



ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Тезисы
конференции

2–4 октября 2019 г.
г. Москва

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РАН
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РАН
НАУЧНЫЙ СОВЕТ РАН ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ
НАУЧНЫЙ СОВЕТ РАН ПО ГИДРОБИОЛОГИИ И ИХТИОЛОГИИ
ТЕРИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО ПРИ РАН
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. М.В. ЛОМОНОСОВА

II научная конференция

ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Москва, 2–4 октября 2019 г.

ТЕЗИСЫ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2019

Ориентация и навигация животных. Тезисы II научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 80 с.

Сборник включает тезисы докладов 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.
5. Синтез ориентационных программ.
6. Методы изучения ориентации, навигации и миграций.
7. Ориентация и навигация в онтогенезе животных.
8. Пространственная память и обучение.

Сопредседатели оргкомитета:

Академик РАН Д.С. Павлов (ИПЭЭ РАН)

Академик РАН В.В. Рожнов (ИПЭЭ РАН)

Заместители председателей:

Член-корр. РАН А.В. Суров (ИПЭЭ РАН)

Член-корр. РАН Н.С. Чернецов (ЗИН РАН, СПбГУ)

Ученый секретарь конференции:

К.б.н. А.В. Купцов (ИПЭЭ РАН)

Координатор конференции:

К.б.н. А.Л. Антоневич (ИПЭЭ РАН)

Члены оргкомитета:

К.б.н. А.Л. Антоневич (ИПЭЭ РАН)

К.б.н. В.А. Бастаков (ИППИ РАН)

К.б.н. Ю.Г. Бояринова (СПбГУ)

Д.б.н. В.М. Гаврилов (Биофак МГУ)

К.б.н. В.М. Карцев (Биофак МГУ)

Д.б.н. А.О. Касумян (Биофак МГУ)

К.б.н. А.В. Купцов (ИПЭЭ РАН)

Д.б.н. Д.Н. Лапшин (ИППИ РАН)

Д.ф.-м.н. В.М. Ольшанский (ИПЭЭ РАН)

К.б.н. О.Ю. Орлов (ИППИ РАН)

Конференция проводится при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-20100)

Контакты:

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

119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

conf2019orientation@gmail.com

Официальная страница конференции:

http://www.sev-in.ru/ru/orientacia-i-navigacia-zivotnyh

ISBN 978-5-907213-23-4

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2019.

© МГУ им. М.В. Ломоносова, 2019.

© Тов-во научных изданий КМК, 2019.

НЕЙРОННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Ю.И. Александров^{1,2,3}, А.А. Созинов^{4,5}

¹Институт психологии РАН

²Московский государственный психолого-педагогический университет

³НИУ «Высшая школа экономики»

⁴Институт психологии РАН

⁵Государственный академический университет гуманитарных наук

alesozinov@yandex.ru

С первой трети прошлого века в рамках теории функциональных систем П.К. Анохина развиваются представления об активности и целенаправленности поведения, противопоставляемые механистичному подходу к анализу поведения как реакции на внешние сигналы. С конца 60-х годов эти представления стали базой системно-эволюционной парадигмы (В.Б. Швырков), предполагающей отрицание реактивности не только на уровне целостного индивида, но и на уровне отдельного нейрона. Исследования системной организации поведения с помощью регистрации активности нервных клеток у свободно подвижных животных позволяют нам на протяжении уже нескольких десятков лет выявлять процессы обеспечения целенаправленного поведения. Эти исследования показывают, что накопленные в эволюции и в истории жизни индивида системы поведенческих актов составляют элементы структуры его субъективного опыта. Мозговой основой формирования последних является процесс специализации нейронов в отношении образуемых систем, развертывающийся при обучении – системогенезе. Эти системы представляют собой не описание среды, более или менее точное, а связанные с целями индивида субъективные модели его *взаимодействия со средой*. Поэтому описание системных специализаций нейронов и их активности – есть описание структуры и динамики субъективного мира.

