 минут и заносили на карту при помощи gps-приемников. На некоторых птицах проводили несколько опытов. После всех экспериментов самцов отлавливали и снимали передатчик. Всего было проведено более 70 опытов.

Все завезенные самцы вернулись на свои гнездовые участки и продолжили свое обычное поведение (кроме одного самца зарянки, который был завезен в самом конце гнездового периода, когда у него уже началась послебрачная линька). Поведение зарянок, мухоловок-пеструшек и большой синицы при возвращении к гнезду было очень сходным и имелись только количественные отличия, связанные с расстояниями, которые полетали птицы.

Опыты показали, что поведение птиц завезенных в знакомое и незнакомое место существенно различаются за исключением начального этапа.

Время возвращения птиц зависит от времени выпуска, погоды и состояния птицы и знания места выпуска. При возвращении из знакомого места птицы используют ландшафтные ориентиры и, вероятно, магнитную ориентацию. В поведении отсутствует поиск. Птицы могут вернуться из знакомого места к гнезду разными путями. Трасса возвращения из незнакомого места отличается от трассы возвращения из того же места при повторном выпуске. Сами трассы возвращения птицы не запоминают. При возвращении из незнакомого места в поведении присутствует поиск. Поисковое поведение всегда предшествует решению задачи возвращения по астрономическим ориентирам. Решение задачи возвращения по астрономическим ориентирам происходит либо в 13:15–15:30 часов декретного летнего времени, либо при закате или восходе солнца. Солнце используется как ориентир.

Предполагается, что для пространственной ориентации и навигации при ближнем хоминге и нахождении своего гнездового участка из незнакомого места, птицам необходимо солнце как ориентир. Вторым условием для нахождения своего гнездового участка для птиц скорее всего является магнитная ориентация. Знание местности по ландшафтными ориентирам позволяет птицам не использовать солнечную ориентацию при возвращении из знакомого места, а магнитная ориентация, вероятно, используется.

Исследование поддержано РФФИ (грант № 12-04-01288-а).

МЕХАНИЗМЫ БЛИЖНЕГО И ДАЛЬНЕГО ПОИСКА ПРИ ПИТАНИИ РЫБ-БЕНТОФАГОВ

Ю.В. Герасимов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
gu@ibiw.yaroslavl.ru

Преимущества вида в поиске и добыче корма, которые он получает в определенных местообитаниях благодаря своим морфологическим приспособлениям, реализуются, в том числе и за счет соответствующих унаследованных поведенческих программ, которые позволяют виду сохранять необходимый для выживания уровень эффективности поиска и добычи корма только в определенном диапазоне изменчивости среды.

Все исследованные виды рыб-бентофагов отличались по эффективности добывания корма в фиксированных условиях, которые задавались им в экспериментах. При смене условий (различная агрегированность корма, субстраты с различным гранулометрическим составом, структурированные субстраты, питание в группе и одиночное) эффективность пищевого поведения особей каждого вида изменялась как в абсолютном выражении, так и относительно эффективности пищевого поведения других видов. Поскольку для проведения экспериментов использовались рыбы, никогда не жившие в естественных условиях, т.е. не адаптированные к видоспецифическим условиям обитания, все межвидовые различия в эффективности добывания корма, регистрируемые между ними в сходных экспериментальных условиях, были обусловлены врожденной специализацией органов чувств, кормодобывающего аппарата и поведения.

Специализированные к добыче инфауны органы чувств позволяли особям использовать пространство более селективно, поскольку они обнаруживали корм с большего расстояния, и пространство между точкой обнаружения и местоположением кормовой частицы, которое не содержало корма, преодолевали по кратчайшему расстоянию. У видов с неспециализированными органами чувств обнаружение кормовой частицы происходило с близкого расстояния, поэтому большая часть пространства преодолевалась по криволинейной траектории случайного поиска с постоянным тестированием субстрата.

Специализированная морфология органов добычи корма не влияла на эффективность поиска, но уменьшала затраты времени на добывание обнаруженного корма. Отсутствие подобных морфологических приспособлений, даже у видов со специализированными органами чувств, приводит к снижению у них скорости добывания корма из субстрата.

Специализированное поведение способствует реализации преимуществ, получаемых от специализированных органов, что и определяет разницу между видами с разным уровнем специализации к добыче определенного вида корма и обуславливает разделение кормового ресурса и (или) кормовых местообитаний между ними.

С другой стороны, такие наследуемые поведенческие признаки, как способность к групповому поиску, позволяют неспециализированным видам в определенных условиях среды более селективно использовать пространство. Поскольку рыбы, направляясь к особи, нашедшей корм, преодолевают обследованные другими особями и не содержащие корма участки по кратчайшему расстоянию, это увеличивает эффективность их пищевого поведения.

МЕТОД СПУТНИКОВОГО МЕЧЕНИЯ В ИЗУЧЕНИИ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ ЛАРГ (*Phoca largha*) В ОХОТСКОМ МОРЕ

Д.М. Глазов¹, М.А. Соловьёва², Б.А. Соловьёв^{1,2}, В.В. Рожнов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
dglazov@yandex.ru

Сведений о перемещениях настоящих тюленей между летними нагульными скоплениями и зимними репродуктивными залёжками в Охотском море до настоящего времени не было, хотя этот вопрос представляет значительный интерес для понимания биологии этих морских млекопитающих. Спутниковое мечение животных позволяет получить такие данные.

С помощью метода спутникового мечения изучали перемещения ларги (*Phoca largha*) в осенне-зимне-весенний период. Отлов и мечение ларги проводили в осенние месяцы 2011–2013 гг. в трёх районах Охотского моря: на о. Птичий и в устье р. Большая (западная Камчатка) и на о. Чкалова (Сахалинский залив). На животных были установлены два типа передатчиков: 11 ластовых меток серии SPOT-5 (WC USA) и 15 меток на голову серии Пульсар (Россия). Приём информации с передатчиков производился через спутниковую систему Argos. За три года передатчики были установлены на 19 ларг разного пола и возраста (на часть животных устанавливали передатчики двух типов).

Тюлени, помеченные в Сахалинском заливе, мало перемещались по акватории в течение осени-начала зимы. Это может быть связано с тем, что в течение осени основу питания ларги составляют идущие на нерест лососёвые. Этот район является известным местом концентрации представителей семейства *Salmonidae* в течение всей осени.

Животные, помеченные на западном побережье Камчатки, часто перемещались между устьями основных рек, уходя от мест отлова на большие расстояния. Лососёвые в этом регионе неравномерно концентрируются в устьях крупных рек, часто расположенных далеко друг от друга.

Наблюдения за перемещениями ларг, помеченных в разных районах Охотского моря, позволили выявить внутрипопуляционные различия характера и маршрутов перемещения. Некоторые животные пересекали всё Охотское море и оказывались на противоположном его берегу. Из литературы известно, что на летних залёжках концентрируются ларги из разных популяционных группировок. Возможно, что различные направления движения связаны с расхождением животных по разным местам размножения, то есть помеченные ларги принадлежали к разным группировкам. Таким образом, для некоторых животных нам удалось установить связь родовых залёжек с летними нагульными местообитаниями.

Работа выполнена в рамках совместной Российско-Американской программы BOSS (Bering Okhotsk-Sea-Survey), Программы изучения распространения и миграций белухи («Белуха-белый кит») Постоянно действующей экспедиции РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России при финансовой поддержке РГО и РФФИ (грант № 14-05-31440).

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ОРИЕНТАЦИИ РЫБ В ГРАДИЕНТНЫХ УСЛОВИЯХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

В.К. Голованов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

vkgolovan@mail.ru

В естественных и экспериментальных условиях водной среды как морские, так и пресноводные виды рыб ориентируются с использованием элементов поведения. При этом происходит как пространственная, так и временная адаптация к различным факторам – температуре, освещенности, содержанию кислорода, скорости течения и др. Достаточно часто у рыб наблюдается феномен самопроизвольного выбора того или иного фактора среды, например, ориентация по градиенту температуры воды. Поведенческие механизмы ориентации рыб по отношению к температурному фактору среды часто аналогичны либо незначительно отличаются от реакции на другие факторы.

Несмотря на то, что ориентация рыб в термоградиентных условиях среды достаточно хорошо изучена, до настоящего времени многие вопросы остаются неясными. Среди них можно выделить следующие:

1. Что лежит в основе самопроизвольности выбора фактора той или иной интенсивности среды в термоградиентных условиях?

2. Почему при долговременном пребывании рыб в термоградиенте выбор окончательно избираемой температуры (ОИТ) или стабильной зоны происходит по различным траекториям и чем это обусловлено?

3. В чем причина суточного изменения зон термоизбирания рыб или его отсутствия у рыб разной экологической специфики и как это связано с их двигательной активностью?

4. Насколько взаимосвязаны и взаимообусловлены различные формы поведения рыб – терморегуляционное, пищевое, поисковое, социальное, территориальное и другие – в условиях температурной неоднородности среды?

5. Понятно существование видовой специфики терморегуляционного поведения, например, у теплолюбивых и холодолюбивых рыб, занимающих разные термальные ниши обитания. Чем, в таком случае обусловлено наличие внутривидовых особенностей ориентации некоторых карповых видов рыб (лещ и плотва) и существует ли аналогичное явление у рыб холодолюбивых рыб?

6. Что лежит в основе неодинаковой стратегии освоения температурной неоднородности среды в разные сезоны года (выбор одного уровня во все сезоны или нескольких таких зон)?

7. Одинаково ли происходит выбор ОИТ у рыб одиночных и/или у группы рыб в идентичных условиях?

8. Каковы механизмы и последовательность процессов ориентации рыб в условиях различных по сложности лабиринтов экспериментального горизонтального термоградиента?

9. Наконец, насколько различаются реакции рыб в градиентах различных факторов среды?

Анализ указанных выше аспектов представляется весьма ценным для уточнения и разработки в дальнейшем поведенческих механизмов ориентации водных животных в естественных и экспериментальных градиентных условиях.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-2666.2014.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

РАЗВИТИЕ ОРИЕНТАЦИИ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ ПОЗВОНОЧНЫХ

Т.Б. Голубева

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
tbgolubeva@list.ru

Ориентация – это способность животных определять свое положение в пространстве по отношению к этому пространству или по отношению положения в нем особой своего или других видов. Поскольку ориентация – сложный процесс, который базируется на получении информации о внешней среде, основная роль в нем принадлежит сенсорным системам. Сами ориентационные поведенческие реакции стереотипны, эфферентные процессы, двигательное их выражение, требуют сравнительно меньше структурно-функционального обеспечения, чем получение сигналов рецепторными отделами анализаторов, передачи информации, обработки ее на последующих уровнях центральной нервной системы, анализ и принятие решения. Ориентация в раннем онтогенезе обеспечивает выживание и коммуникацию потомства с родителями.

Развитие ориентации определяется гетерохронным созреванием сенсорных систем, что позволяет решить задачи каждого этапа развития организма. В онтогенезе амниот сначала появляется оборонительное поведение, затем пищевое, и соответственно для обеспечения этого поведения гетерохронно созревают анализаторы. Первыми, как правило, включаются в поведение зрительный и обонятельный анализаторы, опережающее развитие того или другого зависит от экологических условий обитания личинки данного вида. Акустико-латеральная система развивается позже.

У птиц и млекопитающих первым формируется пищевое поведение, затем – оборонительное. Порядок созревания сенсорных систем у всех гомойотермных животных неизменный: первыми появляются тактильная и обонятельная чувствительность (у зрелорождающейся курицы в 6.5–7 суток инкубации), вестибулярная (8 сутки), проприоцептивная (10 сутки). Слух начинает развиваться на 11–13 сутки, зрение (I этап – светочувствительность) на 18 сутки. Способность различать сложную структуру акустических и зрительных сигналов, быстрое ориентирование возможно только после установления эффективной терморегуляции или незадолго до этого момента. Тогда новорожденный в условиях обычной для этого периода внешней температуры (в пределах термонейтральной зоны взрослых) способен поддерживать температуру тела (птицы – выше 37°C). Постоянная температура тела обеспечивает стабильность восприятия сигнала, трансдукции, синаптической передачи и проведения нервных импульсов. У зрелорождающихся это происходит вскоре (в первые сутки) после рождения, у незрелорождающихся – в середине гнездового периода и совпадает с появлением предметного зрения. К этому моменту приурочены критические периоды зрительного и акустического детского импринтинга, короткого у зрелорождающихся и продолжительного у незрелорождающихся. Продолжительность этих критических периодов положительно коррелирует с массой мозга взрослых.

У амниот зрение на I этапе развития (светочувствительности) является одним из основных каналов ориентации при оборонительном поведении, обеспечивая положительный или отрицательный фототаксис. У птиц дуплогнездников зрение включается в поведение с момента появления светочувствительности, затемнение вызывает пищевую реакцию, но на этой стадии нет элемента зрительной ориентации, только вестибулярная. Зрительная ориентация обнаруживается с появлением предметного зрения в момент установления эффективной терморегуляции. Гетерохронное развитие зрительного анализатора обеспечивает необходимые свойства нейронных сетей (ранние стадии созревания) для импринтинга территории после вылета из гнезда и обучения способам охоты и оборонительного поведения.

СОЧЕТАНИЕ МАТЕРИАЛОВ ОБРАБОТКИ СПУТНИКОВЫХ ИЗОБРАЖЕНИЙ И ДАННЫХ GPS-НАВИГАЦИИ ДЛЯ АНАЛИЗА МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (ЕВРОПЕЙСКИЙ СЕВЕРО-ВОСТОК)

В.В. Елсаков

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Elsakov@ib.komisc.ru

В период 2009–2012 гг. в рамках договора о сотрудничестве, заключенного между Институтом биологии Коми НЦ УрО РАН и ПСК «Ижемский оленевод», на отдельных модельных животных 3-х бригад хозяйства были установлены GPS-ошейники (GPS PLUS «Store on board», производства Vectronic Aerospace, Германия), позволившие получить данные по пространственно-временной локализации выпасаемых оленей. Общий объем принятых и зафиксированных GPS-ошейником координат за год с интервалом в 30 мин составил в среднем 14.5 тыс записей/год, из них, 99.9% имели статус 3D (координаты получены как минимум по четырем спутникам и представляют собой точное определение), 12 записей статуса 2D (координаты получены по трем спутникам, данные по высоте использованы по предыдущей записи), в 7 измерениях значения не зафиксированы. Среднее время одного цикла навигации составило 30 сек, минимальное 2 сек, максимальное 3 мин.

Полученные материалы стали основой для формирования базы данных по выпасу животных и позволили выполнить пространственный анализ миграционной активности животных в сочетании с данными спутниковых эпизодических съемок высокого (Landsat) и временных серий среднего (MODIS) разрешения, отдельных тематических геоботанических карт.

Совмещение собранных координат с данными спутниковой съемки позволило наблюдать особенности дневной, суточной и сезонной двигательной активности (интенсивность передвижения) оленей на выпасе в пределах установленных классов растительности. Общая протяженность маршрута модельного животного в одной из бригад хозяйства за период работы составил 3.4 тыс км (в среднем около 11.2 км/день). Максимальные перемещения за день (для периода перегона) 75 км, максимальные величины перемещения за весь период наблюдений 8.98 км/ч. Установлены доминирующие фитоценозы, которые «выбираются» оленями при относительно свободном выпасе в пределах разных типов пастбищ и сезонов выпаса. Концентрация зафиксированных координат на отдельных участках территории выявила участки пере-выпаса, определяемые также на спутниковых изображениях.

РОЛЬ ФАКТОРОВ СРЕДЫ В МИГРАЦИЯХ САЙГАКА (НА ПРИМЕРЕ БЕТПАКДАЛИНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ)

И.М. Жолдасова¹, Ж. Бакытжанкызы^{1,2}, М.К. Жубанияз², Г.О. Амирова²

¹Актюбинский региональный государственный университет им. К. Жубанова, Казахстан

²Иргиз-Тургайский государственный природный резерват, Казахстан
joldasova@rambler.ru

Иргиз-Тургайский государственный природный резерват – крупнейшая охраняемая природная территория Казахстана, создана в 2007 г. в целях охраны и восстановления бетпакдалинской популяции сайгака, а также водно-болотных угодий бассейне рек Тургай и Иргиз. Общая охраняемая площадь составляет 1059549 га. На него приходится область распространения бетпакдалинской популяции сайгака – наиболее крупной по занимаемой площади и численности из трех казахстанских популяций этого вида копытных. Мониторинг сайгаков проводится здесь с 2008 г.

Сайгаки – кочевые животные, типичные номады, живут в постоянном перемещении по степи в поисках сочных трав. Оседлы они в период отела и обычно в конце лета. Сроки и протяженность сезонных регулярных миграций сайгаков бетпакдалинской популяции зависят от времени наступления весны, наличия водоемов и пастбищ. Наиболее продолжительные кочевки совершаются ими весной и осенью.

С мест зимовок в южной части Бетпакдалы и Приаральских Каракумов сайгаки мигрируют в резерват двумя основными потоками. Весной большая часть самцов, образовав самостоятельные табуны, откочевывает на летовки. Самки же небольшими группами продвигаются к местам окота – участкам Куланак, Кулыккол, Сункаркия и др.

Сроки весенних миграций связаны с началом снеготаяния. В годы с ранним потеплением и сходом снега (2007–2008 гг.) массовая миграция отмечена в начале марта и, соответственно, уже в середине апреля маточное поголовье собиралось в местах окота, а массовый окот происходил в первой половине мая. В 2009–2012 гг. из-за запоздалого снеготаяния миграция сайгаков в северном направлении задержалась примерно на 15–20 дней; большая часть самок мигрировала сразу в места летовок в северо-западной части резервата и за его пределы. Однако это не вызвало задержки окота, он прошел здесь в обычные сроки, во второй декаде мая. В 2013 г. вновь был ранний сход снежного покрова и ранняя массовая миграция животных на север. Первый ягненок был зафиксирован 7 мая, но массовый окот прошел во второй декаде мая.

В период отела самки совершают лишь короткие миграции на водопой, порядка 10 км. При благоприятной погоде самки после ягнения вместе с молодняком уже в конце мая продвигаются к местам летовок. Небольшие летние миграции сайгаков на территории резервата проходят в основном вдоль рек и берегов озер.

Осенняя миграция с мест летовок протекает более продолжительно, выпадение снега или установление морозов ускоряет миграцию сайгаков на юг. Стада сайгаков (косяками до 20 тысяч) возвращаются и через территорию резервата проходят на юго-восток в районы зимовок в октябре или в ноябре-начале декабря. Пути пролегают обычно вдоль рек Улькайяк, Кабырга, Тургай и вдоль берега сора Шалкартениз. При отсутствии осадков животные задерживаются в местах водоемов.