В докладе будут рассмотрены данные, полученные при регистрации активности специализированных нейронов, а также суммарной активности мозга человека и животных в ходе выполнения поведения. Будут приведены аргументы в пользу того, что, хотя сигналы внешней среды и движения индивида связаны с динамикой активности мозга, «одно и то же» с точки зрения наблюдателя поведение или событие внешней среды может выступать как разное для субъекта при достижении последним разных целей (а также при разной истории формирования этого поведения, на разном эмоциональном фоне и т.д.). Поэтому процессы, которые наблюдатель приписывает исследуемому индивиду, могут не соответствовать целям индивида, определяющим содержание актуализированного субъективного опыта. Будут обсуждаться те аспекты рассмотрения эмпирических данных, которые связывают используемые в экспериментах формы поведения с ориентацией в пространстве.

Исследования с участием людей выполнены в рамках госзадания Минобрнауки №0159-2019-0001; исследования на других животных выполнены за счет гранта Российского научного фонда (проект №18-78-10114), Институт психологии РАН.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ РИТМ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРИЕНТАЦИЯ ОБЫКНОВЕННОГО КРОТА (*TALPA EUROPAEA*)

А.В. Андрейчев

Национальный исследовательский Мордовский государственный университет
andreychev1@rambler.ru

Цель работы – изучение суточной активности и характеристик пространственных перемещений под землей обыкновенного крота. Исследования проводились на биологической станции Мордовского университета и в городском округе «Саранск» в 2016–2018 гг.

При исследованиях применялся разработанный нами метод изучения активности землероя по новой методике с использованием диктофонов (Andreychev, 2018). Проводился поиск приповерхностных нор и установка в них диктофоны Olympus VN-416PC, VN-712PC. За период исследований получено и обработано 123 звукозаписи, общей протяженностью 10670 часов. На записях зафиксировано более 19000 проходов крота мимо микрофонов.

По результатам работ в суточной активности крота выявлено 3 периода выраженной активности и 3 периода относительного покоя. Первый период активности длится с 23.00 ч до 3.00 ч, второй – с 6.00 ч до 9.00 ч, третий – с 15.00 ч до 18.00 ч. Последний период менее выражен, чем два предыдущих. Периоды покоя характеризуются протяженностью от трех до шести часов. Первый период покоя длится с 3.00 ч до 6.00 ч, второй – с 9.00 ч до 15.00 ч, третий – с 18.00 ч до 23.00 ч. Периоды покоя крота относительны, т.к. некоторые особи проявляют небольшую активность. Но в целом, общая активность зверьков в эти периоды является низкой.

В периоды выраженной активности кроты перемещаются по кормовым ходам по 3-4 раза в час. Максимально зарегистрировано 5 проходов за час 11 июля 2016 года и 21 июня 2017 года в период с 00.00 ч до 1.00 ч. В периоды относительного покоя кроты проходят по кормовым ходам до 2 раз за час. Чаще всего наблюдается один проход за час или перемещения вовсе отсутствуют. Интервалы между отдельными проходами кротов составляют от 10 минут до 15 часов. В среднем интервал между проходами крота в сутки составляет 2,5 часа. Продолжительность слышимости непрерывного одиночного прохода крота мимо микрофона колеблется от 11 секунд до 120 секунд. В среднем слышимость прохода крота мимо микрофона составляет 37,5 секунд.

Максимальная активность в первый летний месяц (июнь) приурочена к отдельным часам: с 23.00 до 00.00 ч, с 2.00 ч до 3.00 ч и с 6.00 до 7.00 ч. Кроты активны в течение суток на протяжении 23 ч. Высокая частота регистраций зверьков в кормовых ходах обусловлена активным поиском пищи и территориальным патрулированием участка. О высокой активности кротов свидетельствует и наземная деятельность, в частности темпы появления кротовин.

В июле период активности в сутки несколько больше смещается наочные часы. Дневные проходы зверьков в общем ритме активности существенно сокращаются. Проходов зверьков по кормовым ходам не зарегистрировано с 13.00 ч до 14.00 ч. А в период с 9.00 ч до 13.00 ч проходы единичны. Самая высокая активность у всех зверьков отмечена с 00.00 ч до 1.00 ч. Несколько уступает ночной активности вечерня с 15.00 ч до 18.00 ч. Еще менее выражена в этом месяце утренняя активность с 6.00 ч до 9.00 ч. В августе сокращается число проходов кротов по кормовому ходу. Максимально отмечалось 15 проходов за сутки.

Анализируя количество проходов кротов за сутки по летним месяцам (июнь, июль, август) выявлено в среднем проходов от 8.15 до 9.62.

ХОМИНГ У ЛЕСНОЙ СОНИ (*DRYOMYS NITEDULA*, RODENTIA, GLIRIDAE)

А.В. Андрейчев, О.С. Кияйкина

Национальный исследовательский Мордовский государственный университет
andreychev1@rambler.ru

Целью нашей работы было изучение хоминга лесной сони (*Dryomys nitedula* Pallas, 1778) на территории биологической станции Мордовского университета. Отлов производился с использованием живоловушек конструкции Щипанова (Щипанов, 1987) в июле-августе 2018 г. Ловушки настораживались в светлое время суток в известных нам ранее местах обитания сонь, а также в новых выявленных опытным путем. Ловушки устанавливались в дубравах на наклоненных ветвях деревьев на высоте от 1.5 до 2.2 м. В ловушках использовалась комбинированная приманка из кусочков яблок (груш), хлеба, смоченного нерафинированным подсолнечным маслом, и семечек. Отловленных и помеченных зверьков перемещали к местам выпуска в непрозрачных контейнерах. Живоловушки в которых попадались изначально сони, после их изъятия, оставались настороженными на этих же местах. Дистанция выпуска изменялась от минимальной (50 м) до максимальной (10 км). Интервал расстояния между отдельными выпусками изменяли через каждые 100 м до 1 км и через 1 км до 10 км. Выпуски осуществляли в разных направлениях.

Всего отловлено 47 особей, из них 23 самца, 24 самки. 13 особей (27.7%) от всех отловленных особей были неполовозрелыми. Вес самцов: Min – 14 г, Max – 40 г, M = 23.6 г. Вес самок: Min – 14 г, Max – 37 г, M = 24.3 г. Проведено 57 экспериментальных выпусков. Получено 11 возвратов сонь, причем некоторые возвращались неоднократно после выпусков. Выявлено, что вероятность возврата сохраняется с дистанции до 5 км. Время отсутствия на месте изъятия составляло около недели и начинало возрастать после переноса на дистанцию выше 1 км. Падение успеха хоминга наблюдалось с дистанции более 1 км.

С 50 м вернулась 1 особь из 1 выпущенной, со 100 м вернулась 1 особь из 3 выпущенных, с 200 м вернулась 1 особь из 3 выпущенных, с 300 м не вернулось ни одной особи из 3 выпущенных, с 400 м вернулась 1 особь из 1 выпущенной, с 500 м вернулась 1 особь из 3 выпущенных, с 600 и 700 м не вернулись 2 выпущенные особи, с 800 м вернулась 1 особь из 3 выпущенных, с 900 м не вернулось ни одной особи из 2 выпущенных, с 1 км вернулось 2 особи из 4 выпущенных, с 2 км вернулась 1 особь из 7 выпущенных, с 3 км вернулась 1 особь из 4 выпущенных, с 4 км не вернулось ни одной особи из 3 выпущенных. Наибольшая дистанция возврата составила 5 км (одна особь из шести). Свыше 5 км возвратов сонь не получено. Т.е. успешность хоминга составила в целом 19%.