В благоприятные зимы 2007–2008 гг. сайгаки зимовали в местах своих традиционных зимовок и перемещались только во время смены пастбищ. В последующие холодные зимние сезоны сайгаки мигрировали южнее – вглубь Приаральских Каракумов и Арыскумы.

Отмечаем положительную тенденцию развития бетпакдалинской популяции сайгака, стабильный рост численности. При общей численности сайгаков в Казахстане 187 тысяч бетпакдалинская популяция составляет 155.2 тысяч; прирост ее численности в 2013 г. превысил 40%.

ФРАКТАЛЬНОСТЬ ВЕКТОРНОЙ СИСТЕМЫ МЕНОТАКСИЧЕСКОЙ ОРИЕНТАЦИИ НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В.А. Зайцев

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
zv09@mail.ru

Менотаксическая ориентация в форме, описанной Сантчи (Santschi, 1911) и другими (Mittelstaedt, 1963, Frenkel, Gunn, 1961, Францевич и др., 1980), долгое время считалась не свойственной млекопитающим. Инструментальным троплением 16 видов копытных, хищных и зайцеобразных визуально выявлена система иерархически организованных векторов и треков перемещений, основанная на менотаксической ориентации, угловых параметрах и осцилляторах, формирующих волновые смены треков и определяющих итерационные свойства ориентации (Зайцев, 1991, 1996, 2002 а, б, и др.). Выделены три основные формы менотаксических траекторий (треков) с закономерно меняющимися или постоянными начальными углами ориентации $\alpha_{st1} \approx 14^\circ - 19^\circ$; $\alpha_{st2} \approx 27^\circ$; $\alpha_{st3} \approx 66^\circ$ (логарифмическая спираль: $\rho_i = \alpha e^{jk\varphi} \pm r$; где ρ – радиус вектор из центра ориентации; φ – угол между касательной и ρ_i ; α, j – коэффициенты; $k = \text{ctg } \alpha_{st3}$), обладающими значительной стохастичностью, как и векторные композиции \vec{V}_j , включающие треки и линии визирования. Форма трека и соответственно характер ориентации зависит от доминирующей активности, мотивации. После выбора основного направления движения (на удаленный ориентир или по линии визирования) подключается вся векторная система ориентации с фазовой структурой векторных композиций, фрагментированной ритмичкой смен векторов. Менотаксические спирали треков выявляются при ориентации на ближние (Va до нескольких метров), среднеудаленные (Vm до десятков м) и более дальние (Vk, nVk до сотен м) ориентиры или по визирам из начальной позиции трека. Затем формируются траектории более разнообразной формы. Фрагментация протяженных треков обусловлена многочисленными переориентировками на другие ориентиры, особенно при доминировании сбора пищи у растительноядных зверей. Векторы небольшой протяженности при обычном перемещении у разных видов имеют большее различие в дисперсии, чем в крайних значениях длин, обозначая механизм адаптации к пространственно распределенным признакам в лесу. Место, куда направляется животное, в одних случаях представлено отдельным ориентиром μ_i , в других случаях направление выбирается на некоторый участок, включающий множество опорных ориентиров $\mu_{i...j}$ в центре ориентации M . Выбор μ_i происходит при приближении зверя к M . Нередко, ориентиры выбираются формально, по направлению и протяженности вектора. Движение по треку происходит при двойном контроле: по длине и таймеру: $\lim(\Delta l / \Delta t)T = L$ (Зайцев, 2002 б). Оси системы перемещений по треку при итерационном процессе представлены фазовыми компонентами, что позволяет рассматривать траектории движения в фазовой плоскости и, соответственно, выделить особые положения в качестве системы аттракторов с частичной хаотичностью. В системе элементарных особых положений определены узловые точки, фокусы, седла, центральные положения, при последовательных ориентировках на постоянные признаки, формирующие триггерную систему. При движении к ориентирам происходит смена режима их функционирования (от фокуса к седлу и др.). Система перемещений с выделенными параметрами и ритмами обладает свойствами статистического фрактала: при ориентации и движении к признакам, удаленным на разные расстояния или при движении по общему направлению, для соответствующих векторных композиций поддерживаются общие параметры ориентации, задающие форму треков разной протяженности. Минимальные пределы развертки фрактала при движении ограничиваются длиной минимального вектора и возможного угла смены курса.

О МЕХАНИЗМЕ ОРИЕНТАЦИИ СЕГОЛЕТКОВ НЕРКИ (*Oncorhynchus nerka*) ВО ВРЕМЯ НАГУЛЬНОЙ МИГРАЦИИ В СИСТЕМЕ ПРИТОК-ОЗЕРО-ИСТОК

А.О. Звездин, Д.С. Павлов, В.В. Костин

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

a.o.zvezdin@gmail.com

Нерест тихоокеанского лосося нерки обычно приурочен к водным системам, в которые входят одно или несколько озёр. При этом нерестилища расположены, как в притоках и истоке (вытекающей из озера реке), так и в самом озере. Практически все сеголетки нерки в течение нескольких месяцев оказываются в озере, в своём нагульном водоёме, независимо от того, где они вылупились (в притоках, в истоке, в озере). Для этого молоди необходимо определить своё положение в пространстве относительно нагульного водоёма (ориентация) и в соответствии с этим выбрать направление миграции.

Известно, что в осуществлении нагульной миграции личинок и мальков нерки определённую роль играет течение и предпочтение молодью озёрной воды (воды с “запахом озера”). Однако механизмы ориентации остаются неизвестными, и отсутствует общая картина того, как ориентируется молодь в системе приток-озеро-исток. Поэтому целью настоящего исследования стало выявление механизмов ориентации нерки во время осуществления нагульной миграции.

В работе использовали сеголетков нерки с озёрных, притоковых и истоковых нерестилищ, отловленных на юге Камчатского полуострова в 2011–2013 гг., в оз. Курильское, р. Хакыцин и р. Озерная соответственно.

Для определения выбора направления миграции сеголетков нерки был выбран такой показатель как тип реореакции – это предпочитаемый характер движения особи относительно направления течения. Он может быть положительным – рыба движется против течения; статическим – особь сопротивляется сносу потоком и сохраняет своё положение относительно неподвижных ориентиров; отрицательным – рыба перемещается вниз по течению. Изучение механизмов ориентации проводили путём сравнения типа реореакции молоди в разной воде: с “запахом озера” (исток – р. Озерная) или без него (притоки р. Хакыцин, руч. Золотой ключ).

Полученные результаты показывают, что истоковые, притоковые и озёрные сеголетки нерки в воде своего места обитания выбирают такое направление миграции, которое приводит их в нагульный водоём. Истоковые рыбы выбирают миграцию против течения в озеро. У озёрных рыб отмечен аналогичный выбор – преобладание положительного типа реореакции. Он предотвращает их снос в р. Озерную и, в случае необходимости, обеспечивает возвращение из неё в нагульный водоём. Покатники из притока (р. Хакыцин) ночью выбирают движение вниз по течению, что приводит к этим рыбам в нагульное озеро.

При пересадке в водоток, в котором отсутствует “запах озера”, у истоковых и озёрных рыб тип реореакции резко менялся на отрицательный так, что рыбы, оказавшись в новых условиях, всё равно попадали в нагульный водоём. В естественных условиях это предотвращает заход в притоки, как рыб попавших в озеро, так и родившихся в нём.

Таким образом, имеющиеся результаты указывают на то, что для достижения озера и сохранения положения в нём молоди нерки необходимо сочетание двух факторов: течения и “запаха озера” (его наличия или отсутствия). Такое сочетание является универсальным механизмом ориентации для ранней молоди нерки с истоковых, озёрных и притоковых нерестилищ. В притоках, где в воде отсутствует “запах озера”, все рыбы скатываются в озеро. В истоке, в озёрной воде, истоковые и озёрные рыбы мигрируют против течения в озеро.

НАРУШЕНИЕ РАБОТЫ МАГНИТНОГО КОМПАСА САДОВОЙ СЛАВКИ (*Sylvia borin*) СЛАБЫМ ПЕРЕМЕННЫМ МАГНИТНЫМ ПОЛЕМ

К.В. Кавокин^{1,2}, Н.С. Чернецов^{1,3}, А.Ф. Пахомов^{3,4}, Ю.Г. Бояринова¹, Д.С. Кобылков^{1,3},
Б.Р. Намозов²

¹Санкт-Петербургский государственный университет

²Физико-технический институт им. А.Ф. Иоффе

³Биологическая станция “Рыбачий” Зоологического института РАН

⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

kkavokin@gmail.com

Существование системы ориентации по геомагнитному полю (магнитного компаса) у птиц считается в настоящее время надежно доказанным, однако физические механизмы компасной магниторецепции остаются невыясненными.

Наиболее популярна в настоящее время фотохимическая гипотеза устройства компасного магниторецептора птицы, рассматривающая в качестве активного элемента молекулу светочувствительного белка – криптохрома. При поглощении фотона видимого света криптохром образует пару радикалов, несущих магнитные моменты нескомпенсированных электронных спинов [Rodgers C.T. & Hore P.J. 2009. Chemical magnetoreception in birds: the radical pair mechanism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106, 353–360]. Теория предсказывает чувствительность скоростей такого рода бирадикальных реакций не только к постоянным, но и к переменным магнитным полям на частотах, близких к частоте электронного спинового резонанса в геомагнитном поле (единицы МГц). В экспериментах, поставленных специально для проверки этой теории в группе Р. и В. Вильчко во Франкфурте [Ritz T., Thalau P., Phillips J.B., Wiltschko R. & Wiltschko W. 2004. Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature.* 429, 177–180; Ritz T., Wiltschko R., Hore P.J., Rodgers C.T., Stapput K., Thalau P., Timmel C.R. & Wiltschko W. 2009. Magnetic compass of birds is based on a molecule with optimal directional sensitivity. *Biophys. J.* 96, 3451–3457], действительно наблюдалась дезориентация птиц (зарянок) в круглых аренах (конусах Эмленов) под действием радиочастотных магнитных полей, причем амплитуда переменного поля, вызывающего дезориентацию, была чрезвычайно малой (до 15 нТл). Такая чувствительность требует очень долгих (сотни миллисекунд) релаксационных времен электронных спинов, невозможных в органических молекулах при биологических температурах [Kavokin K.V. 2009. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds. *Bioelectromagnetics.* 30, 402–410] и не может быть объяснена в рамках бирадикальной теории.

Наша работа посвящена независимой проверке экспериментов Вильчко. Мы работали с другим видом (садовая славка), в другой миграционный сезон (осень вместо весны) и в другом географическом местоположении (восточное побережье Балтийского моря). Тем не менее, наши птицы показали статистически достоверную дезориентацию в переменном магнитном поле частотой 1.4 МГц (частота ЭПР в локальном геомагнитном поле) и амплитудой 190 нТл. В отсутствие переменного поля славки демонстрировали соответствующую направлению сезонной миграции ориентацию, которая при повороте горизонтальной компоненты локального магнитного поля на 120° поворачивалась на тот же угол. Таким образом, наши эксперименты впервые независимо подтвердили нарушение работы магнитного компаса мигрирующих птиц слабым осциллирующим магнитным полем. Эти результаты указывают на необходимость пересмотра наиболее популярной сейчас бирадикальной теории магниторецепции.

Работа выполнена при поддержке междисциплинарного гранта Санкт-Петербургского научного центра РАН, проекта РФФИ 12-04-00296-а и грантов СПбГУ 1.37.149.2014 и 1.37.159.2014.

ПЕРЕСЕЧЕНИЕ МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ ОТКРЫТЫХ ВОДНЫХ ПРОСТРАНСТВ: КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИГРАЦИИ

А.А. Калинин¹, И.Ф. Куприянова²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

²Печоро-Ильчский государственный природный заповедник
benguan@yandex.ru

Водные преграды являются значительным препятствием при расселении мелких млекопитающих. О способности мелких млекопитающих преодолевать водные преграды обычно судят по результатам расселения, прямые наблюдения крайне ограничены. Нами разработана методика количественной оценки мелких млекопитающих, переплывающих водоемы. Работы проведены в верхнем течении р. Илыч в августе 2013 года. Ловушки выставляли в линию по 25 шт. на досках или жердях длиной 3 м, закрепленных якорями на расстоянии 20–25 м от берега, расстояние между ловушками 10 м. Отработано 300 ловушко-суток.

За период учета было поймано 24 особи мелких млекопитающих 8 видов. Общая уловистость составила 8.0 особей на 100 л/с. Отловлено: обыкновенная бурозубка (2 особи), средняя бурозубка (4), равнозубая бурозубка (1), малая бурозубка (1), красная полевка (10), рыжая полевка (2), красно-серая полевка (1) и лесной лемминг (3). Наиболее массовым видом была красная полевка (41.7% в отловах). Землеройки составили 33.4%. Нужно отметить, что в отловах на воде значительную часть составляли взрослые особи. В том числе отловлена перезимовавшая самка обыкновенной бурозубки и перезимовавшая самка средней бурозубки, взрослая самка красной полевки, взрослый самец рыжей полевки и взрослый самец лесного лемминга. Таким образом, водные преграды могут пересекать не только расселяющиеся молодые особи, но и зверьки способные к размножению. Среди всех отловленных мелких млекопитающих взрослые составили 20.8%.

Поскольку ловушки были расставлены на досках, имеющих фиксированную длину, можно провести расчеты абсолютных показателей интенсивности миграции мелких млекопитающих. Для оценки привлекательности плавающих жердей был проведен эксперимент. Зверьков помещали на плотик, который находился в центре квадрата со стороной 5 м, по углам располагались плавающие жерди длиной 2 м. После выпуска зверьки самостоятельно спускались в воду и выбирали направление движения. Эксперимент считался законченным, когда животные вылезали на один из шестов или покидали пределы площадки. В эксперименте участвовало 13 лесных полевок (1 рыжая и 12 красных) и 11 землероек (3 обыкновенные и 8 средних).

При случайном перемещении на шести должно попадать 17.8% зверьков, что при 24 опытах составляет 4.3 особи. Всего на шести вылезло 4 зверька (2 полевки и 2 землеройки), что хорошо соответствует расчетам. Таким образом, зверьки попадают на плавающие шести случайным образом. Они не отпугивают плывущих зверьков, но и не привлекают их. Визуальные наблюдения и анализ треков подтверждают эти данные. Даже с очень близкого расстояния (15–20 см) зверьки не поворачивали к плавающим шестам, но, случайным образом наткнувшись на них, обязательно вылезали. За единицу учета можно принимать длину всех ловчих устройств, умноженную на время экспозиции. В нашем варианте учета каждая ловушка облавливала 3 м (длина шеста), соответственно, общее количество мелких млекопитающих обнаруженных на расстоянии 20–25 м от берега составило 26.7 особей на 1 км за сутки.

Полученные данные показывают, что переправа через водные преграды может представлять собой достаточно массовое явление, свойственное практически всем видам мелких млекопитающих. Предложенная методика позволяет количественно характеризовать интенсивность миграционных процессов и оценивать роль водных преград как изолирующего фактора.

ВНУТРИВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРИЕНТАЦИИ МОЛОДИ ПЛОТВЫ В ТЕРМОГРАДИЕНТНЫХ УСЛОВИЯХ

Д.С. Капшай, В.К. Голованов, А.С. Маврин

Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина РАН,
vkgolovan@mail.ru

Видовые особенности ориентации рыб в гетеротермальных условиях известны и изучены достаточно широко, однако о внутривидовых реакциях молоди и взрослых рыб известно на порядок меньше (Голованов, 2012, 2013). В то же время, внутривидовая дифференциация термоизбирания позволяет особям одного вида более эффективно осваивать условия обитания и конкретного водоема, и всего ареала в целом.

Ранее были показаны различия термоизбирания у взрослых особей плотвы – прибрежной, со смешанным спектром питания и пойменно-придонной, преимущественно моллюскоядной популяций (Голованов, 2012, 2013). Разница в значении окончательно избираемой температуры (ОИТ) наблюдалась у особей старше 4–5 лет, и составляла до 10°C. Это объясняли внутрипопуляционной дифференциацией плотвы в возрасте 4-х лет и старше при длине тела 15–16 см (Касьянов, Изюмов, 1997). По мнению других авторов, такая дифференциация происходит на самых ранних этапах онтогенеза (Столбунов, Герасимов, 2008).

В октябре-ноябре 2011 г. были проведены опыты по определению избираемой (ИТ) и ОИТ температуры у сеголетков плотвы из двух групп рыб, обитающих на верхних участках р. Ильд (23.6 км от места впадения в р. Сутка), а также в зоне подпора Рыбинского водохранилища устья этой реки. Рыбы были пойманы при температуре воды около 10–12°C, акклимированы к лабораторным условиям и посажены в экспериментальную термоградиентную установку. В общей сложности было проведено 4 опыта, 2 из которых с особями из верхнего, и 2 – из нижнего участка. Продолжительность экспериментов составляла 10 сут. каждый. Методика проведения опытов описана ранее (Голованов, 2013). Средняя длина особей (20 экз.) из верхнего участка составляла 38.2 мм, масса – 1.0 г. Средняя длина особей (20 экз.) из нижнего – 27.7 мм, масса – 0.4 г.

Судя по предварительной температуре акклимации, рыбы все еще находились в диапазоне температуры, которую можно отнести к осенней акклимации, когда питание рыб все еще продолжается. Выбор более высокой температуры в экспериментальных условиях у обеих групп был несколько замедлен по сравнению с теми особями, которые обычно акклимировались к летней температуре воды в диапазоне 18–22°C. Только к концу опытов (8–10 сутки) определились значения ОИТ рыб. Для группы особей из верхних участков оно составило $25.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$, для группы из зоны подпора – $20.9 \pm 0.2^\circ\text{C}$. Таким образом, разница в реакции составила $\sim 4^\circ\text{C}$, что, даже с учетом общей методической погрешности, определяемой в размере $\pm 1.0^\circ\text{C}$, статистически достоверно.