Большинство сонь возвращались “домой” в течение 0.5–2.5 недель. Рекордсменами по числу возвратов и пройденному расстоянию стали самец №14 и самка №37, которые возвращались 4 и 3 раза, соответственно. Примечательно, что эти особи возвращались “домой” и отлавливались повторно в те же ловушки, в которые были пойманы изначально. Самец в общей сложности преодолел более 5 км (0.2 км – первый возврат, 0.4 км – второй возврат, 2 км – третий возврат, 3 км – четвертый возврат) в течение 27 дней. Самка же в общей сложности преодолела 6.1 км (0.1 км – первый возврат, 1 км – второй возврат, 5 км – третий возврат), затратив 28 дней на дорогу “домой”. Эти особи с каждым последующим выпуском приобретали опыт в ориентировании на незнакомой местности и использовали это для ского возвращения “домой”.

ВЫСОКОТЕХНОЛОГИЧНЫЕ СРЕДСТВА ДЛЯ ОЦЕНКИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ПЕСНИ ЗЕБРОВЫХ АМАДИН

В.Н. Анисимов¹, А.В. Латанов¹, А.Л. Высоцкий²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Institute of Neuroinformatics, UZH / ETH Zurich, Switzerland

victor_anisimov@neurobiology.ru

Одной из существенных проблем при наблюдении за поведением птиц являются трудности в различении индивидуальных показателей поведения (напр., вокализации) и точном определении принадлежности таких показателей конкретной особи. Известно, что у ряда птиц развитие навыка «правильной» песни происходит в критические периоды их онтогенеза и подчиняется определенным правилам (Kroodsma et al., 1982). У зебровых амадин «правильная» песня формируется лишь при условии наличия «тьютора» – взрослого самца, который своей песней обучает молодых птиц выстраиванию «правильной» последовательности отдельных вокальных элементов (Eales, 1989; Gil et al., 2006).

В процессе взросления отдельные особи формируют сложные паттерны взаимодействия между собой в семье или в колонии своих собратьев (Zann, 1996). Соотнесение того, каким образом эти связи коррелируют с характеристиками песни, представляет собой содержательный вопрос в исследованиях орнитологов.

Авторы предлагают разработанный новый метод выделения индивидуальных вокализаций птиц в условиях, приближенных к реальным. С использованием оригинального ультраминиатюрного логгера, включающего в том числе микрофон и акселерометр, который фиксируется на спине у птицы, существует возможность длительного анализа вокального взаимодействия особей в процессе их социальных коммуникаций без снижения качества этих коммуникаций (Anisimov et al., 2014). Это достигается устранением потенциальных ограничений в передвижениях птиц, таких как, например, наличие проводов.

Чтобы проверить эффективность метода, 4 логгера фиксировали на спине зебровых амадин. Акселерометры регистрировали вибрации, соответствующие пению птиц на частотах до 5 КГц. Их чувствительность была достаточной даже для того, чтобы зарегистрировать удары сердца птиц и респираторные паттерны перед началом вокализации и движения тела.

Корреляционный анализ позволил выявить значимые взаимодействия между отдельными элементами песни птиц. Для особей, взаимодействие между которыми выражено в высокой степени, элементы их песни синхронизированы между собой. Если же две особи «обращают друг на друга мало внимания», корреляционные связи оказываются слабыми и часто отрицательными. Коррелограммы показывают наличие высокой связи у двух птиц и отсутствие связи у остальных. Таким образом, можно утверждать, что существует связанные с точки зрения социальных коммуникаций и несвязанные подгруппы особей. Эта связь может быть точно численно охарактеризована на основе предлагаемого подхода. Также на основе корреляционных показателей можно выстроить иерархическое представление взаимодействий внутри группы птиц, отметив силу и направленность взаимодействий между отдельными особями в виде графа.

Основным содержательным результатом работы является то, что иерархия взаимодействия птиц в группе посредством коротких вокализаций и совместной песни птиц отражает различающиеся между собой взаимодействия отдельных птиц и, предположительно, отражает разные аспекты индивидуального положения конкретных птиц внутри группы.