Полученные результаты впервые показывают, что у двух групп плотвы, обитающих на различных участках реки, наблюдаются разные реакции термоизбирания, т.е. их ориентация в условиях температурного градиента существенно отличается. Одна из возможных причин этого явления – разное физиологическое состояние сеголетков плотвы из территориально удаленных участков одной реки с неодинаковыми условиями обитания. Другая причина – разница в размерно-массовых характеристиках рыб. Настоящее исследование должно быть продолжено с целью выяснения механизмов данного явления.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-2666.2014.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

КОГНИТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НАСЕКОМЫХ: ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

В.М. Карцев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
v-kartsev@yandex.ru

О способности насекомых к логическим операциям (что впоследствии не слишком удачно назвали когнитивной деятельностью) впервые сообщил профессор Г.А. Мазохин-Поршняков в конце 60-ых годов прошлого века. Это было доказано в экспериментах по изучению ориентации медоносной пчелы, а также складчатокрылых ос и муравьев при поиске пищевых объектов, объединенных неким абстрактным признаком, среди других объектов (например, «двухцветность» независимо от формы и конкретных окрасок искомым образцов). Эта операция получила название обобщение зрительных стимулов и тесно связана с более общей проблемой, а именно, использованием индивидуального опыта в новых ситуациях.

Поиски границ применимости индивидуального опыта можно выделить как первое направление исследований когнитивной деятельности.

Вторым направлением является оценка сложности поведенческой задачи с точки зрения ее естественности для данного вида животных; разумность поведения определяется как способность совершать *неестественные* поступки ради достижения цели (Kartsev, 1996). Одним из критериев оценки задач в рамках этого направления является степень разнообразия индивидуальных решений.

Третье направление – доказательство способности насекомых (медоносной пчелы) к выбору/отказу от выбора объекта по образцу (Giurfa *et al.*, 2001).

С ним связано четвертое направление – ситуационное, или контекстное обучение (contextual learning). Например, пчелу удается научить поворачивать налево или направо в лабиринте в зависимости от цвета маркера при входе. В наших экспериментах не только пчел, но и ос удавалось научить выбирать фигуру №1 или фигуру №2 в паре в зависимости от места их предъявления или цвета фона (что похоже также на условнорефлекторное переключение). Предположительно, механизмы решения этих принципиально сходных задач различны. Особый интерес представляет изучение ситуаций, в которых контекстного обучения не происходит, но наблюдается так называемая контекстная изоляция.

Пятым направлением исследований могло бы быть изучение способности планировать свои действия. Считается, что к этому насекомые не способны (Srinivasan, 2010). Однако в наших экспериментах пчелы обучались закономерно чередовать искомые объекты при последовательных возвращениях за очередной порцией корма, что можно рассматривать как свидетельство элементарного планирования.

ХЕМОСЕНСОРНАЯ ОРИЕНТАЦИЯ У ИНТАКТНЫХ И СЕНСОРНО ДЕПРИВИРОВАННЫХ РЫБ

*А.О. Касумян, Е.А. Марусов, Г.В. Девицина, Е.С. Михайлова, С.С. Сидоров,
Н.И. Пащенко, Т.В. Головкина, Л.С. Алексеева*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
alex_kasumyan@mail.ru

Рыбы обладают тремя самостоятельными хемосенсорными системами – обонятельной, вкусовой и общим химическим чувством. В отличие от наземных позвоночных животных, у рыб все эти системы могут принимать участие в получении информации, требующейся для ориентации в среде, для поиска и обнаружения или для ухода от источника биологически значимых химических сигналов. Обоняние благодаря высокой чувствительности и медленной адаптации к стимулам обладает наибольшей дистантностью и универсальностью и обеспечивает ориентацию при проявлении максимально широкого спектра форм поведения – пищевого, защитного, репродуктивного, включая заботу о потомстве, различных социальных контактов, миграций и т.п. Вкусовая рецепция у рыб, имеющих многочисленные наружные вкусовые рецепторы, может, как и обоняние, быть основой для ориентации, но ближней (ограниченная дистантность) и только в связи с пищевым поиском. Эта уникальная для позвоночных способность в норме проявляется у относительно небольшого числа видов рыб (кошачьи сомы Ictaluridae, балиторовые Balitoridae).

В условиях искусственно вызванной длительной ольфакторной депривации (аносмия) дистантная чувствительность к пищевым химическим сигналам, обеспечиваемая вкусовой рецепцией, проявляется у значительно большего числа рыб и представляет собой компенсаторный ответ на потерю ведущей дистантной хемосенсорной системы (осетровые Acipenseridae, карповые Cyprinidae). Компенсаторный ответ формируется за счет гипертрофии наружной (экстраоральной) вкусовой системы у рыб, обладающих наружными вкусовыми рецепторами, и приводит к частичному восстановлению у них ориентации и обнаружения удаленного источника пищевых химических сигналов. У рыб, не имеющих наружных вкусовых почек хроническая anosmia такие процессы не инициирует (лососевые Salmonidae). В норме компенсаторные процессы во вкусовой системе может вызывать также и зрительная депривация, как это установлено для слепой формы мексиканской пещерной рыбы *Astyanax fasciatus*. Общее химическое чувство у рыб изучено крайне слабо, однако имеющиеся к настоящему времени данные свидетельствуют о том, что эта хемосенсорная система обладает у рыб значительно большими возможностями в обеспечении пространственной ориентации, чем у других групп позвоночных животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты 2012-04-00389 и 13-04-00711).

АКУСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ НАСЕКОМЫХ: БЛИЖНЯЯ И ДАЛЬНЯЯ ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ

А.Н. Князев

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
ank50@mail.ru

Существует много определений понятий «навигация» и «ориентация». Они касаются судовождения, космической навигации, науки, искусства, политики и т.п. В отношении навигации (бионавигации) и ориентации животных (Бн, Ор) их тоже немало. Суть этих определений, по-нашему мнению, сводится к следующему. Бн – это «способность животных выбирать направление движения при сезонных миграциях и находить своё местообитание, обеспечиваемая органами чувств, внутренними механизмами ориентации в окружающем пространстве и инстинктами», а также возможностями локомоции. Ор – это «способность определить своё положение на местности, умение разобраться в окружающей обстановке, а также направленность деятельности, определяемая интересами кого-либо или чего-либо».

Формы Бн и Ор по звуку связаны с определенными этапами онтогенеза животных, характеризующимися особыми поведенческими комплексами. В условиях лаборатории часть этих этапов и поведенческих комплексов сохраняется. В природе известны следующие формы поведения, связанные со звуковой сигнализацией: миграционное, оборонительное, территориальное, репродуктивное. В лабораторном эксперименте воспроизводимы три из четырех поведенческих комплексов: оборонительный, территориальный, репродуктивный. Для исследования Бн и Ор по звуку описан онтогенез взрослых сверчков *Gr. bimaculatus* Deg., *Gr. locorojo* Weissman & Gray n. 2012 (ранее известный как *Gr. argentinus* Sauss.) и *Phaeophilacris bredoides* Kalt.

Показано, что онтогенез самок включает четыре, а самцов три этапа (у них нет периода яйцекладки). Каждый этап характеризуется доминированием определенного поведенческого комплекса. В предрепродуктивный период доминирует оборонительное поведение (реакции затаивания и избегания), в репродуктивный – репродуктивное, в пострепродуктивный период доминирует оборонительное поведение (реакция затаивания). Поскольку для осуществления Бн и Ор по звуку требуются эффективная работа органов чувств, центральных и локомоторных механизмов реализации адекватного поведения, были исследованы направленные двигательные реакции (НДР) на звук в имагинальном онтогенезе сверчков, участие в их реализации дистантных механорецепторных систем – церкальной и тимпанальной, а также функционирование центральных механизмов реализации НДР – деятельность нервной и нейроэндокринной систем. Показано, что каждый этап онтогенеза характеризуется своим набором, величиной и соотношением НДР. Экспериментальная обратимая патология одной из дистантных механорецепторных систем, также как и нейроэндокринной системы приводит к нарушению характера НДР и, соответственно, к нарушению Бн и Ор.

Таким образом, для реализации адекватных НДР на звук в онтогенезе и осуществления эффективных Бн и Ор требуется слаженная работа всех исследованных дистантных механорецепторных систем (не только тимпанальных органов) в составе единого комплекса, корректная интегрирующая деятельность нервной и нейроэндокринной систем, а также целостность и работоспособность исполнительного аппарата. Например, самка сверчка, ориентируясь по звуку, ищет самца. На большом расстоянии (более 40 см) в процессе акустической Бн и Ор самки эффективен тимпанальный орган (дальнее звуковое поле), а на малых расстояниях доминирующим становится церкальный орган (ближнее звуковое поле). Кроме того, эффективная работа единого сенсорного комплекса обеспечивается своевременным грумингом.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 13-04-00610-а).

НОЧНЫЕ ПОЛЕТЫ МУХОЛОВОК-ПЕСТРУШЕК: ХОМИНГ ИЛИ НЕТ?

Д.С. Кобылков^{1,2}, А.Л. Мухин^{1,3}

¹Биологическая станция “Рыбачий” Зоологического института РАН

²Санкт-Петербургский государственный университет

³Балтийский федеральный университет имени И. Канта
dmitrijkobylkov@yandex.ru

Подавляющее большинство исследований ориентации и навигации птиц сосредоточено на дальних миграциях, в то время как механизмам ближней ориентации птиц в природе уделяется сравнительно меньше внимания. Исключения составляют многочисленные эксперименты по хомингу голубей. При этом уже давно стало очевидным, что голуби представляют собой специфический модельный объект и механизмы, бесспорно имеющие значение для ориентации голубей в пространстве (например, ольфакторная ориентация), скорее всего, не столь важны для дальних ночных мигрантов. Таким образом, для выявления общих механизмов ориентации и навигации при ближнем хоминге и во время дальних миграций, исследования необходимо проводить на дальних ночных мигрантах. Долгое время считалось, что ночной полет является характерным исключительно для миграционного состояния. Недавние исследования показали интересную способность ряда видов ночных мигрантов изменять свой циркадный ритм локомоторной активности не только в период миграции, но и в период размножения в случае необходимости решения пространственных задач. В нашей лаборатории было показано, что тростниковые камышевки, перевезенные от гнезда, возвращаются к гнезду в ночное время. В своей работе мы также выясняли, что мухоловки-пеструшки, другой вид дальних ночных мигрантов, также может проявлять ночную полетную активность вне миграционного периода. Мы отлавливали самцов мухоловки-пеструшки (14 особей) на гнездах в период размножения (2009–2013 полевые сезоны), метили их радиопередатчиками и помещали в клетки, расположенные снаружи. Локомоторная активность птиц регистрировалась с помощью инфракрасных датчиков.

Птицы, будучи практически неактивными в ночь начала эксперимента, показали явно выраженное развитие ночной активности в последующие ночи. После этого их выпускали ночью, чтобы проверить, будет ли их ночная клеточная активность выражаться в реальном ночном полете, а также проследить направление этих ночных полетов. Из 10 выпущенных птиц 7 особей совершили ночные полеты на значительное расстояние (от 1.5 до 3.2 км). Все птицы кроме одной летели в направлении гнезда (среднее отклонение от идеальной траектории составило $23.3 \pm 12^\circ$). Тем не менее, птицы не возвращались непосредственно к дуплянке, а приземлялись, по меньшей мере, в 300 метрах от гнезда. Переждав ночь, все самцы возвращались к дуплянке ранним утром. Таким образом, ночная активность является адаптивной формой поведения для решения локальных пространственных задач (хоминг, дисперсия внутри сезона размножения).

Однако вопрос о механизме ориентации и навигации в таких специфических условиях остается открытым, так как визуальные ориентиры, по всей видимости, не могут быть достаточными в условиях ночи. Нельзя также исключать возможность того, что ночные полеты вызваны исключительно стремлением улететь от места выпуска. Против этого, однако, говорит тот факт, что подавляющее большинство птиц успешно возвращались к гнезду и их ночные полеты также были ориентированы в сторону дуплянки.

Исследование было выполнено при поддержке гранта РФФИ 12-04-00497-а, а также гранта СПбГУ 1.37.149.2014.

СПЕЦИФИКА ОРИЕНТАЦИИ САМОК НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА В ПРОЦЕССЕ ОТКЛАДКИ ЯИЦ

Б. М. Кондорский

НПФ “Синбиас”, г. Донецк, Украина

bmkbox@yandex.ru

При изучении экологии непарного шелкопряда особый интерес представляет наличие ряда особенностей в поведении бабочек, связанных с их избирательностью при откладке яиц. Имеющиеся многочисленные литературные данные, а также собственные наблюдения в условиях Татарии, Молдавии и Крыма позволяют выявить следующие основные черты.

Откладка яиц происходит преимущественно в низкорослых насаждениях, имеющих слаборазвитый подлесок и расположенных в опушечной зоне. В пределах определенного участка предпочтение отдается, как правило, породам, малопригодным для непарного шелкопряда в трофическом отношении, подросту, сухостою. В средней полосе Европейской части России наиболее предпочитаемой породой является береза. В горных районах непарный шелкопряд обычно откладывает яйца на скалы и камни. На деревьях в Татарии яйцекладки располагаются в комлевой части ствола, ниже уровня снегового покрова. В тоже время в Молдавии (особенно в период вспышки численности), яйцекладки в больших количествах могут располагаться в кроне деревьев.

В процессе откладки яиц самки непарного шелкопряда решают две основные задачи – обеспечить максимальную выживаемость яиц в процессе отрицательного воздействия физических факторов внешней среды и способствовать оптимальному распределению потомства в пределах пищевого субстрата.

Хорошо выраженная суходлюбивость непарного шелкопряда в Татарии связана с одним из ключевых периодов его развития. Осенью, когда при недостатке тепла эмбрионы не успевают развиваться до ступени, на которой они впадают в диапаузу, может произойти массовая гибель яиц.

В отличие от большинства вредителей леса, у которых яйцекладки располагаются непосредственно в кроне деревьев вблизи кормового субстрата, у непарного шелкопряда это достигается путем миграционного рассеивания гусениц I возраста, имеющих длинные волоски. Соответственно, при откладке яиц преимущество отдается тем элементам насаждения, которые в наибольшей степени способствуют этому процессу. Этим можно объяснить предпочтение непригодных или малопригодных в трофическом отношении пород. Поднимаясь в крону и не находя там подходящей пищи, гусеницы в массе мигрируют. Тем самым достигается, с одной стороны, распределение популяции в пределах очага, а с другой – увеличение его площади и формирование новых очагов. С этой точки зрения становится понятным высокий уровень предпочтительности березы. Исключительная гибкость молодых побегов у березы создает идеальные условия для эффективного рассеивания гусениц. Амплитуда их колебаний в 3–4 раза выше, чем у ветвей других пород. После этого на деревьях березы остается не более 10–20% гусениц. Откладка яйцекладок в горных районах на скалы предоставляет наилучшие возможности для расселения гусениц в окружающие насаждения.

Таким образом, в особенностях ориентации бабочек непарного шелкопряда в процессе откладки яиц просматривается два основных уровня целесообразности в поведении – организменный и популяционный.

Подобного рода подход можно использовать для анализа поведения не только насекомых, но и других групп животных.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ПАМЯТЬ И ОБУЧЕНИЕ В СЕМЬЯХ ВОЛКА (*Canis lupus L.*) В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

В.В. Кочетков

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник
kvaldai@mail.ru

Изучение пространственной памяти у волка в естественной среде обитания и в лаборатории не всегда приводит к однозначным результатам, поэтому, если есть возможность, исследования лучше провести в полевых условиях. В районе Центрально-Лесного заповедника в период 1975–2013 гг. проводили наблюдения за 7 семьями волков на контрольной территории в 1000 км²: заповедник, его охранный зона и охотничье хозяйство.

Цель настоящего исследования – выявить наличие пространственной памяти и обучения у волка на уровне семьи и популяционной группировки при посещении мест удачной охоты на лося и значение мочевых меток для обнаружения останков жертвы. Основным методом – тропление и картирование следов разных семей волка.

Осмотр мест успешных охот волка на лося ($n=83$) выявил, что, во-первых, жертва поедалась не полностью: оставались кости конечностей, позвоночного столба, ребра, череп и нижняя челюсть, во-вторых, часть членов семьи (стаи) поедала свою долю в стороне от убоя. Поэтому на месте гибели лося формировалась сеть троп с лежками, остатками жертвы (часть ребра, нижняя челюсть, конечность), мочевыми метками и экскрементами, что помогало волкам, при повторном посещении этой точки, находить остатки жертвы.

Наблюдения показали, что повторное и неоднократное посещение останков жертвы отмечалось у Черно-Верховской, Дулинской, Могилицкой, Горбуновской, Белейкинской, Столоватской и Устинской семей волка. Анализ посещений мест убоев лося указывает на то, что волки запоминают место успешной охоты и очень точно выходят на него: неоднократно отмечалось, как семья резко меняла направление движения и точно выходила на место гибели лося (даже при отсутствии старых следов и мочевых меток семьи). Выйдя на искомое место, волки, вероятно по старым мочевым меткам, находили остатки жертвы и ухоронки. Например, при троплении Горбуновской семьи, обнаружено место удачной охоты на лося. Лось был убит еще до снега, осенью. В одном месте обнаружена поковка волка до земли и небольшая кость лося. На срезе поковки на разной высоте видны были три слоя мочевых меток, т.е. волки посещали это место, после успешной охоты, как минимум 4 раза. Кроме индивидуальных мочевых меток семья, покидая останки жертвы, оставляет и общую обильную мочевую метку недалеко от остатков туши лося, что вероятно облегчает поиск остатков убоя.

Волки помнят не только места успешных охот, но и кормовые участки лося. Неоднократно у разных семей наблюдали, как семья, при подходе к таким местам, меняла построение и с двух сторон, для успешной атаки, охватывала предполагаемое местонахождение лося.

В течение года родители выводков не только растят молодых животных, но и обучают их способам и приемам охот на диких и домашних животных, другим жизненно важным навыкам. За период наблюдений из семи семей было элиминировано 28 взрослых особей (15 самцов и 13 самок), родителей выводков этих семей. Таким образом, в семьях менялись родители, но общий характер поведения при поиске мест успешных охот, останков жертвы и ухоронки оставался неизменным. Наблюдениями за радиомечеными волками в Аляске и в Миннесоте установлено, что 41% (Mech *et al.*, 1998) и 60% (Gese, Mech, 1991) особей, покинувших родительскую территорию, расселились на расстояние до 50 км. Следовательно, такое поведение формируется в меньшей мере в пределах популяции и в большей степени – в популяционных группировках.

Таким образом, у волков развита не только ”пространственная”, но и ”временная” память.

МЕТОДЫ АНАЛИЗА СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ В ИЗУЧЕНИИ МИГРАЦИЙ И КЛЮЧЕВЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Д.М. Кузнецова, О.В. Шнак, Д.М. Глазов, В.В. Рожнов
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
datakuz@mail.ru

Постоянное совершенствование спутниковых технологий позволяет открывать новые и уточнять ранее изученные аспекты биологии многих видов животных. Для отслеживания морских млекопитающих наиболее часто применяются передатчики системы Аргос. Местоположение (локация) особи определяется при помощи эффекта Допплера на основе нескольких принятых от передатчика сигналов. Полученные данные обрабатываются в сервисной службе компании CLS (Франция) и в виде набора точек (локаций) передаются пользователям через интернет. После удаления повторов и ошибочных сообщений в MS Excel, данные фильтруются специальными программами.