ОРИЕНТАЦИЯ И НАВИГАЦИЯ ДВУХ ВИДОВ ГЕККОНОВ В НЕВЕСОМОСТИ

В.М. Барабанов¹, В.И. Гулимова¹, Р.К. Бердиев², С.В. Савельев¹

¹НИИ морфологии человека

²Учебно-научный центр реабилитации диких животных Биологического факультета МГУ

им. М.В. Ломоносова

gulimova@yandex.ru

Нарушения ориентации при наступлении невесомости (G_0) обычны для человека и наземных позвоночных. Однако изменения поведения, возникающие у животных в параболических и орбитальных полётах, видоспецифичны. По материалам видеорегистрации (ВР) нами исследовано поведение при G_0 двух видов гекконов: хрящепалого геккона *Chondrodactylus turneri* Gray, 1864 (ХГ) (спутник Фотон-М3, 2007 г., 12 дней полёта биоспутник Бион-М1, 2013 г., 30 дней полёта) и фельзумы украшенной *Phelsuma ornata* Gray 1825 (Ф) (спутник ФОТОН-М4, 2014 г. 44,5 дней полёта). Для обоих видов характерно строение лап, обеспечивающее высокую адгезивность с субстратом. При наступлении G_0 гекконы быстро прикреплялись к поверхностям (в течение: 21 сек – ХГ, 23 сек – Ф) сохраняя в дальнейшем как прикрепление, так и нормальную локомоцию (ХГ – 99,91%, Ф – 99,98% от времени полёта). Установлено, что при G_0 ХГ чаще двигали головой в покое, чем при локомоции – возможно, стимулируя вестибулярный аппарат. Также показано, что при G_0 у ХГ доля «поисковых» или нащупывающих движений лапами в общем количестве движений значимо больше, чем при G_1 . Оба вида при G_0 не использовали бег, перемещаясь с помощью ходьбы, реже – прыжками. Ф прыгали в 5 раз чаще и в 8 раз успешнее, чем ХГ. Если ХГ в начале полета часто совершали неудачные прыжки с последующим флотированием, то Ф начинают успешно прыгать сразу (через 23 с после наступления G_0), по-видимому, не испытывая пространственной дезориентации. ХГ, в отличие от Ф, оказались способны к управляемым флотациям. Ф, как правило, флотировали хаотично. Также для Ф было характерно запрокидывание головы и принятие или сохранение «позы парашютиста» в отсутствие причин для начала флотации, или при возможности уже возникшую флотацию прекратить. Только у ХГ были отмечены частичные открепления лап от субстрата и относительно частые (192 за 396,7 ч ВР при G_0) пассивные флотации. У Ф за 173,4 часа ВР при G_0 выявлена всего одна пассивная флотация. Мы предполагаем, что у покоящихся, возможно – спящих ХГ активный контроль прикрепления со стороны ЦНС ослабевал, или утрачивался, что приводило к многочисленным пассивным флотациям. Возможно, Ф в невесомости утрачивали способность к полноценному отдыху и/или сну, что способствовало снижению их адаптивных качеств. Поведение Ф и ХГ демонстрировало индивидуальную изменчивость, которая проявлялась в активности животных, при флотациях, локомоции, пищевом и социальном поведении, а также в игровом поведении у ХГ.

Результаты работы свидетельствуют об отсутствии у ХГ и Ф острого периода адаптации к невесомости для ориентации в пространстве. У обоих видов в полёте не найдено признаков космической болезни движения. В то же время, высокая частота срабатывания у ХГ и Ф рефлекса поворота при G_0 даёт основания предполагать, что во время пассивной флотации вестибулярные стимулы вызывают у гекконов иллюзию неправильной ориентации тела в пространстве, стимулируя поворот тела. Таким образом, впервые получены данные, позволяющие считать, что ориентационные иллюзии, возникающие у людей в невесомости, возможны также и у животных.