Для анализа перемещений морских млекопитающих, для которых характерно большое число локаций низкого класса точности, разработаны специальные фильтры первичных данных. Как правило, такие фильтры работают по принципу speed-distance-angle (sda filter), т.е. отбирают локации, удовлетворяющие заданным параметрам (максимальная скорость перемещения, угол между тремя последовательными позициями и расстояние между ними). Мы используем пакет *argosfilter*, написанный для программной среды R. Для изучения перемещений животных и определения их основных миграционных путей данные визуализируются в пакетах ArcMap, Mapinfo или свободно доступных интернет-сервисах *gpsvisualizer*, Google Earth и др. Оптимальным способом визуализации пространственно-временных аспектов поведения на фоне изменяющихся условий среды, позволяющим подобрать дальнейший наиболее подходящий метод анализа данных, является анимация треков и параметров среды. Для анимирования можно использовать любой доступный видео-редактор (например, Windows Movie Maker) или пакеты, встроенные в картографические программы (ArcMap) или написанные для R. Для определения ключевых участков, в пределах которых животное остается достаточно длительное время, на основании имеющихся локаций выделяются соответствующие площади акватории. Стандартный метод, применяемый для этих целей, – выделение «ядерных полигонов» (kernel area). При помощи этого метода для морских млекопитающих можно определить места залежек (для ластоногих), нагула, размножения, сезонных и индивидуальных ключевых участков. Ключевые участки могут быть выделены в разработанных для R, ArcMap или ArcView пакетах. Далее в Arc Map, Mapinfo или аналогичных программах анализируются основные характеристики полученных областей: глубины (атлас GEBCO), удаленность от берега или ледовой кромки, наличие или отсутствие ледового покрова (продукция U.S. National Ice Center, ААНИИ) и др., – в период нахождения там животных, а также основных кормовых объектов. В результате такого анализа можно получить выводы о предпочтении животными тех или иных условий и влиянии на их распределение различных биотических и абиотических факторов. Для того чтобы понять, сохраняют ли социальность животные в период миграций, проводится анализ удаленности треков друг от друга. Для изучения этого аспекта поведения белух нами разработан алгоритм для среды R, рассчитывающий расстояние между любыми двумя треками через заданный интервал времени.

Таким образом, методы изучения пространственного поведения морских млекопитающих при помощи данных, полученных от спутникового мечения, крайне многочисленны и разнообразны. В настоящее время основные тенденции в обработке данных спутникового мечения для задач изучения морских млекопитающих стремятся к большему использованию программ и пакетов открытого доступа. Так, среда R представляет собой как пространство для вычислений с открытым кодом, так и универсальный постоянно пополняющийся депозитарий методик обработки данных.

РОЛЬ ОСЯЗАНИЯ В ОРИЕНТИРОВАНИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В.Ф. Куликов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

kulikov@sevin.ru

Известно, что для ориентирования мелких млекопитающих наиболее важным чувством является обоняние. Однако не менее важно для них и осязание. Обоняние указывает наличие и по градиенту запаха направление на пахучий объект. Что же до локализации пахучих объектов, тем более непахучих, обоняние бессильно или слишком медленное, по сравнению с осязанием. Осязание позволяет мгновенно определить местоположение и фактуру пищевых и непищевых объектов. Сенсорной основой этого чувства служат тактильные нервные окончания, реагирующие на механическое воздействие – сжатие и растяжение.

Мы выделяем три вида осязания – кожное, кожно-вибриссное и вибриссное. Первое сообщает о наличии предметов окружающей среды при касании их волосатым покровом и голыми участками тела – лапами или голым кончиком носа – ринариумом.

Для более тонкой ориентации на кончике носа имеются микровибриссы, обнаруженные пока только у выхухолей (Richard, 1985, Catania, 2000, Куликов, 2013). На ринариуме у русской и пиренейской выхухолей обнаружены мелкие сенсиллы. Они образуют осязательную структуру. Каждый элемент ее состоит из щетинки – микровибриссы, окруженной специализированными эпидермальными рецепторами – осязательными органами Эймера. При помощи хоботка, как тонкого щупа, выхухоль ориентируется в темноте, в которой проводит большую часть времени. В данном случае микровибриссы усиливают механический стимул и передают его на кожные рецепторы. Это можно назвать кожно-вибриссным осязанием.

Вибриссное осязание дает гораздо больше информации. С его помощью зверек определяет величину, форму и структуру поверхности предмета, а также скорость движения живых объектов. И главное – положение пищевых объектов относительно ротового отверстия, в зоне, недоступной другим чувствам. Вибриссный аппарат – специализированный орган чувств, хорошо развит у мелких млекопитающих. Наиболее заметны вибриссы на голове млекопитающих: усы и вибриссы брови (Mauger, 1895). Установлено, что все они иннервируются ветвями тройничного нерва (Gegenbaur, 1851). Отмечено, что у некоторых видов присутствуют все группы вибрисс, у других лишь некоторые, и только усы есть у всех видов (Lyne, 1959, Соколов, Куликов, 1976). Расположение вибрисс упорядочено, причем достоверно неразличимо у самцов и самок (Куликов, 1988). На теле исследованных животных мы выделили 20 групп вибрисс (Куликов, 2011), по выполняемой функции образующих четыре различных группы:

1) Вибриссы, служащие для собственно ориентирования, то есть для исследования пространства, в котором животное перемещается – усы (*V. mystaciales*),

2) Вибриссы, контролирующие положение захватываемой в рот пищи – верхнегубные (*V. labiales superior*), нижнегубные (*V. inferior*) и подбородочные вибриссы (*V. submentales*).

3) Сторожевые вибриссы, расположенные около нежных органов головы: носовые вибриссы (*V. nasales*), вибриссы брови (*V. superciliares*), надглазничные (*V. supraorbitales*), заглазничные (*V. postoculares*), щечные (*V. genales*) и угловые вибриссы (*V. angulares*).

4) Вибриссы, контролирующие положение головы и тела относительно субстрата – нижнечелюстные вибриссы (*V. mandibulares*), вибриссы корпуса: шейные (*V. interramiales*), грудные (*V. pectorales*), брюшные (*V. abdominales*), паховые (*V. inguinales*) и боковые (*V. laterales*), а также вибриссы конечностей: локтевые (*V. anconeales*), предплечные (*V. antebrachiales*), запястные (*V. carpales*) и пяточные (*V. tarsales*).

Хотя осязание – контактное чувство, предполагается, что усы служат в плотной среде и для дистантной локализации живых объектов (Куликов, Рutowская, 2013).

ХОМИНГ ЗЕМЛЕРОЕК-БУРОЗУБОК РОДА *Sorex*

А.В. Купцов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
kouptsov@yandex.ru

Привязанность к определенному освоенному пространству характерна для большинства видов мелких млекопитающих. В то же время, даже оседлые особи регулярно покидают участки обитания и посещают пространство далеко за его пределами. Для того чтобы вернуться на свой участок им необходима способность ориентироваться на слабо исследованном или даже полностью неизвестном пространстве.

Изучен хоминг сеголеток обыкновенной *Sorex araneus* (ОБ), средней *S. caecutiens* (СБ), малой *S. minutus* (МБ) и равнозубой *S. isodon* (РБ) бурозубок. Оседлых индивидуально меченых животных переносили в закрытых непрозрачных контейнерах и освобождали на различных расстояниях от участков обитания. Мы не могли отслеживать перемещения освобожденных зверьков, однако могли оценивать долю вернувшихся с различных дистанций особей и время их отсутствия на своем участке. Все ОБ ($n=70$), МБ ($n=5$), РБ ($n=6$) и все, кроме одной, СБ ($n=32$), освобожденные сразу после изъятия, возвращались на свои участки со 150 м. ОБ возвращались с этой дистанции даже после 21-дневного содержания в неволе: 39% ($n=18$) особей. С 900 м вернулись 2 из 4-х МБ и 2 из 4-х РБ.

Хоминг ОБ ($n=235$) и СБ ($n=114$) был изучен более подробно. Зверьков этих видов переносили на расстояния 300, 400, 600, 900, 1200 и 1600 м. Первое заметное снижение вероятности возвращения бурозубок обоих видов было отмечено с дистанций 400 м: вернулись 62% особей ОБ ($n=45$) и 77% СБ ($n=13$). С максимально изученных дистанций вернулись 19% ОБ ($n=26$, 1600 м) и 23% СБ ($n=13$, 1200 м). Наибольшая скорость возвращения ОБ составила 1.5 ч. с 400 м и 23 ч. с 1200 м, наибольшая длительность отсутствия на участке – 19 суток после перемещения на 600 м. Наибольшая скорость возвращения СБ – 1.5 ч. с 400 м и 23 ч. с 900 м, наибольшая длительность отсутствия на участке – 25 суток после переноса на 900 м. В отличие от ОБ, СБ возвращались лучше, когда их хоминг происходил в пределах лесных местообитаний. По-видимому, зверьки этого вида избегают выходить в открытые ландшафты, что при осуществлении хоминга внутри небольших по размеру лесных выделов, может значительно ограничивать область поиска, повышая вероятность попадания на знакомое пространство. В одном из исследованных мест хоминг самцов обыкновенных бурозубок был хуже, чем у самок и хуже, чем у самцов из двух других исследованных мест. Других случаев влияния пола особей на успех хоминга у исследованных видов отмечено не было. Некоторые особи ОБ ($n=129$) и СБ ($n=96$) использовались в экспериментах многократно. Опыт участия в эксперименте повышал вероятность возвращения зверьков обоих видов, несмотря на то, что во всех случаях повторные перемещения зверьков осуществлялись в другом направлении и на большую дистанцию, чем при первом перемещении. Этот эффект не может быть объяснен исключительно запоминанием зверьком маршрута предыдущего возвращения.

Таким образом, сеголетки бурозубок всех изученных видов способны возвращаться на свои участки с расстояний, которые в 30-40 раз превышают размеры их регулярно используемого пространства. Основным фактором, обеспечивающим успех возвращения бурозубок, по-видимому, является знание пространства за пределами участка. Анализ кривых зависимости успеха хоминга от дистанции переноса показал, что для объяснения случаев возвращения из мест расположенных далеко за пределами знакомого пространства нет необходимости предполагать существование у землероек сложных систем дистанционного ориентирования. Хоминг может быть результатом случайного попадания животного на знакомое место в процессе его ненаправленных перемещений в пространстве.

НАЧАЛЬНАЯ ОРИЕНТАЦИЯ, ПОВЕДЕНИЕ НА СТАРТЕ И УСПЕШНОСТЬ ХОМИНГА ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ (*Clethrionomys glareolus*) И ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВОК (*Microtus arvalis sensu stricto*) ПОЛЕВОК

П.А. Купцов¹, О.С. Лучкина², О.С. Пшеничникова¹, В.М. Малыгин¹, В.В. Шахпаронов¹,
И.В. Лебедев¹, С.В. Огурцов¹, М.Г. Плескачева¹

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
kuptsov.pavel@gmail.com

Для большинства грызунов характерна привязанность к территории и наличие развитой способности к возвращению на место поимки (хоминг). У полевок хоминг изучен недостаточно, имеются лишь единичные работы, выполненные в разные сезоны и разными методами, особенно на полевоках рода *Microtus*.

Цель работы – оценка успешности хоминга, точности выбора начального направления движения в сторону места отлова и поведения на старте у европейской рыжей (РП) и обыкновенной полевок (ОП). В отличие от других работ методика выпуска и регистрации передвижения в нашем исследовании минимизировала воздействие экспериментатора на поведение полевок.

Исследования проводили на Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл.) в летний период. Всего в опытах использовали 246 РП (104 самца и 142 самки) и 111 ОП (61 самец и 50 самок). Проведено 603 и 387 выпусков, соответственно. Выпуски проводили на расстоянии 100–580 м от места отлова для РП и 100–180 м для ОП. У РП после 1-го выпуска зарегистрирован возврат на место отлова в 55.3% случаев, а в последующих выпусках — 73.6% ($p < 0.01$). Полёвки чаще возвращались с расстояния до 200 м (87.9%), на больших расстояниях доля возврата снижалась – 28.9% ($p < 0.001$). У ОП повторность слабо влияла на возврат (после 1-го выпуска 68.1%, в последующих – 74.6%). Половые различия не обнаружены. У обоих видов взрослые особи возвращались успешнее, чем молодые (РП: взрослые 73.4%, молодые 61.7%, $p < 0.05$; ОП: 79.9% и 47.3%, соответственно, $p < 0.001$).

Для выяснения особенностей начальной ориентации использовали метод «стартовой площадки» (Плескачева и др., 2011). При выпуске с площадки (диаметр 1 м) проводили видеорегистрацию поведения полевок в момент старта. Видеофайлы обрабатывали с помощью программы Ethovision 3.1 (Noldus™). Получали: координаты передвижения, длину пройденного пути и скорость. Поведение на старте у исследованных видов различалось. В 1-м выпуске у самок ОП скорость передвижения достигала 32.2 ± 3.1 см/с, что превысило показатель РП (15.0 ± 2.5 ; $p < 0.005$). Самки РП уходили со старта по более длинному маршруту (110.41 ± 23.10 см), чем самки ОП (62.6 ± 2.0 ; $p < 0.001$). У самцов видовые различия не выявлены. При повторных выпусках полёвки уходили со старта по более прямому маршруту и быстрее, чем в 1-ом выпуске. В пределах стартовой площадки у полевок не выявлена ориентация на место отлова. В связи с ограниченным обзором камеры, для увеличения длины регистрируемого пути проводили эксперименты с использованием метода «тропления по нити». К шерсти полёвки прикрепляли контейнер с нитью, которая, разматываясь, обозначала пройденный путь (до 27 м). Как и по методу «стартовой площадки» в этом случае не выявлена ориентация полевок на место отлова, хотя для самцов РП обнаружена тенденция к коррекции направления после первых 4-х м пути.

Исследования показали успешность ближнего хоминга рыжей и обыкновенной полевок. Однако ориентация на место отлова происходит не в начале пути. Очевидно, что после выпуска полёвки предпочитают идти в направлении ближайших естественных укрытий, затем возвращаются на место отлова.

Работа поддержана грантом РФФИ №13-04-00747.

МЕХАНИЗМЫ АКУСТИЧЕСКОЙ ОРИЕНТАЦИИ КОМАРОВ

Д.Н. Лапшин¹, Д.Д. Воронцов²

¹Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

lapshin@iitp.ru

Самцы комаров *Culex pipiens pipiens* L. формируют большие рои высотой несколько метров на открытых пространствах, обычно вблизи понижений рельефа местности. Самки комаров этого вида залетают в рой и там копулируют с первым, успевшим к ней подлететь самцом. При сильной конкуренции со стороны других самцов в рое время реакции самца на появление самки является критическим в обеспечении его конкурентоспособности. По этой причине параметры, определяющие латентность акустического обнаружения и локализации самки в пространстве, должны находиться под сильным давлением отбора, направленным на модификацию всех последовательных этапов анализа сигналов в сторону уменьшения времени их обработки или исключения тех механизмов, которые в этом смысле создают принципиальные ограничения.

Самцы воспринимают звук полета самок перистыми антеннами, в основании которых расположены джонстоновы органы. Порядка 15000 механочувствительных рецепторных клеток в джонстоновых органах сгруппированы по две-три единицы в радиально расположенных хордотональных сенсиллах. Такое расположение сенсилл позволяет в кратчайшие сроки определить угловое положение самки относительно воспринимающего звук самца. Рецепторы преобразуют механические колебания антенн в электрические потенциалы, с некоторыми искажениями повторяющие форму акустического сигнала. Эти потенциалы в аналоговом виде, без преобразования в спайки, распространяются по аксонам антеннального нерва в мозг комара, в зоны первичной обработки акустической информации.

Согласно последним экспериментальным данным, рецепторы джонстоновых органов комаров настроены на разные частоты. Таким образом, частотная и пространственная многоканальность слуховой системы этих насекомых в сочетании с короткими путями проведения электрических потенциалов способствуют существенному ускорению всех этапов пространственной ориентации комаров относительно движущегося источника звука.

МЕХАНИЗМЫ ОРИЕНТАЦИИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ

С.А. Леонович

Зоологический институт РАН

Sergei.Leonovich@zin.ru

Среди иксодовых клещей – переносчиков возбудителей множества опасных трансмиссивных инфекционных заболеваний человека и животных – традиционно выделяют пассивных подстерегателей на растительности (представители родов *Ixodes*, *Rhipicephalus*, *Dermacentor* и др.) и активных преследователей (представители таких родов как, например, *Hyalomma* и *Amblyomma*), а также нидиколов (обитателей гнезд и нор).

Ориентация пассивных подстерегателей исследована на примере европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* в полевых и лабораторных условиях. У этих клещей глаз нет. Сложная реакция нападения включает определение приближающейся потенциальной жертвы с большого расстояния (20–25 м) при помощи сверхчувствительных хеморецепторов (органов обоняния). Электрофизиологические исследования показали, что две сенсиллы в составе рецепторного органа Галлера на передних лапках клещей (так называемые сенсиллы дистально бугорка) отличаются сверхвысокой чувствительностью к ряду фенольных производных с молекулами ОН в положениях 2, 4, включая метилортофенол (орто-крезол), компонент шерсти млекопитающих. Дистантное определение приближающегося прокормителя приводит к переориентации тела клеща и принятию клещем особой позы, облегчающей прикрепление к шерсти при непосредственном контакте.

Ориентация активных преследователей исследована на примере азиатского пустынного клеща *Hyalomma asiaticum*. Подстерегающий жертву клещ сидит на поверхности песка, обычно у выхода из норы, где происходит развитие преимагинальных стадий. У этих клещей глаза развиты, однако анализ строения глазных линз показал, что они способны пропускать свет только с одного очень ограниченного направления, названного нами главной оптической осью. Электронно-микроскопическое строение светочувствительных клеток показало, что любой прошедший через линзу свет обязательно попадает на все фоторецепторные клетки глаза. Такое строение зрительного аппарата привело к развитию своеобразного механизма ориентации, при котором затенение одного или обоих глаз приводит к локомоции клеща, а осветление одного из глаз с направления главной оптической оси приводит к повороту в направлении освещенного глаза, осуществляемого до затенения. Такой механизм мог эволюционно развиться из реакции негативного фототаксиса, типичного для личинок и нимф клещей, также обладающих глазами, но обитающими в норах песчанок. Такая «регулируемая локомоция» приводит к отысканию любого предмета, контрастно выделяющегося на фоне неба и внезапно появившемся в поле зрения клеща. В природных условиях, с наибольшей вероятностью, таким предметом будет крупное животное (овца, верблюд), на котором клещ получит возможность питаться.

Этологический анализ показал, что как наборы элементарных двигательных актов, так и основные поведенческие комплексы, весьма сходны у пассивных подстерегателей и активных преследователей. Основная разница в результирующем поведении основана на адаптациях к наиболее помехоустойчивому сигналу в условиях конкретных биотопов. В условиях жаркой пустыни таковым является зрительный сигнал, а в лесных условиях – исключительно ольфакторный, причем (учитывая разнообразие запахов леса) типичный исключительно для потенциального прокормителя.

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ЛИЧИНОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ НА АММИАК КАК «ФЕРОМОН БЕСПОКОЙСТВА»

Ю.Б. Мантейфель, Е.И. Киселева

Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова

mantei@yandex.ru

Известно, что ориентация, перемещение в пространстве и другие формы поведения позвоночных во многом определяется химическими сигналами, которые воспринимаются посредством обоняния. У многих рыб из механически поврежденных специализированных клеток эпидермиса во внешнюю среду выделяются вещества, восприятие которых вызывает у особей того же вида поведенческую реакцию избегания. Этот широко распространенный в природе случай эволюционно выработанного «альтруизма», не управляемого нервной системой донора, давно привлек внимание ученых, а эффективные химические стимулы были названы «аларм-феромонами». На костистых рыбах и на крупных морских раках опубликовано по несколько статей с употреблением терминов «сигнал беспокойства» и даже «феромон беспокойства». Относительно недавно обнаружена защитная поведенческая реакция лягушки *Rana aurora* на экскреты конспецификов, содержащие аммиак как сигнал беспокойства или его важный компонент. Растворенное в воде низкомолекулярное вещество аммиак является для многих водных животных конечным метаболитом азотистого обмена. Аммиак – простое вещество, присутствующее во всех природных пресных водах. Даже при перегонке воды аммиак летит вместе с ее парами. Источники пресной воды с содержанием аммиака ниже 2–3 мг/л считаются чистыми по этому признаку.

Мы изучали поведение амфибий в районе биостанции «Глубокое озеро» и проанализировали реакции приблизительно 1000 одиночных личинок двух видов бесхвостых амфибий – серой жабы *Bufo bufo* и травяной лягушки *Rana temporaria* – на аммиак – редко привлекающий внимание исследователей аспект хемосенсорной экологии гидробионтов. Мы определили дифференциальные пороги восприятия аммиака головастиками этих видов амфибий. Установлено, что дифференциальная чувствительность личинок травяной лягушки в 3–4 раза выше аналогичной характеристики серой жабы. По данным А.Н. Решетникова (2001) сумма защитных свойств (несъедобность и поведенческие реакции) так эффективно защищает личинок серой жабы от большинства хищников, что этот вид амфибий – единственный, который в настоящее время массово размножается в постоянных пресноводных водоемах Центра Европейской России, заселенных рыбой ротаном. В отличие от жабы, травяная лягушка, а может быть и другие лягушки рода *Rana*, после вселения ротана попали под сильное влияние нового стрессующего фактора (Решетников, 2001). Выявленная нами сравнительно высокая чувствительность травяной лягушки к аммиаку находится в соответствии с вышеуказанными различиями в степени уязвимости бесхвостых амфибий разных видов к хищничеству ротана.

Анализ различных особенностей стимульной ситуации показывает, что в определенных условиях аммиак может играть роль неспецифического феромона беспокойства – *disturbance pheromone*.

ОСОБЕННОСТИ ОРИЕНТАЦИИ НА КОРМ СЛЕПЫХ ПЕЩЕРНЫХ, ЗРИТЕЛЬНО ДЕПРИВИРОВАННЫХ И АНОСМИРОВАННЫХ РЫБ

Е.А. Марусов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Emarus44@mail.ru

В пищевом поведении рыб на разных его этапах в той или иной степени участвуют все сенсорные системы. У рыб с развитой зрительной рецепцией в условиях достаточной видимости зрение является ведущей сенсорной системой при ближнем поиске и захвате корма. Однако часто глаза и органы обоняния могут быть подвержены поражению бактериальными и вирусными инфекциями, паразитами и загрязняющими веществами, травмированы, возможны морфологические нарушения в результате генетических мутаций или естественных преобразований, как у пещерной рыбы *Astyanax fasciatus*, у которой редукция глаз и слепота является наследуемым признаком. В задачи работы входило выяснить особенности ориентации при поиске корма у интактных и ослепленных рыб (плотва *Rutilus rutilus* и радужная форель *Oncorhynchus mykiss*) в сравнении со слепой пещерной рыбой, а также оценить влияние аносмии на их пищедобывательное поведение. Зрительная депривация и аносмия проводились под холодовым наркозом с помощью металлического термокаутера. Гибели оперированных рыб не наблюдалось. Особенности пищедобывательного поведения оценивались по простейшей послеоперационного восстановительного периода.

Аносмия не влияет существенно на характер пищевого поискового поведения и захват кормовых объектов у плотвы и форели с интактным зрением. Полная зрительная депривация у рыб с интактным обонянием исключает возможность точной дистантной локализации объекта питания, приводит к изменению стереотипа пищедобывательного поведения с «броскового» на «придонно-поисковый», вынуждая использовать для схватывания корма контактные сенсорные системы. Характер поискового поведения таких особей напоминает питание слепых пещерных рыб – оперированные рыбы часто опускаются ко дну, совершают пищевые поисковые проплывы с касанием субстрата нижней поверхностью головы и тестирующие поклевки. Направленный придонный поиск, проявляемый зрительно депривированными и слепыми пещерными рыбами, основан главным образом на функции обоняния. Пищевой запах привлекает рыбу и стимулирует поисковую активность. После привлечения к месту нахождения корма рыбы, случайно коснувшись, обнаруживают пищевой объект и схватывают его после предварительной оценки сенсорных качеств наружным вкусом и, возможно, тактильной рецепцией. Поскольку у лососевых рыб вкусовые почки на поверхности тела отсутствуют, их функцию выполняют вкусовые почки, представленные на челюстях.

Аносмированные слепые пещерные и зрительно депривированные рыбы заметно менее активны. Они также периодически совершают придонные поисковые проплывы, касаются субстрата и производят тестирующие поклевки. Внесение в аквариум живых личинок хирономид не приводит к активации поиска. Ориентации и направленного приближения к зоне нахождения корма не наблюдается. Питание осуществляется только благодаря спонтанному поиску и частым тестирующим поклевкам субстрата при случайном касании пищевого объекта губами. Скорость потребления живых и обездвиженных личинок примерно равна, что может свидетельствовать о незначительной роли сеймосенсорной чувствительности в ориентации на корм.

Таким образом, способность изменять стереотип пищедобывательного поведения, по-видимому, имеет адаптивный характер и может способствовать выживанию особей, потерявших зрение. Ориентация и приближение к корму обеспечивается обонянием. Захват объекта у ослепленных и аносмированных рыб осуществляется за счет наружного вкуса.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 12-04-00389).

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРИЕНТАЦИЯ РУССКОЙ ВЫХУХОЛИ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

К.А. Махоткина, И.А. Попов, М.В. Рутовская

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН

mahych@mail.ru

Русская выхухоль *Desmana moschata* – зверек из семейства Кротовых, ведет полуводный образ жизни, разделяя время своей активности на плавание вдоль дна пойменного водоема и нахождение в норе, выход из которой всегда находится под водой. В подобных условиях возможности зрения сильно ограничены. Ориентация с помощью запаха в воде также маловероятна, так как ноздри выхухоли в воде закрываются с помощью клапанов. Обнюхивание предметов возможно лишь с помощью пузырьков воздуха, которыми зверь «ощупывает» предмет (Ивлев и соавт., 2013). Слух у выхухоли хороший, однако, использование его под водой также вызывает сомнения, поскольку ушные отверстия спрятаны под слоем волос, во время плавания плотно прижатых к поверхности тела. Хорошо развитый вибриссный аппарат состоит из неподвижных усов (Рутовская, Попов, 2011) и микровибрисс (Куликов, Рутовская, 2013) в окружении осязательных органов Эймера (Catania, 2000) на подвижном носу-хоботке. Про вкусовые рецепторы выхухоли ничего не известно. Таким образом, в воде и на границе сред, выхухоль сильно ограничена в использовании разных органов чувств. И остается неясным, каким образом выхухоль, стремительно плавающая под водой, может ориентироваться и дистанционно определять наличие преграды.

В условиях неволи мы зарегистрировали поведение, при котором перед выходом в воду или, плавая по поверхности, животное «взбивает» воду передними лапами и опускает в нее кончик носа. Пиренейская выхухоль демонстрирует такое же поведение (Richard, 1973), которое автор связывает возможностью дистанционного определения преграды. Похожее поведение отмечали и для других животных, например, утки пускают волну щелкающим движением клюва у поверхности. На кончике клюва у их также обнаружены органы Эймера (Авилова, 2013).

Задачей настоящей работы было установить, может ли русская выхухоль определить наличие преграды на расстоянии. Самцу русской выхухоли, живущему в искусственной норе с выходом в круглый бассейн на НЭБ Черноголовка, установили в воде у-образный лабиринт длиной 0.9 м, по любому рукаву которого зверек мог добраться до кормушки. Во время эксперимента длительностью 2 суток в середине туннеля одного из рукавов устанавливали прозрачную перегородку. Смену положения перегородки производили в случайном порядке сразу после прохода зверька, когда он покидал лабиринт. Было зафиксировано видеосъемкой 39 проходов по рукаву лабиринта. Из них исключили исследовательские заходы в рукава. Из 28 полных проходов до кормушки, зверек ошибся в выборе рукава 7 раз, что достоверно отличается от случайного выбора ($\chi^2=7.00$, $p<0.01$). Таким образом, мы можем утверждать, что выхухоль может определить наличие перегородки дистанционно.

Сравнение поведения зверька во время эксперимента с контрольным периодом показало увеличение исследовательской активности в рукавах лабиринта в первые сутки эксперимента, за которые зарегистрировали 6 ошибок, и снижение исследовательского поведения во вторые. Выхухоль демонстрировала «взбивание» воды в 82% случаев, но корреляции между этим поведением и правильным выбором выявлено не было. Таким образом, вероятно, органы Эймера на основании носа-хоботка выхухоли в совокупности с поведением «взбивания» воды являются не единственным средством пространственной ориентации этого реликтового вида, хотя высокий уровень его демонстрации говорит об исключительной роли этого поведения у выхухоли.

РОЛЬ ИНФРАЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ В ОРИЕНТАЦИИ ЖИВОТНЫХ

В.И. Машкин

Вятская государственная сельскохозяйственная академия

mashkin_v_i@mail.ru

В основе ориентации животных в пространстве лежит восприятие оптических, акустических и химических сигналов. В отличие от человека дикие животные могут издавать и воспринимать высокочастотные (ультразвуковые) и низкочастотные (инфразвуковые) сигналы. Инфразвуковые коммуникации выявлены у африканских слонов, жирафов, крокодилов, глухарей, голубей, кальмаров, осьминогов, медуз и многих других животных. Изучение низкочастотной сигнализации и способов восприятия инфразвуковых сигналов является предметом исследований зарубежных ученых. В различных ситуациях назначение инфразвуков интерпретируется как предупреждение сородичей об опасности, либо информация об источниках пищи или воды и других аспектов жизнедеятельности животных. В России таких исследований не проводили, а если и проводили, но они не были предметом обсуждения научной общественности.

По моим продолжительным полевым наблюдениям установлено, что сотрясение субстрата движущимся животным на расстоянии воспринимается другими особями как значимая для вида информация: опасность потенциального объекта, идентификация вида животного и пр. Например, когда по тропе идет человек, то в «закрытых» (не просматриваемых) биотопах отдыхающие кабаны вскакивают и уходят с лежки за 60–100 м до путника. А движущуюся по этой же тропе лошадь с верховым всадником кабаны подпускают к своей лежке на 10–12 м, так как лошадь для кабана не является опасным объектом.

Способность к звуковой ориентации у животного зависит от степени его настороженности. Одиночные прислушивающиеся кабаны слышат идущего по тропе человека в сухую осеннюю погоду метров за 100–150. Но идущий или пасущийся кабан не слышит человеческого шепота далее 10 метров. Аналогично слоны в засушливый период года в Африке топанием ног по земле сообщают сородичам (приглашают), находящимся в нескольких километрах, о наличии источника с водой. У горных козлов, серн, горных и домашних баранов в случае опасности имеется повадка – топтать по субстрату копытом (видимо, предупреждать об опасности сородичей). Обыкновенные песчанки стучат лапками по субстрату, что, видимо, также имеет какое-то информационное назначение для сородичей.

На берегу грохочущего потока горной реки лошадь поворотами головы демонстрирует, что на другом берегу (не просматриваемом из-за густой растительности, в 80–100 м) имеется живой объект (кабан, лошадь, овца). Слуховая рецепция человека не позволяет на таком расстоянии и при таком шуме обнаружить живой объект. Благодаря чему это удастся лошади?

В полевых условиях мы установили, что все норные животные (крот, выхухоль, сурки, суслики, слепыш, цокор, лисица и др.) чутко реагируют на движущиеся по поверхности (вдалеке от норы – в 20–30 м) объекты и надолго затаиваются в своем убежище, а выхухоль убегает из норы в воду.

Пока нет ясности, какие сенсорные органы или анализаторы животного отвечают за восприятие и расшифровку инфразвуков, какова дальность воспринимаемых сигналов, какой частотный диапазон, какую информацию может передать и получить животное при инфразвуковых коммуникациях?

ОБНАРУЖЕНИЕ И РЕАКЦИЯ НА ПИЩЕВЫЕ ОБЪЕКТЫ У СЛЕПОЙ ФОРМЫ АСТИАНАКСА (*Astyanax fasciatus*)

Е.С. Михайлова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
elena_mikhailova@mail.ru

Слепая форма астианакса, *Astyanax fasciatus*, ориентируется в пространстве благодаря боковой линии и обонянию. В работе рассматривается как содержащиеся поодиночке рыбы (12 особей, $TL = 5.9$ см) обнаруживают и реагируют на агар-агаровые (2%) гранулы разного вкусового качества. Гранулы (длина 4 мм, диаметр 1.35 мм) содержали классические вкусовые вещества (0.1M) и L-аминокислоты (0.1-0.001 M). Контрольные гранулы содержали только краситель (Ponseau 4R, 5 мкМ).

До внесения гранулы рыбы спокойно перемещаются по аквариуму (5 л), преимущественно скользя вдоль его стенок и задерживаясь около распылителя или обогревателя. Через 7-8 с после падения гранулы поведение рыбы изменяется, она уходит с привычной траектории движения и прямолинейно направляется в область падения гранулы, опускается на дно. Дальнейшее поведение протекает по двум сценариям и зависит от конкретной особи. Большинство рыб наклоняются под углом 55° ко дну и начинают «простукивать» (совершают выпад в сторону дна, открывая при этом рот и касаясь нижней частью головы дна) выбранную область, двигаясь по круговым и эллипсовидным траекториям небольшого диаметра. Другие особи не «простукивают» выбранную область, а скользят нижней частью головы по дну по все уменьшающимся в диаметре круговым траекториям, иногда совершая прямолинейные броски в сторону. Время, затрачиваемое на поиск гранулы, не зависит от ее вкусовых качеств и составляет в среднем около 20 с. Наткнувшись на гранулу рыба схватывает ее целиком. Иногда поиск гранулы не завершается ее схватыванием. Рыба плавает около гранулы, «пробует» воду (открывает и закрывает рот), касается гранулы губами или нижней стороной головы, но уплывает и поиск затухает. Отверганий и повторных схватываний корма (живых личинок хирономид) не наблюдалось, при тестировании гранул они также происходили очень редко.

Из классических вкусовых веществ только лимонная кислота была привлекательной по вкусу (потребление 70.8%). Гранулы с этой кислотой достоверно чаще повторно схватывались рыбами ($p < 0.001$) и дольше удерживались во рту ($p < 0.01$). Однако поиск гранул с лимонной кислотой выражен слабо, поисковая реакция на всплеск воды от падения гранулы часто быстро затухает. У рыб возникает «испуг», и они либо избегают места падения гранулы, либо плавают около гранулы, «пробуют» воду, «зевают», но схватывают ее редко (98 предъявлений, 24 схватывания). Гранулы с лимонной кислотой чаще всех остальных подвергаются повторным тестированиям. Контрольные гранулы не вызывают у рыб «испуга» и хоть поисковая реакция слабая, поиск чаще заканчивается схватыванием. NaCl, CaCl₂ и сахароза были индифферентными стимулами. Параметры поведенческого ответа астианакса на эти гранулы достоверно не отличались от контроля ($p > 0.05$).

Из аминокислот наиболее большая группа привлекательных стимулов – 10. 8 аминокислот индифферентные и 3 достоверно снижают потребления. Гранулы с аминокислотами потребляются обычно сразу же после первого схватывания. Время удержания гранулы более продолжительно для привлекательных веществ.

Таким образом, реакция слепых астианаксов на падение в воду гранулы не зависит от ее вкусовых качеств. Поисковое поведение, проявляемое рыбами на гранулы, содержащих разные вещества, совпадает. Отличия наблюдаются при вкусовом тестировании гранулы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-04-00711).

ПРИБРЕЖНАЯ КОНЦЕНТРАЦИЯ КАК ИНДИКАТОР КОЧЕВОК ПТИЦ

А.А. Морковин, О.В. Бурский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

a-morkovin@yandex.ru

Кочевки как форма приземных перемещений, сопровождающихся кормежкой, широко распространены среди лесных птиц. При этом многие особи ведут себя так же, как территориальные, не мигрирующие, и трудноотличимы от них. На материале многолетних учетов, регулярно проводимых в течение бесснежного сезона на профиле, пересекающем крупную реку, мы обнаружили, что в период кочевок обилие птиц повышается по мере приближения к берегу реки, и исследовали этот феномен.

Профиль разделили на 250-метровые отрезки и проводили учеты, повторяя сериями каждые 5 дней. На каждом отрезке j в течение гнездового периода оценили обилие птиц d_j и определили предпочтение r_j так, что в среднем $d_j/r_j = 1$ для любого отрезка на всем профиле. В послегнездовой период обилие птиц d_j складывалось из трех групп: «транзитные» t_j , которых отличали направленные перемещения, и «местные», включающие неразличимых на вид оседлых s_j и остановившихся мигрантов m_j .