КОМПАСНАЯ ОРИЕНТАЦИЯ У ВЗРОСЛЫХ ТРАВЯНЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA TEMPORARIA* L., 1758) ВО ВРЕМЯ МИГРАЦИИ

А.А. Больщакова, В.В. Шахпаронов, В.А. Грицышин, Е.Е. Грицышина

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
a.b.alice@mail.ru

Во время миграций многие животные используют компасное направление, которое должно привести их к цели. Это было продемонстрировано на птицах, а из амфибий – на озёрной лягушке. Однако, есть ли это у амфибий, использующих для размножения не только постоянные, но и временные водоёмы – непонятно. Или для таких животных как, например, травяная лягушка компасная ориентация возможно будет проявляться только в период ухода на зимовку. А для того, чтобы попасть в нерестовый водоём, они не будут брать компасное направление, а используют в качестве ориентира брачные хоры.

Известно, что в окрестностях Звенигородской Биологической станции взрослые особи травяной лягушки зимуют в Москве-реке – куда они мигрируют с летних участков в направлении север-северо-запад. Весной же они совершают миграции к нерестовым водоёмам. На территории биостанции они используют пруд и непостоянный водоём – низовое болото – оба расположены на юге и юго-востоке от реки. Целью настоящей работы стало выяснить применяют ли травяные лягушки компасную ориентацию в период миграций.

Опыты были проведены на Звенигородской Биологической станции МГУ осенью 2013, 2017 и 2018 годов и весной 2019 года с лягушками, обитающими на правом берегу реки. Для изучения механизмов ориентации взрослых травяных лягушек мы использовали метод «круглой арены». Диаметр арены, огороженной 50 см забором из полиэтилена, составлял 20 м, а по периметру вкопали 16 конусов. Арены были сделаны в 50 м от уреза воды, осенью на правом и левом берегах реки Москва, а весной – только на правом берегу. Кроме этого, часть лягушек была выпущена осенью в 2–2,5 км от места поимки и в 1 км от реки Москва на правом и левом берегах, и их перемещения были прослежены методом «тропления по нити», для чего на их спине была укреплена катушка с нитью массой не более 5% от тела самой лягушки.

В период осеннеей миграции, лягушки, идущие в сторону реки и выпущенные сразу после поимки на правом берегу (N=34), ориентировались на северо-запад (СЗ) к реке Москва, в тоже время лягушки, выпущенные сразу после поимки на левом берегу (N=52), разошлись во все стороны случайным образом. Лягушки, выпущенные в 1 км от реки Москва на правом берегу (N=12), сориентировались на СЗ, а выпущенные на левом берегу (N=16) также разошлись во все стороны случайно, как и в арене.

Весной самки, идущие на нерест (N=43) ориентировались в компасном направлении на свой водоём (ВЮВ), самцы (всего протестировано 157 особей), пойманные на пути миграции или среди икры и выпущенные сразу, также ориентировались в компасном направлении соответствующем миграции из реки к нерестовому водоёму (ЮВ и Ю). При этом, располагающийся в 450 м ЗЮЗ хор, по всей видимости, не имеет решающего значения. Однако поведение самцов существенно менялось при передержке или при падении температуры в вечернее время. Существенных различий между лягушками нерестящимися во временном и постоянном водоёмах на данном этапе исследований не выявлено.

Таким образом, в ряде случаев, мы наблюдаем компасную ориентацию во время миграции, однако её проявление сильно зависит от внешних факторов, что требует дополнительных исследований.

СМЕЩЕНИЕ ВНИМАНИЯ (ATTENTION BIAS) НА ПОТЕНЦИАЛЬНО АВЕРСИВНЫЕ СТИМУЛЫ У МЫШЕЙ ЛИНИИ C57BL/6 В ТЕСТЕ «ЭКСТРАПОЛЯЦИОННОЕ ИЗБАВЛЕНИЕ»

Н.А. Бондаренко

ООО «НПК Открытая наука»
bondarenko52nina@gmail.com

Феномен внимания появился у человека и животных в процессе эволюции как мобилизованность на восприятие сигнала в интересах действия. Люди, страдающие аффективными психическими расстройствами, отдают приоритет негативной информации, демонстрируя «сдвиг внимания» (attention bias). В настоящее время проводятся попытки моделирования данной формы психопатологии на животных.