В период кочевок «транзитные» особи t_j распределены по профилю экспоненциально: $t_j/r_j = k\lambda \exp(-\lambda x_j)$, где x_j – удаленность середины отрезка от берега реки, а k и λ – коэффициенты масштаба и кривизны экспоненциального распределения. Очевидно, обилие «местных» особей $(s_j + m_j)/r_j = a + b\lambda \exp(-\lambda x_j)$, где первый член представляет относительное обилие оседлых птиц, не зависящее от j , а второй – относительное обилие остановившихся мигрантов. Статистическое решение j таких уравнений позволяет оценить коэффициенты a , b и λ для каждой пятидневки, то есть разложить сезонную динамику обилия птиц на истинные составляющие: оседлых s_j и кочующих $t_j + m_j$.

Проверка метода на различных массовых видах показала, что кочующие особи присутствуют в популяции также и у тех видов, перемещения которых плохо заметны, или их выделение требует дополнительного времени. Разрешающая способность метода позволяет выявить кочевки у многих обычных видов как номадных, так и регулярных мигрантов.

Обсуждается механизм прибрежной концентрации лесных птиц и возможные причины кочевок у видов с различной специализацией годового цикла.

ХОМИНГ НОЧЬЮ – ЛУЧШЕ ДЕНЬ ПОТЕРЯТЬ, ПОТОМ ЗА ПОЛЧАСА ДОЛЕТЕТЬ

А.Л. Мухин^{1,2}, Д.С. Кобылко^{1,3}

¹Биологическая станция “Рыбачий” Зоологического института РАН,

²Балтийский федеральный университет имени И. Канта

³Санкт-Петербургский государственный университет

a.l.mukhin@gmail.com

Феномен ночного полета настолько широко распространен среди мигрирующих на значительные расстояния птиц, что само определение миграционного состояния включает в себя появление ночной активности у дневных по образу жизни видов.

Однако ряд недавних исследований показал, что ночные полеты птиц не только “прерогатива” миграции – это явление широко распространено у ряда видов и в не миграционные периоды, когда птицам необходимо решить какую-либо пространственную задачу. Такими естественными пространственными задачами вне миграции могут быть поиск полового партнера (Roth *et al.*, 2009) или места нового гнездования (Mukhin *et al.*, 2009). За редким случаем спорадических сообщений до недавнего времени ночной хоминг был практически неизвестен (Southern, 1959, Keeton, 1974, Lipp, 1983). Однако завозы тростниковых камышевок (*Acrocephalus scirpaceus*) на расстояние от 2 до 20 км показали, что особи этого вида возвращаются на свои гнездовые территории исключительно в ночное время. Явление ночного хоминга подняло целый ряд вопросов, один из которых привлек наше пристальное внимание: каким образом видоизменяется циркадианный ритм локомоторной активности, позволяя до этого дневным птицам совершать полеты в ночное время? Как было показано для миграционного периода, появление ночной активности определяется фазовым отношением двух осцилляторов, контролирующих дневную и ночную локомоторную активность (Bartell & Gwinner, 2005), вызывая постепенный сдвиг начала одного вида активности относительно другого.

Описанное в лабораторных условиях явление имеет и естественное отражение в природе, когда птицы начинают свою ночную активность все раньше относительно времени восхода солнца (Mukhin *et al.*, 2005). Результаты прослеживания радиомеченных птиц в период размножения показали, что тростниковые камышевки никогда не возвращаются к своему гнезду в первую же ночь после перемещения, редкие особи делают это на вторую ночь. В среднем, возвращение происходит на 4 ночь после завоза птиц. При этом расстояние до гнезда практически не имеет значение в проверенном нами диапазоне – от 2 до 20 км. Проведенные дополнительные исследования показали, что выявленная задержка начала хоминга определяется временем, необходимым для развития ритма ночной активности. Физиологические изменения, затрагивающие перестройку фазовых отношений двух ритмов, требуют времени. Поэтому совершающие ночной хоминг птицы физиологически не в состоянии совершить его раньше, чем будут перестроены их ритмы активности. Изучение ночной активности при хоминге, проведенное в контролируемых условиях показало, что ее развитие имеет такой же характер, как и у *Zugunruhe* в период миграции – постепенный сдвиг начала активности с предутренних сумерек на середину ночи и, скорее всего, также определяется взаимодействием центров, контролирующих дневную и ночную локомоторные активности. Таким образом, формирование ночного полета при хоминге отличается от такового при начале миграции лишь запускающим фактором – при миграции это эндогенная цирканнуальная программа, при хоминге – внешний фактор в виде транслокации животного в период размножения.

АСИММЕТРИЧНЫЙ ВЫБОР НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ РЫБАМИ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ЛАБИРИНТА

В.А. Непомнящих, Е.А. Осипова, Е.И. Извеков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

nepom@ibiw.yaroslavl.ru

У многих животных, в том числе рыб, известна асимметрия поведенческих реакций. Одно из её проявлений – предпочтение двигаться вправо или, наоборот, влево, когда животному предоставлен выбор между этими альтернативами. Типичный эксперимент для обнаружения асимметрии заключается в следующем. Животное помещают в стартовый отсек Т-образного лабиринта, отмечают, в какую сторону оно поворачивает при выходе из этого отсека на развилку, и снова помещают в стартовый отсек. Многократное повторение этой процедуры позволяет выявить асимметрию: предпочтение двигаться в правый или левый коридор. Однако подобные эксперименты не дают представления о том, насколько асимметрия выбора направления проявляется в ходе свободнотекущего поведения, например при исследовании животным новой обстановки.

Мы изучали проявления асимметрии в исследовательском поведении у рыб сем. Cyprinidae: данио *Danio rerio*, микрорасборы *D. margaritatus* и плотвы *Rutilus rutilus*. Рыб помещали поодиночке в незнакомый им лабиринт и вели видеосъемку их передвижений в течение 25 мин. Лабиринт состоял из четырех коридоров, радиально расходящихся от центральной площадки. В поведении представителей всех трех видов, как самцов, так и самок, можно было выделить последовательности повторяющихся действий. К наиболее частым последовательностям относятся: 1) челночные перемещения между двумя смежными коридорами или противоположными коридорами, что можно рассматривать как обследование отдельных участков лабиринта; 2) обходы лабиринта по периметру, во время которых рыба, выйдя из очередного коридора, всегда поворачивает в коридор, находящийся слева (обход по часовой стрелке) или справа (обход против часовой стрелки).

Особь, обходившая коридор преимущественно в одном направлении, предпочитала это же направление и при повторных тестированиях, разделенных промежутком в несколько дней. Число особей, предпочитавших обходить лабиринт по часовой стрелке и против неё, не различалось сколько-нибудь существенно. Это означает, что предпочитаемое направление является индивидуальной характеристикой особи. Асимметрия проявляется только при обходе лабиринта, а не при обследовании отдельных его участков. Дополнительные наблюдения за рыбами этих же видов в лабиринтах разной конструкции и размера подтвердили полученные результаты. Кроме того, они показали, что, по крайней мере, одной из причин асимметрии обхода является предпочтение двигаться вдоль одной и той же стенки лабиринта. Особи, обходившие лабиринты по часовой стрелке, двигались преимущественно вдоль стенки, находившейся слева от них. И, наоборот, при обходе против часовой стрелки рыбы плыли рядом со стенкой, находившейся справа.

Таким образом, асимметрия обнаружена в ходе свободнотекущего исследовательского поведения рыб. Можно предположить, что она проявляется и в природной среде, например, при исследовании проходов между камнями и зарослями. Остается неясным, каково возможное адаптивное значение асимметрии для исследования незнакомой обстановки. Для ответа на этот вопрос можно сравнить скорость формирования когнитивной карты и эффективность поиска пищи у особей с выраженной асимметрией и её отсутствием.

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ОРИЕНТАЦИИ НАСЕКОМОГО В ФЕРОМОННОМ ОБЛАКЕ

Е.С. Новикова¹, М.И. Жуковская²

¹Санкт-Петербургский государственный университет

²Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
os_sacrum@list.ru

Самец таракана *Periplaneta americana* L. обнаруживает самку с расстояния более 30 м, ориентируясь на запах полового феромона. Феромонное облако имеет сложную структуру, состоящую из филаментов с повышенной, по отношению к средней, концентрацией запаха, разделенных участками относительно чистого воздуха. Насекомое, при помощи высокочувствительных рецепторов, расположенных на антеннах, идентифицирует компоненты феромона, определяет его концентрацию, а также размеры филаментов и участков воздуха, их разделяющих. Чувствительность самцов к феромону меняется на три порядка в течение суточного цикла, при этом ответы антеннальных рецепторов на запах изменяются в гораздо меньшей степени. Гормон стресса, октопамин, усиливает чувствительность феромонных клеток на антенне и снижает порог поведенческой реакции самцов.

Кутикула насекомых покрыта снаружи тонкой гидрофобной пленкой, состоящей из углеводородов и восков, которая препятствует потере влаги. Запахи, обычно небольшие гидрофобные молекулы, растворяются в этой пленке, накапливаясь в ней. Накопление пахучих молекул на поверхности антенны уменьшает контраст восприятия между филаментами запаха и разделяющим их чистым пространством, затрудняя ориентацию по отношению к его источнику. Наши данные свидетельствуют о том, что чистка антенн усиливается в присутствии запаха. Скармливание октопамина увеличивает частоту груминга конечностей и длительность чистки антенн. Таким образом, у тараканов обнаружена сложная система настройки механизмов ориентации на источник феромона: выброс октопамина в результате полового возбуждения увеличивает чувствительность антеннальных рецепторов, одновременно усиливая груминг, поддерживающий высокое временное разрешение сигнала.

Работа поддержана грантом РФФИ № 13-04-00610а.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРИЕНТАЦИИ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

С.В. Огурцов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
sergei.v.ogurtsov@yandex.ru

Амфибии проявляют незаурядные способности к пространственной ориентации, точно и в срок приходя с больших расстояний к конкретным водоёмам нереста, а затем не менее точно возвращаясь на свои летние индивидуальные участки. Как формируется и реализуется привязанность к нерестовому водоёму и индивидуальному участку является ключевой проблемой в понимании ориентационного поведения этих животных. Методически решение этой проблемы осложнено двумя моментами: мультисенсорностью ориентации – дублированием ориентационных механизмов для достижения одной и той же цели, и мотивацией животного к поиску этой цели, которая завязана на целый ряд внешних и внутренних факторов. Несмотря на внешнюю невыразительность поведения амфибий, использование в исследовании ряда методических подходов позволяет значительно продвинуться в понимании их ориентационных способностей, по крайней мере, по трём направлениям.

1. Формирование привязанности молодых амфибий к родному водоёму на основании хемосенсорных ключей. Основной метод работы – предъявление стимулов по схеме альтернативного выбора (знакомый и незнакомый стимулы). Важным подходом для мотивации сеголеток к перемещению в экспериментальной установке является тестирование животных в группах, что значительно снижает уровень их беспокойства. Для анализа перемещений особей при этом можно использовать сравнение с моделью случайного процесса, либо рассматривать в качестве единицы наблюдения группу особей. Для исключения ориентации сеголеток по посторонним стимулам в качестве экспериментальной установки используется простой длинный коридор вместо сложного Т-лабиринта, контролируется наклон поверхности. Показателем предпочтения животного служит не первый выбор, а время, проведённое рядом со стимулом в течение длительного 40-минутного теста. При анализе поведения необходимо также учитывать концентрацию стимула, знакомство животного со стимулом, влажность среды обитания до момента тестирования животного, этап жизненного цикла, экологические особенности видов.

2. Перемещения взрослых особей на индивидуальных участках и хоминговое поведение. Основной метод - отслеживание перемещений «методом тропления по нити» - на животное прикрепляется контейнер с катушкой с ниткой, которая разматывается по мере движения, маркируя траекторию. Для оценки мотивации животного используется метод фрактальной оценки траектории движения, что позволяет по характеру кривизны на начальном отрезке пути судить о проявлении особью исследовательской активности в незнакомой обстановке. Для долговременного индивидуального распознавания взрослых амфибий успешно используется фотографическая база данных, учитывающая рисунок и геометрию бугров на спинной и брюшной стороне тела. В связи с поведенческой регуляцией водного и температурного баланса у амфибий целесообразно рассматривать существование нескольких центров активности на индивидуальном участке.

3. Пространственное обучение взрослых амфибий. Основной метод работы – запоминание амфибиями местоположения цели с положительным подкреплением в установке, комбинирующей элементы лабиринта и открытого поля. Из-за больших индивидуальных различий в двигательной активности особей продолжительность теста увеличивают до 4 часов. Двигательная активность стимулируется сумеречным освещением. Важным стимулом к поиску цели (источника влаги) является скорость влагопотери особи, которая различается у разных видов и полов.

ЗРИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НАШИХ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

О.Ю. Орлов

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
graf@iitp.ru

Термином «зрительная экология» называют все стороны биологии вида, опосредованные зрением. Это и дальняя ориентации при переходах от мест зимовки к местам икротетания (обычных для наших жаб и травяной лягушки), и ближняя – при охоте, опасности, обходе препятствия, в социальных контактах и поиске брачного партнера. С арсеналом почти всех этих форм поведения сеголетки бесхвостых выходят на берег после почти мгновенного метаморфоза из головастика. Они могут различаться у обычных нам видов.

«Зеленые» озёрная *Rana ridibunda* и прудовая *R. lessonae* лягушки ближе всего соответствуют удачному термину И.И. Шмальгаузена (1969) «береговые», который он дал экотипу ранних Анига. Спасительный прыжок в воду с берега при опасности присущ именно этим видам; в меньшей мере – бурым *R. temporaria* и *R. arvalis*, и чужд жабам. Жабы больше ходят, чем прыгают, и вообще меньше связаны с водоёмами вне биологии размножения. «Береговые» же зеленые лягушки по-разному реагируют даже на одну и ту же опасность со стороны суши либо водоема, и их территориально-социальные отношения с соседями по береговой полосе достаточно сложны. Охотничий бросок длительно неподвижной до того зеленой лягушки за летающей добычей, почти с поверхности воды, можно считать древней формой охотничьего поведения этих «живых капканов». В пользу этого говорит чисто дорзальная ориентация глаз и вычурная морфология черепа древних триасовых *Plagiosaurus*, – которые практически исключали активное блуждание этих примитивных тетрапод в поисках добычи, подобно жабам.

Зрение играет важную роль в цепи врожденных рефлексов брачного поведения самцов всех бесхвостых, особенно же при образовании пары у бурых лягушек и жаб. В опыте с брачным самцом серой жабы и травяной лягушки, оперируя параметрами модели самки, особенно ее окраской, нетрудно сделать модель привлекательнее оригинала (классический пример «сверхстимула!»). Не находящее никакого правдоподобного объяснения цветовое предпочтение *синих* моделей самцами серой жабы – полная загадка для эволюциониста.

Бурым лягушкам и серым жабам присущ краткий сезон размножения, сочетающийся с «брачным постом» и нерасторжимым амplexусом. В отличие от них, как показывают наблюдения озерной лягушки, оба участника пары зеленых лягушек могут кормиться в течение достаточно протяженного периода спаривания. Самец ридибунды может оставить самку ради подвернувшейся добычи, после чего как ни в чем не бывало вернуться на своё место. Понятно, что обе «цели» оказываются при этом под зрительным контролем самца.

Многие животные, испытывая помеху зрению, активно стремятся устранить ее, например, очистить роговицу морганием век или мерцательной перепонки (как у птиц); гекконы облизывают языком пыль со своих неподвижных «очков». Лягушкам и жабам свойственно глубокое «замаргивание» глаз – их медленная ретракция, одновременно двух либо по очереди, остановившись в «затруднительной ситуации». На ходу же они сочетают шаг с таким движением приподнятой передней лапы, когда ее первый палец касается (или почти касается) глаза. То, как жаба «прогирает глаза в недоумении» (чем напоминает нам самих себя...), свидетельствует о ее затруднении в решении именно зрительной задачи. Это особенно впечатляет в опытах, когда животному предлагается сделать *выбор* из двух или нескольких предлагаемых моделей. Кстати, именно это движение пальцем у глаза стало предметом классической ритуализации как элемента демонстративного поведения самцов золотой лягушки *Atelopus zeteki*, известно по видеоматериалам сэра Аттенборо.

МЕХАНИЗМЫ, ЛЕЖАЩИЕ В ОСНОВЕ ИЗМЕНЕНИЯ СПЕКТРАЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ГЛАЗА МОРСКОЙ И ОЗЁРНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ КРЕВЕТОК *Mysis relicta* (род *Mysis*; Mysida, Crustacea), ОБИТАЮЩИХ В РАЗЛИЧНОЙ СВЕТОВОЙ СРЕДЕ

М.А. Островский¹, П.П. Зак¹, Т.Б. Фельдман², М. Линдстрем, К. Доннер

¹Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

ostrovsky3535@mail.ru

Экология зрения животных и человека означает соответствие между функциональными параметрами зрительной системы и световой средой обитания.

Род креветок *Mysid*, в который входят виды, популяции которых оказались в послеледниковый период разделёнными и обитающими в море и озёрах, служит прекрасной моделью для исследования механизмов спектральной настройки и адаптации к совершенно различным условиям световой среды обитания.

Вид *M. relicta* разделился на две популяции – морскую и озёрную – всего около десяти тысяч лет назад, что соответствует, примерно, от семи до десяти тысячам поколений.

Ранее показано, что в соответствии с со спектральным составом света в среде их обитания, кривая спектральная чувствительности их глаз соответственно смещена в более длинно-волновую область спектра для озёрной популяции и в более коротко-волновую для морской популяции (Lindström & Nilsson, 1988).

Нами показано, что максимум спектра поглощения родопсина в одиночных рабдомах (микроспектрофотометрия) также смещён на 20-30 нм в длинно-волновую область спектра у озёрной популяции (560 нм) по сравнению с морской популяции (530 нм) (Jokela-Määttä *et al.*, 2005). При этом оба зрительных пигмента находятся в различных зрительных клетках и в различной пропорции у озёрной и морской популяций (Зак и др., 2013)

Исследование гена родопсина этих популяций и хромофорной группы этих родопсинов показало, что ни аминокислотная последовательность (Audzijonyte *et al.*, 2012), ни природа хромофора (ретинаял-1) (Belikov *et al.*, 2014) у них не различаются. Вопрос о причине спектрального сдвига этих пигментов остается открытым.

В формировании спектральной чувствительности глаза обоих популяций *Mysis relicta*, помимо зрительного пигмента, важнейший вклад вносят экранирующие пигменты (оммохромы).

РЕОРЕАКЦИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ РЫБ В ПОТОКЕ ВОДЫ

Д.С. Павлов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
pavlov@sevin.ru

Реореакция – врожденная, безусловно-рефлекторная, поведенческая реакция, которая заключается в том, что, находясь в потоке воды, рыбы, как правило, двигаются против течения. Все другие особенности поведения рыб в потоке воды, в том числе миграции, разворачиваются уже на фоне этой специфической реакции.

Ориентация рыб в потоке воды происходит в основном с использованием трех органов чувств – зрения, осязания и горизонтальных каналов лабиринта (детекция инерционных стимулов при ускорениях и пульсации потока). Значительно реже, лишь при определенных условиях, происходит ориентация с участием органов боковой линии.

В естественных условиях на рыб воздействует комплекс раздражителей. Приоритетность стимулов зависит от образа жизни, степени развития отдельных органов чувств и поэтому может быть разной у видов с различной экологией – донных и пелагических. Для пелагических рыб приоритетны зрительные стимулы, а затем инерционные. Для донных – тактильные, а затем инерционные и у многих видов зрительные.

У ранней молодежи костистых рыб функционирует в основном зрительный механизм ориентации. Поэтому уменьшение освещенности ниже пороговой для оптомоторной реакции приводит к сносу рыб течением – к массовой покатной миграции. Однако, хотя эта миграция и является пассивной, это не означает, что рыбы не проявляют никаких реакций. Они реагируют на различного рода гидродинамические стимулы (градиент скоростей течения, турбулентность и ускорения потока). Этим определяется распределение покатной молодежи в речном потоке и их поведение перед преградами.

Особенности ориентации в потоке лежат в основе управления поведением рыб в различных целях (строительство рыбопропускных сооружений для нерестовых мигрантов; защита покатной молодежи от попадания и гибели в водозаборных сооружениях; лов рыб).

ЗВЕЗДНЫЙ КОМПАС МЕЛКИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

А.Ф. Пахомов^{1,2}, Н.С. Чернецов^{1,3}

¹Биологическая станция “Рыбачий” Зоологического института РАН

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

³Санкт-Петербургский государственный университет

sasha_p.bio@mail.ru

Многие птицы ежегодно совершают миграции с мест размножения до мест зимовок и обратно. Для определения направления во время ночного миграционного полета они используют как минимум три независимые компасные системы – магнитный, звездный и солнечный компасы. Несмотря на то, что первые свидетельства наличия у птиц звездного компаса были получены в 1950–60 гг. (Sauer, 1957, Emlen, 1967), принципы работы звездного компаса не могут считаться до конца понятными. Теоретически возможно использовать картину звездного неба для истинной навигации (определения положения на поверхности Земли), но имеющиеся данные говорят, что в реальности этого не происходит (Mouritsen, Larsen, 2001). В пользу использования звездного компаса при ориентации, не связанной с работой внутренних часов (time-independent compass), свидетельствуют опыты на индиговых овсянках *Passerina cyanea* (Emlen, 1967) и более поздние эксперименты на мухоловках-пеструшках *Ficedula hypoleuca* и славках-черноголовках *Sylvia atricapilla* (Mouritsen, Larsen, 2001). Аналогичные результаты были получены в наших опытах на зарянках *Erithacus rubecula* во время осенней миграции в 2013 г. на Куршской косе. В ходе этого эксперимента мы тестировали ориентацию зарянок ($n=9$) в вертикальном магнитном поле при наличии доступа к естественному звездному небу. До эксперимента птиц содержали в двух различных условиях: 1) без доступа к астроориентирам при естественном фотопериоде (контрольные условия); 2) без доступа к астроориентирам при фотопериоде, смещенном на 4 часа вперед. Птицы в обоих случаях ориентировались в характерном для данного вида осеннем миграционном направлении, что говорит об отсутствии у данного вида звездного компаса, связанного с работой внутренних часов. Наши данные подтверждают ранние работы (Emlen, 1967, Mouritsen, Larsen, 2001), но являются более убедительными, т.к. только наши эксперименты проводились в вертикальном магнитном поле, не несущем компасной информации (т.е. использование магнитного компаса подопытными птицами было исключено).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ПАМЯТИ ЖИВОТНЫХ

М.Г. Плескачева

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
mpleskacheva@yandex.ru

Запоминание местоположения источников корма, укрытий, опасных мест, ориентиров – ключевой фактор успешного выживания животных. Для экспериментальной оценки характеристик пространственной памяти грызунов и других животных часто используют разработанные более 30 лет назад методики: радиальный лабиринт (РЛ, Olton, 1977), тест Барнес (ТБ, Barnes, 1979) и водный тест Морриса (ТМ, Morris, 1981). Они применялись в сотнях исследований по всему миру, остаются высоко востребованными и включены в современные батареи тестов для оценки поведения нокаутных и трансгенных животных, выявления линейных и видовых особенностей, эффектов воздействия фармакологических средств и повреждений структур мозга. Понятие «пространственная» относится именно к процессам, обеспечивающим запоминание местоположения объектов на основе использования набора дистантных зрительных ориентиров. Благодаря высокой степени стандартизации процедур, включающих и контрольные эксперименты, собраны уникальные данные по механизмам пространственной памяти. Показано, что гиппокамп – одна из ключевых структур мозга, контролирующая эти процессы.

Несмотря на сходство по основной задаче изучения механизмов пространственной памяти и ее нарушений, тесты различаются по набору регистрируемых показателей, количеству целевых объектов и мотивациям, на основе которых происходит обучение. В ТМ и ТБ обычно оценивают долговременную референтную память на местоположение одного целевого объекта, скрытой под водой платформы для избавления от воды в первом случае, а во втором, отверстия в полу ярко освещенной арены, ведущего в домашнюю клетку. Эти тесты основаны на оборонительной мотивации. ТБ позволяет оценивать память у животных, чувствительных к стрессорному действию воды или имеющих проблемы с плаванием, но требует более длительного обучения. Предполагается, что для эффективного достижения цели (по короткому маршруту из любой точки экспериментального пространства) в условиях ТМ и ТБ необходимо формирование у животных пространственного представления среды («когнитивной карты», Tolman, 1948, O'Keefe, Nadel, 1978).

РЛ исходно разрабатывали для оценки кратковременной рабочей пространственной памяти в ситуации, когда целевых объектов несколько, это небольшие порции корма, размещенные в концах рукавов (или лучей), радиально расходящихся от центральной части лабиринта. Так как в ходе опыта приманка не возобновляется, то запоминание местоположения корма приводит к эффективному поиску без потери энергии на посещение рукавов, где приманка была уже съедена. Стратегия поиска win-shift («выиграл-перейди») соответствует задаче в РЛ, обеспечивая поиск корма в новом месте, а не возврат туда, где он был ранее (стратегия win-stay «выиграл-останься»). Оба фактора, хорошая пространственная память и адекватная стратегии поиска, необходимы для успешного выполнения теста в РЛ. Контрольные эксперименты показали ведущую роль зрения при выборе направления поиска, что не исключает использование обоняния и других сенсорных систем в ситуациях, когда зрительные ориентиры недоступны.

Классические версии тестов требуют длительного обучения животных, но в последнее время разрабатываются «быстрые» варианты ТМ, а также другие тесты, позволяющие оценить пространственную память после нескольких сеансов обучения в течение одного дня.

Поддержано грантом РФФИ 13-04-00747.

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ НЕКОТОРЫХ ЧУЖЕРОДНЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ
РЫБ (РОТАН *Percottus glenii* И ГАМБУЗИЯ *Gambusia holbrooki*)
НА РАСТВОРЕННЫЙ АММИАК**

А.Н. Решетников, Ю.Б. Мантейфель

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
anreshetnikov@yandex.ru

Ориентационное поведение и перемещения в пространстве рыб в значительной степени определяется восприятием химических стимулов, в том числе выделяемыми водными организмами. С целью расширения представлений о химических взаимодействиях гидробионтов в пресноводных сообществах, изучены реакции рыб на аммиак в водной фазе (это вещество всегда содержится как фоновое в воде естественных водоемов). Объектами послужили два вида рыб: хищная рыба дальневосточной фауны ротан *Percottus glenii*, в XX веке широко распространившаяся по Евразии и существенно изменившая сообщества пресноводных гидробионтов, а также гамбузия *Gambusia holbrooki*. Данная рыба вселена человеком во многие водоемы теплого климата с целью контроля численности комаров, особенно малярийных. Эксперименты проведены на базе биостанции «Глубокое озеро» ИПЭЭ РАН в 2012–2013 гг. В каждом опыте каждая рыба принимала участие только один раз. Рыб тестировали индивидуально, размер выборок составлял по 32 особи. Протестированы реакции сеголетков ротана на стимул – раствор аммиака в концентрациях 0.01; 0.04; 0.06; 0.1; 0.15 и 0.2 мг/л. После завершения эксперимента рыбы были возвращены в водоем, в котором они были отловлены. Ротаны проводили значительно меньшее время в концевой зоне тест-аквариума с раствором аммиака в концентрациях 0.15 и 0.2 мг/л по сравнению со временем, проведенным в отсеках, прилегающих к зоне, содержащей озерную воду (по критерию знаков $p < 0.05$). Величина порогового стимула реакции находится между 0.1 и 0.15 мг/л. Протестированы также реакции гамбузий на тот же стимул в концентрациях 0.01; 0.04; 0.06 и 0.1 мг/л.). Аммиак в концентрации 0.1 и 0.06 мг/л вызвал значимую реакцию избегания (по критерию знаков $p < 0.05$), в меньших концентрациях он был неэффективен. При меньших концентрациях 0.01 и 0.04 мг/л подобного различия не наблюдалось. Таким образом, порог реагирования гамбузии на аммиак находится между 0.06 и 0.04 мг/л.

В целом, проведенное впервые исследование реакций рыб на растворы аммиака двух видов рыб – ротана и гамбузии – показало, что рыбы, как и личинки амфибий по более ранним работам, избегают этот химический стимул. Величина чувствительности рыб может быть видоспецифичной и коррелировать с особенностями экологии, включая биотопическое распределение и степень угрозы хищничества.

ЧТО НУЖНО РЫБАМ ДЛЯ УСПЕШНОГО ХОМИНГА

Л.А. Селиванова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
lyubov.selivanova@gmail.com

Многим видам рыб (гл. обр. лососевым и осетровым) свойствен хоминг – нерестовая миграция к месту своего вылупления и обитания в первый период жизни. Хоминг подразумевает способность рыб к пространственной ориентации и выбору оптимального пути к месту назначения, т.е. навигации. В настоящее время довольно подробно изучен хоминг лососевых рыб на завершающем этапе миграции от морского (океанского, озёрного) побережья до родного ручья. Известно, что на этом этапе миграция рыб направляется химическими стимулами. Для успешного хоминга рыбы, ориентируясь по градиенту солёности и/или по каким-то параметрам течения, сначала должны пройти из моря в эстуарий или дельту и оттуда в русло реки, детектировать ключевой запах и по градиенту ключевого запаха дойти до его источника в родном ручье. В свою очередь, для детекции ключевого запаха и успешной ориентации в его градиенте рыбы должны обладать высокой дифференциальной чувствительностью к химическим стимулам, т.е. должны улавливать минимальные изменения (приращение или убывание) концентрации запаха.

Ключевые вещества присутствуют не только в родном, но и в соседних ручьях в характерной смеси с другими веществами, поэтому для правильного выбора рыбы должны обладать способностью к различению водных потоков по их качеству.

Поиск ключевых для хоминга веществ породил две гипотезы. По гипотезе североамериканских авторов ключевыми веществами являются отдельные аминокислоты, соотношение которых в родном ручье определяется главным образом кожными экскретами рыб. Рыбы запечатлевают этот характерный запах в критический период перед скатом и уже в зрелом возрасте мигрируют на нерест, сличая запечатлённый запах с окружающим. По гипотезе норвежских авторов ключевыми веществами являются желчные кислоты и соли, входящие в состав экскрементов рыб, и их соотношение характерно для популяции данного ручья. Скат молоди происходит незадолго до нерестовой миграции и взрослые рыбы идут в родной ручей по фекальному следу молоди своей популяции. Толчком для создания этой гипотезы послужили результаты электрофизиологической регистрации пороговых концентраций. Они оказались на 1–2 порядка ниже для желчных компонентов по сравнению с аминокислотами и авторы, по-видимому, не вполне знакомые с понятиями и законами психофизики, отождествили пороговые концентрации с порогами и чувствительностью. А далее последовал вполне логичный вывод: к каким веществам выше чувствительность, те и являются ключевыми. Прошло 20 лет прежде чем появилась грамотная с психофизической точки зрения работа японских коллег, о результатах которой я расскажу в докладе.

Определение пределов различения рыбами химических веществ по качеству, а также порогов детекции и закономерностей дифференциальной чувствительности тоже оказалось нетривиальной задачей. Мне удалось её решить после разработки оригинальной зоопсихофизической методики, сочетающей в себе классический психофизический метод констант и этологический метод «привыкание-различение». Работа была осуществлена на рыбзаводе в дельте Волги, в условиях, максимально приближенных к природным, с использованием в качестве подопытных групп нативной молоди русского осетра и в качестве тестовых растворов отдельных аминокислот и многокомпонентных стимулов. Результаты, которые будут представлены в докладе, свидетельствуют о высокой чувствительности и различительной способности русского осетра по отношению к тестовым соединениям, что и нужно для успешного хоминга.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛАНДШАФТНЫХ СТРУКТУР ДЛЯ КОМПЕНСАЦИИ ВЕТРОВОГО ДРЕЙФА У ДРОЗДОВ ВО ВРЕМЯ НОЧНОГО МИГРАЦИОННОГО ПОЛЕТА

А.Ю. Синельщикова¹, М.В. Воротков²

¹Биологическая станция “Рыбачий” Зоологического института РАН

²Пулковская Обсерватория ГАО РАН

Sinelsch@mail.ru

Миграционный бросок птицы предполагает выбор направления и поддержание курса полета, который в естественных условиях может отклоняться боковыми ветрами. Компенсация ветрового дрейфа во время ночного миграционного полета у воробьиных птиц известна для районов с характерными протяженными ландшафтными структурами, соответствующими направлению сезонных миграций (русла рек, береговая линия и т.п.). Это явление наблюдается также у молодых птиц, не имеющих навигационных навыков, во время первой сезонной миграции. Предполагается, что птицы могут оценивать направление ландшафтных структур как направляющих линий по отношению к выбранному курсу и придерживаться их, в том числе в ночное время.

Наблюдение ночного миграционного полета дроздов р. *Turdus* с помощью Электронно-оптической системы регистрации птиц во время осеннего пролета на Куршской косе Балтийского моря, позволил детально рассмотреть особенности компенсации ветрового дрейфа. Рассмотрены факторы, влияющие на степень компенсации дрейфа, вызываемого ветрами с боковой компонентой в широком диапазоне скоростей (от 0 до 20 м/с). Группа *Turdus spp.* легко идентифицируется и в сентябре – начале октября в Прибалтике на 96–100% представлена Певчим дроздом. Электронно-оптическая система позволяет получать серии изображений летящих ночью птиц на высотах до 800 м, измерять их линейные размеры, направление полета (трек), ориентацию оси тела (хединг), высоту, скорость полета относительно земли. Данные ветрового профилирования в месте исследования позволили рассчитать воздушную скорость птиц. В периоды осенней миграции 2008–2010 гг. было получено 1500 изображений дроздов и динамических характеристик их полета. Полученные результаты однозначно указывают на то, что во время осенней миграции, когда большинство птиц в потоке составляют молодые особи, птицы частично или полностью компенсируют латеральный ветровой дрейф. Степень компенсации дрейфа зависит от высоты полета птиц. Дрозды, летящие на высоте ниже 300 м, полностью компенсируют ветровой снос, на высоте 300–600 м наблюдается частичная компенсация дрейфа, дрозды, летящие выше 600 м, дрейф не компенсируют. Компенсация ветрового дрейфа зависит также от освещенности ландшафта. В ясные малооблачные ночи вокруг полнолуния (2–3 ночи до и после полнолуния) птицы в большей степени компенсировали дрейф, чем в ясные ночи вокруг новолуния. Наши данные в целом подтверждают предположение, что система наземных зрительных ориентиров формирует «опорную сетку», позволяющую птицам, в том числе молодым, не имеющим навигационных навыков, оценивать угловую скорость смещения в выбранном направлении, а также при наличии выраженных направляющих линий контролировать смещение относительно выбранного курса.

Работа поддержана грантами РФФИ №№ 08-04-01658 и 11-04-01126.

НЕЙРОАНАТОМИЯ МАГНИТОРЕЦЕПЦИИ У ПТИЦ

Д. Хайерс

Ольденбургский университет, Германия
dominik.heyers@uni-oldenburg.de

Представьте себе, что вас похитили и выбросили из багажника автомобиля неизвестно где. Вам надо иметь два устройства, чтобы найти дорогу домой: 1) “карту”, чтобы получить информацию о своём положении в пространстве и 2) “компас”, чтобы определить и поддерживать направление к дому. Может ли магнитное поле Земли предоставить эти два вида информации? Ранее было показано, что мигрирующие птицы могут использовать геомагнитное поле в качестве источника информации для ориентации во время их потрясающе точных перемещений между районами размножения и зимовок. Однако вопрос о том, как магнитные поля воспринимаются организмом птицы, остаётся открытым.

На основании междисциплинарных исследований, в последние годы были высказаны предположения, что три сенсорные системы, возможно, могут участвовать в магниторецепции: зрительная и вестибулярная система и система тройничного нерва. Однако предполагаемые рецепторы и/или их биологическая функция основаны исключительно на теоретических соображениях, или их существование вызывает серьёзные сомнения, или вообще полностью неизвестны.

В своём докладе я сделаю обзор современного состояния исследований нейронных коррелятов вышеупомянутых сенсорных систем и их возможного участия в магниторецепции у птиц.