Для моделирования часто используют мышей линии C57Bl/6, генетически предрасположенных к формированию одного из основных симптомов депрессии – «ощущению беспомощности». Мыши этой линии, в отличие от генетически не связанных с ними мышей линии DBA, демонстрируют выраженное поведение отчаяния (иммобильность) в тестах «неизбегаемое плавание» и «подвешивание за хвост». В настоящей работе мы изучили поведение мышей обоих линий в тесте «Экстраполяционное избавление» (модификация «тупик») позволяющем варьировать уровень стрессогенности среды и независимо изменять геометрические свойства этой среды. Мышей помещали в глубокую емкость с водой внутри прозрачного цилиндра, сверху закрытого крышкой («тупик»). Животное могло избавиться из цилиндра единственным способом – поднырнуть под его нижним краем. Эффективность решения задачи избавления оценивали по величине латентного периода подныривания. В экспериментах использовали воду температурой 24 °C («теплая»), 16 °C («холодная»), цилиндр диаметром 30 мм («узкий») и диаметром 40 мм («широкий»). Мышей каждой линии делили на 4 группы в соответствии с условиями тестирования: 1. холодная вода и узкий цилиндр, 2. теплая вода и узкий цилиндр, 3. холодная вода и широкий цилиндр, 4. теплая вода и широкий цилиндр. У мышей линии DBA отсутствовали межгрупповые различия поведения (критерий Краскела-Уоллиса). Мыши линии C57Bl/6 быстрее совершали подныривание в холодной воде (сравнение групп 1 и 2, а также 3 и 4). Это подтверждает данные о повышенной чувствительности мышей этой линии к стрессу. В теплой воде поведение животных C57Bl/6 не зависело от диаметра цилиндра (группы 2 и 4). В холодной воде мыши этой линии быстрее подныривали в узком цилиндре (сравнение групп 1 и 4). Таким образом, усиление стрессогенности ситуации привело к появлению зависимости поведения мышей линии C57Bl/6 от геометрического признака среды – диаметра цилиндра, который не является необходимым для совершения подныривания. Фактор «диаметр цилиндра» имеет для мышей экологическое значение, определяя степень фрустрации потребности животного в свободном перемещении. Это находит отражение в лабораторной практике, где для индукции стресса широко используют иммобилизацию грызунов в тесном пенале. Таким образом, экспозиция к холодной воде генетически склонных к формированию «поведению отчаяния» мышей линии C57Bl/6 привела к смещению их внимания на несущественный для решения задачи, но потенциально опасный сигнал – диаметр цилиндра. Этого не наблюдалось у генетически устойчивых к развитию «поведения отчаяния» мышей линии DBA.

Полученные данные позволяют предположить, что тест «Экстраполяционное избавление» (модификация «тупик») может быть использован для обнаружения смещения направления внимания у мышей.

ИССЛЕДОВАНИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ КАМЧАТСКОЙ МИКИЖИ (*PARASALMO MYKISS*) РЕК КВАЧИНА И УТХОЛОК (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) ГИДРОАКУСТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ

Э.С. Борисенко¹, Д.С. Павлов¹, К.В. Кузишин²

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

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

esborisenko@gmail.com

Камчатская семга (*Parasalmo mykiss*, Walbaum) относится к категории редких узкоареальных рыб, потенциально уязвимых в силу своих биологических особенностей и с 1983 г. внесена в Красную Книгу РФ. Точная численность вида, его отдельных форм и популяций неизвестна, количественные данные отсутствуют. Реки Квачина и Утхолок являются одними из 27 рек, относящихся к группе водоемов западной Камчатки расположенных в труднодоступных районах, сохранивших ненарушенные экосистемы и не подвергавшиеся существенному антропогенному воздействию. В этих реках, анадромная и речная формы микижи образуют единую популяционную систему и имеют относительно высокую численность, по сравнению с другими реками региона. Численность вида является одним из фундаментальных показателей, на базе которого строится система управления популяцией, а данные по ее динамике, размеренному составу и пространственному распределению нерестовых производителей в водосборном бассейне являются основой любой программы по сохранению видов.