КОЛЬЦЕВАНИЕ ПТИЦ И СПУТНИКОВЫЕ ПЕРЕДАТЧИКИ: ПРЕИМУЩЕСТВА И НЕДОСТАТКИ РАЗНЫХ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ МИГРАЦИЙ

С.П. Харитонов¹, Дж.В. Ханн²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

²Аляскинский научный центр государственной геологической службы США
serpkh@gmail.com

В последние десятилетия для изучения миграций птиц наряду с традиционным кольцеванием используются разнообразные дополнительные метки, а также геолокаторы и спутниковые передатчики (далее СП) (Соколов, 2011). В отличие от традиционного кольцевания, которое обычно позволяет фиксировать лишь стартовую и финишную точки миграции, СП позволяют детально отслеживать весь путь, по которому летит птица. Однако, поскольку СП значительно тяжелее ножных колец и других меток (ошейники, носовые метки и проч.), птицы с передатчиками могут иметь повышенную смертность и пониженный успех размножения (Whitworth *et al.*, 2007). Кроме того, исследования последних лет выявили и более серьезные недостатки СП. Эта методика в современном ее исполнении может привносить искажения и даже изменять характер миграции тех особей, которые несут на себе СП. Обнаружены два типа таких искажений. Первое – ряд исследований показали, что 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). Выход из ситуации видится в необходимости даже на крупных птиц помещать максимально легкие СП, по весу немногим отличающиеся от колец.

Самое интересное, оказалось, что искажения, привносимые в миграционный процесс СП, дают новую информацию о миграционном поведении птиц и их навигационных способностях. Для этого надо пристальнее рассмотреть миграционное поведение птиц с передатчиками. Уже из первых исследований видно, что птицы отягощенные СП, выбирают другую стратегию перелета, отличную от обычной. Они летят прямее и делают более частые остановки, весьма вероятно направляются к иным местам гнездования, чем в случае отсутствия на них СП. Это говорит о двух важных моментах в ориентации птиц. Первое – птицы в точке вылета с зимовок, скорее всего, сразу представляют себе не просто этапы пути, а знают где именно на земле расположено место их гнездования. Получается так, что они знают, где эти места находятся, даже если их обычный миграционный путь туда не является прямым (пример очень непрямого пути миграции: характерный для многих видов водоплавающих птиц облет Уральских гор с юга и на весенней, и на осенней миграциях). Птицы, скорее всего, в какой-то степени представляют себе структуру гнездового ареала и возможности смены мест гнездования. Второе – летящие без нагрузки птицы могут выбирать не просто более удобный, а более приятный и более комфортный миграционный путь.

УЧЕТ ГРАНИЦ СОБСТВЕННОГО ТЕЛА КРЫСАМИ *Rattus norvegicus* ПРИ ОРИЕНТАЦИИ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

И.А. Хватов¹, А.Ю. Соколов², А.Н. Харитонов³, К.Н. Куличенкова⁴

¹Московский гуманитарный университет

²АНО “Живая земля”

³Институт психологии РАН

⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
itkrot1@gmail.com

Животные ориентируются в окружающем пространстве, опираясь на схему своего тела – представление о физических характеристиках собственного тела: его границах, весе, взаиморасположении отдельных членов. Учет данных характеристик необходим животному для осуществления любых двигательных операций. Ранее было показано, что животные способны включать в схему собственного тела внешние объекты (Maravita, Iriki, 2004).

Целью исследования являлось установить, способны ли крысы при изменении границ их тела учитывать эти изменения в процессе своей ориентации в окружающей среде. Оборудование. В эксперименте использовался стеклянный лабиринт квадратной формы (сторона 720 мм) с 5-ю отсеками: центральным отсеком квадратной формы (сторона 150 мм) и 4-мя отсеками в форме равнобедренных трапеций, обрамляющими его. Обрамляющие отсеки сообщались между собой отверстиями в форме усеченного круга ($d=100$ мм), расположенными в боковых сторонах отсеков. Центральный отсек сообщался с каждым и 4-х обрамляющих отсеков круглыми отверстиями ($d=70$ мм). Диаметр отверстий центрального отсека мог уменьшаться с помощью дополнительных вставок до 40 мм (в это отверстие проникала только голова крысы) или 18 мм (в это отверстие проникала только передняя часть морды крысы). Испытуемые: 16 крыс Long-Evans (*Rattus norvegicus*), возраст – 4 мес. Две выборки по 8 животных.

Ход эксперимента. На первом этапе (20 проб) у обеих выборок центральный отсек лабиринта был оборудован 3-мя отверстиями $d=18$ мм и 1-м отверстием $d=40$ мм. В центральный отсек помещалась приманка – сыр. Крысы обучались кормиться, просовывая голову в отверстие $d=40$ мм. На втором этапе (20 проб) у экспериментальной выборки границы тела увеличивались с помощью крепления на теменную часть головы крысы цилиндрического пластикового объекта высотой 12 мм и $d=22$ мм. После увеличения границ тела животные не могли проникать головой в отверстие $d=40$ мм и доставать приманку. Схема лабиринта менялась: отверстие центрального отсека, расположенное напротив отверстия $d=40$ мм увеличено до $d=70$ мм. Ставились задачи: выяснить, будут ли крысы пытаться доставать приманку выученным способом, совершая попытки проникновения в отверстие $d=40$ мм; как быстро сформируется новый навык доставания приманки через отверстие $d=70$ мм. В контрольной выборке отверстие центрального отсека $d=40$ мм уменьшено до $d=18$ мм, а отверстие напротив него увеличено до $d=40$ мм. Ставилась задача установить, насколько быстро крысы с естественным размером тела сформируют новый навык. На третьем этапе (20 проб) у экспериментальной выборки центральный отсек имел три отверстия $d=40$ мм и одно отверстие $d=70$ мм, их расстановка в каждой пробе и для каждого животного варьировалась случайным образом. Ставилась задача выяснить, как часто крысы будут совершать попытки проникновения в отверстия $d=40$ мм.

Результаты. На втором этапе у испытуемых с увеличенным телом навык формировался так же, как и у испытуемых с естественным телом. На третьем этапе испытуемые экспериментальной выборки совершали попытки проникновения в отверстия $d=40$ мм достоверно чаще при естественных границах тела, нежели при увеличенных. Результаты исследования показывают, что *Rattus norvegicus* способны учитывать границы собственного тела при ориентации в окружающей среде.

Работа поддержана грантом президента РФ №МК-5915.2014.6.

ХЕМОАНАЛИТИЧЕСКИЕ СПОСОБНОСТИ – АРТЕФАКТ ИЛИ АДАПТАЦИЯ? *Phodopus sungorus* КАК ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ

А.М. Хрущова¹, Е.М. Литвинова², Е.В. Карасева¹, Н.Ю. Васильева¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
cricketulus@yandex.ru

Ключевую роль в коммуникации, поддержании территориальной структуры и ориентации играет способность распознавания индивидуумов. У млекопитающих многих таксономических групп сигналы химической природы – экскреты разного происхождения, оставляемые на территории, в том числе, в результате специфического маркировочного поведения, выступают в качестве ведущих факторов регуляции популяционных процессов. Для многих видов описан феномен перемаркировки и формирование комплексных запаховых меток. Традиционно последние рассматривают в качестве сигнальных пунктов, где происходит постоянный обмен информацией между совместно обитающими особями. Однако, остается неясным, что происходит с отдельными экскретами в составе сложных меток и как они воспринимаются животными.

В работе предпринята попытка определить способность самцов джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) к анализу жидких смесей экскретов (моча и эмульсия секрета среднебрюшной железы) от нескольких индивидуумов. Использован тест, основанный на феномене угасания исследовательской реакции на последовательно предъявляемые одинаковые ольфакторные стимулы и ее восстановлению на новый, отличающийся по какому-либо параметру запаховый образец (habituation-discrimination test, “H-D” Halpin, 1986). Показана принципиальная возможность анализа смесей экскретов от нескольких особей, названная нами хемоаналитическими способностями (ХАС). Показано, что смесь экскретов воспринимается животными как набор дискретных единиц, сохраняющих свои индивидуальные характеристики. Для каждой особи ХАС характеризуется значением N_n (N-индивидуальное) – количеством образцов экскретов от N особей-доноров в анализируемой смеси, при котором возможно как распознавание индивидуальных экскретов, так и добавление нового образца к этой смеси. ХАС – стабильная характеристика индивидуума, но в лабораторной популяции наблюдается значительная вариабельность по этому признаку. Так N_n варьирует от 2 до 8, а характер частотного распределения ХАС у самцов лабораторной популяции близок к нормальному. Направленный отбор по крайним вариантам проявления данного признака приводит к значительному стабильному смещению кривых распределения особей с низкими и высокими значениями N_n , позволяя положить начало линиям животных с низкими и высокими ХАС.

Полученные данные подтверждают генетическую детерминированность данного признака и предполагают наличие механизмов фиксации оптимального фенотипа в популяции. Интересно, что ХАС является самостоятельной, и независимой от общей ольфакторной чувствительности характеристикой. ХАС не зависят также и от гормонального статуса самцов – кастрация не влияет на характерную для индивидуума N_n . Характерно, что пол и гормональный статус доноров хемосигналов не влияет на способность к анализу смесей, составленных из образцов экскретов нескольких индивидуумов. В целом, полученные данные свидетельствуют о том, что ХАС отражают врожденную характеристику особи, заключающуюся в запоминании и вычленении индивидуальных экскретов. Учитывая характер территориальной структуры вида, типичного для грызунов, очевидно, что ХАС обеспечивают животным возможность ориентироваться в пределах своих участков обитания и анализировать метки, оставляемые соседями.

ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ ПТИЦ: КОМПАСЫ И КАРТЫ

Н.С. Чернецов^{1,2}

¹Зоологический институт РАН

²Санкт-Петербургский государственный университет

nikita.chernetsov@gmail.com

С помощью метода кольцевания было показано, что многие перелётные птицы проявляют верность местам рождения, гнездования и зимовки (Соколов, 1991). Они возвращаются в эти районы из года в год после миграций на тысячи километров с точностью порядка нескольких километров. Для решения такой задачи птицы должны обладать способностью к ориентации (определению сторон света и поддержанию выбранного направления движения) и навигации (способности определять своё положение относительно цели миграции без прямого сенсорного контакта с целью). Иначе говоря, у них должна существовать компасная система (для решения ориентационной задачи) и некий аналог карты для навигации.

К концу XX в. было показано, что компасные системы мигрирующих птиц избыточны (т.е. у птиц есть несколько независимых компасов) и включают способность определять стороны света по Солнцу (включая точки захода и восхода), по звёздному небу и по геомагнитному полю. Сенсорная основа магниторецепции птиц оставалась полностью неизвестной. Также не была известна физическая природа карты, используемой птицами при возвращении в места рождения и предыдущего гнездования. В настоящее время есть веские основания полагать, что у птиц есть не менее двух независимых магниторецепторных системы, основанные на разных физических принципах. Одна система находится в сетчатке глаза и основана на использовании обратимых фотозависимых реакций с участием белков криптохромов. Другая система, возможно, расположена в надклювье и основана на магнитных свойствах оксидов железа.

На Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН проводятся исследования иерархии компасных систем перелётных птиц и способы интеграции получаемой от них информации. Нами было обнаружено большое разнообразие способов интеграции компасной информации у разных видов мигрантов, при сходных базовых сенсорных возможностях. Вероятно, причиной видового разнообразия ориентационного поведения являются различия в географии миграций: эволюция ставит перед разными видами перелётных птиц ориентационной задачи разной степени сложности.

Наши исследования физической природы навигационной «карты» птиц показали, что репрезентация пространства («карта»), используемая воробьиными мигрантами при перемещениях на сотни и тысячи километров, основана на регулярной вариации параметров магнитного поля Земли. Необходимая для навигации информация передаётся по глазной ветви тройничного нерва и, по-видимому, воспринимается магниторецепторами, локализованным в надклювье. Структура этих магниторецепторов, однако, пока остаётся не выясненной и должна быть предметом дальнейших исследований.

ОРИЕНТАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana temporaria*) ПРИ ВОЗВРАТЕ НА ЛЕТНИЙ УЧАСТОК ОБИТАНИЯ И МИГРАЦИИ НА ЗИМОВКУ

В.В. Шахпаронов, Е.Е. Полякова, М.С. Кудимов, М.А. Перцева, А.М. Постовская, А.С. Дубровская, М.М. Хлюстова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Wshakh@yandex.ru

Пространственная ориентация животных – одна из фундаментальных проблем биологии. Наиболее архаичной группой среди современных наземных позвоночных являются амфибии, поэтому изучение механизмов их ориентации может стать ключом к пониманию этого явления у более высокоорганизованных животных. Одним из методов изучения ориентации являются опыты по возврату животных к месту поимки после перемещения (хoming). У амфибий это поведение основано на привязанности к нерестовому водоёму или летнему участку обитания. И если хoming к месту нереста изучен достаточно хорошо, то к летнему индивидуальному участку обитания – значительно хуже (Wells, 2007). Особенный интерес представляет травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) – один из самых распространённых и малоизученных в отношении летнего участка (некоторые исследователи даже ставят под сомнение его существование (Северцов и др., 1998)) и способностей к хomingу видов. Цель нашей работы – изучить хoming травяной лягушки в посленерестовый период, что, в свою очередь, позволит ответить на вопрос о существовании летнего индивидуального участка у неё, так как наличие привязанности – это веский аргумент в его пользу.

Опыты проводили на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского МГУ (Одинцовский район Московской обл.) в 2012–2013 гг. Чтобы выяснить, как зависит ориентационное поведение лягушек от расстояния до места поимки, лягушек выпускали в 0 м (в месте поимки – контроль), 90–100, 200 и 400 м от него (79 особей). Для изучения сезонных изменений поведения, осенью, в период ухода на зимовку, лягушек выпускали в 0 м и 90–100 м от места поимки и в поле на расстоянии 2.5 км вдали не только от знакомых ориентиров, но и места зимовки – р. Москва (24 особи).

Перемещения лягушек изучали методом «тропления по нити» (Dole, 1965, Miles *et. al*, 1981, Tozetti, Toledo, 2005). Для этого на спине лягушки при помощи пояска закрепляли шпульку от стегальной машины с 50–150 м нити. Длина нити подбиралась так, чтобы вес всего устройства не превышал 5% от массы тела лягушки. В начале опыта свободный конец нити привязывали к колышку, поэтому по мере движения лягушки нить, цепляясь за траву, сматывалась и повторяла её маршрут. Лягушек прослеживали до 6.5 дней.

Было показано, что в летний период травяные лягушки стараются вернуться на место поимки и успешно ориентируются в его сторону с расстояния до 200 м включительно, при этом их поведение сильно отличается от поведения особей, выпущенных в месте поимки. При приближении к месту поимки на расстояние 40 м и менее проявление данной мотивации пропадает. На расстоянии 400 м выбор направления движения становится случайным. С увеличением расстояния выбор окончательного направления в сторону летнего участка требует большего времени; причем самцы, перемещенные на 100 м от места поимки, ориентируются к нему, пройдя меньшее расстояние, чем самки, что, возможно, связано с большей мотивацией к возврату. Т.о. у травяных лягушек есть летний индивидуальный участок и привязанность к нему. Осенью, преобладает мотивация предмиграции к кромке леса, которая появляется у всех лягушек в этот период и предшествует основной миграции к месту зимовки. Во время самой миграции, в отсутствии знакомых ориентиров, лягушки двигаются в компасном направлении, соответствующем направлению зимовочной миграции в их местообитании.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

Авилова К.В.	3	Извеков Е.И.	43	Мухин А.Л.	27, 42
Алексеева Л.С.	25	Кавокин К.В.	21	Намозов Б.Р.	21
Амирова Г.О.	18	Калинин А.А.	22	Непомнящих В.А.	43
Андреева И.Г.	4	Капшай Д.С.	23	Новикова Е.С.	44
Бабушкина О.В.	7	Карасева Е.В.	10, 57	Огурцов С.В.	33, 45
Бакытжанкызы Ж.	18	Карцев В.М.	24	Орлов О.Ю.	46
Бастаков В.А.	5	Касумян А.О.	25	Осипова Е.А.	43
Безденежных Б.Н.	6	Киселева Е.И.	36	Островский М.А.	47
Бояринова Ю.Г.	7, 21	Князев А.Н.	26	Павлов Д.С.	20, 48
Бурский О.В.	8	Кобылков Д.С.	21, 27, 42	Пахомов А.Ф.	21, 49
Бурский О.В.	41	Кондорский Б.М.	28	Пашенко Н.И.	25
Васеньков Д.А.	9	Костин В.В.	20	Плескачева М.Г.	33, 50
Васильева Н.Ю.	10, 57	Кочетков В.В.	29	Полякова Е.Е.	59
Волков Н.О.	11	Кудимов М.С.	59	Попов И.А.	38
Воронцов Д.Д.	34	Кузнецова Д.М.	30	Пшеничникова О.С.	33
Воротков М.В.	53	Куликов В.Ф.	31	Решетников А.Н.	50
Вострцова Е.В.	12	Куличенкова К.Н.	56	Рожнов В.В.	9, 14, 30
Гаврилов В.В.	12	Куприянова И.Ф.	22	Рутовская М.В.	38
Гаврилов В.М.	12	Купцов А.В.	32	Селиванова Л.А.	52
Гвоздева А.П.	4	Купцов П.А.	33	Сидоров С.С.	25
Герасимов Ю.В.	13	Лапшин Д.Н.	34	Синельщикова А.Ю.	53
Глазов Д.М.	14, 30	Лебедев И.В.	33	Соколов А.Ю.	56
Голованов В.К.	15, 23	Леонович С.А.	35	Соловьёв Б.А.	14
Головкина Т.В.	25	Линдстрем М.	47	Соловьёва М.А.	14
Голубева Т.Б.	16	Литвинова Е.М.	57	Фельдман Т.Б.	47
Девицина Г.В.	25	Лучкина О.С.	33	Хайерс Д.	54
Доннер К.	47	Маврин А.С.	23	Хапп Дж.В.	55
Елсаков В.В.	17	Малыгин В.М.	33	Харитонов А.Н.	56
Жолдасова И.М.	18	Мантейфель Ю.Б.	36, 51	Харитонов С.П.	55
Жубанияз М.К.	18	Марусов Е.А.	25, 37	Хватов И.А.	56
Жуковская М.И.	44	Махоткина К.А.	38	Хрущова А.М.	10, 57
Зайцев В.А.	19	Машкин В.И.	39	Чернецов Н.С.	21, 49, 58
Зак П.П.	59	Михайлова Е.С.	25, 40	Шахпаронов В.В.	33, 59
Звездин А.О.	20	Морковин А.А.	41	Шпак О.В.	30

Научное издание

ОРИЕНТАЦИИ И НАВИГАЦИИ ЖИВОТНЫХ Тезисы научной конференции

М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 60 с.

Подписано в печать 29.09.2014. Формат 70х100/16
Гарнитура Таймс. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 5. Тираж 150 экз. Заказ 518.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»