Исследования нерестовых миграций микижи осуществляли с помощью двухчастотного идентификационного сонара DIDSON-LR (SMC, USA) на р. Утхолок и многолучевого гидроакустического комплекса НЕТКОР (ООО «Промгидроакустика», Россия) на р. Квачина. Эти комплексы предназначены для подсчета численности проходных рыб, определения их размерного состава и направления перемещения в градациях вверх/вниз по течению реки. Сонар DIDSON использовался в 2-х режимах – идентификации целей (частота 1.2 МГц, дальность 20 м) и регистрации целей (частота 0.7 МГц, дальность 40 м); количество лучей – 48; ширина сектора одновременного обзора 29°; канал связи – многожильный кабель длиной около 30 м. Комплекс НЕТКОР: рабочая частота 455 КГц, дальность действия 20 м; диаграмма направленности антенны – 6 лучей по 10°; ширина сектора обзора 60°; максимальная дальность действия радиоканала связи с береговым компьютером 800 м. Комплексы устанавливали на участках рек стационарно, и зондирование сечения реки осуществляли в круглосуточном режиме в течение всего периода максимального хода проходной микижи. Кроме того, на р. Утхолок были выполнены 4 гидроакустические съемки 80 км участка акватории реки. Производился подсчет всех, зарегистрированных локаторами рыб. Однако при оценке численности анадромной микижи учитывали только рыб с размерами более 55 см и проходящие зондируемое сечение вверх по течению реки. При этом, рыб с размерами менее 55 см и идущих вниз по течению реки, относили к резидентной микиже, или к другим видам рыб (кижуч, мальма, кунджа, сима). Всего в р. Утхолок было зарегистрировано проходной микижи: в 2006 г. более 3600 экз. и 2007 г. более 6500 экз., а в реке Квачина: в 2010 г. более 9800 экз. и в 2011 г. более 2700 экз.

Сбор таких данных необходим в режиме мониторинга, то есть ежегодно, только длительные ряды наблюдений могут быть положены в основу сохранения и использования любого вида. Это тем более относится к редким видам, имеющим небольшую численность и поэтому очень чувствительным к воздействию окружающей среды.

ПОИСК ЛОКАЛИЗАЦИИ МАГНИТНОГО РЕЦЕПТОРА У ПТИЦ: ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛОКАЛЬНОГО ПРИЛОЖЕНИЯ ОСЦИЛЛИРУЮЩИХ МАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ

Ю.Г. Бояринова^{1,2}, К.В. Кавокин^{1,2}, А.Ф. Пахомов^{1,3}, Р.В. Чербунин^{1,2},
А.Д. Анашина^{1,3}, Н.С. Чернецов^{1,2,3}

¹Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

²Санкт-Петербургский государственный университет

³Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН

julia.bojarinova@gmail.com

Способность птиц ориентироваться с использованием магнитного поля Земли в настоящее время не вызывает сомнения, однако до конца не ясно, где расположен компасный магнитный рецептор и как он работает. Наиболее популярная в настоящее время идея – рецептор находится в сетчатке глаза, механизм действия такого магниторецептора основан на спин-зависимых химических реакциях. Ранее нами было выявлено, что садовые славки (*Sylvia borin*) не способны ориентироваться в условиях слабых переменных магнитных полей. Эксперименты показали, что осциллирующее магнитное поле (ОМП) с амплитудой >2.5 нТл нарушает работу магнитного компаса садовых славок (при частоте переменного поля 1.403 МГц).

Установленная величина порога дезориентации славок в ОМП позволила поставить поведенческие эксперименты по локализации местоположения компасного магниторецептора в организме птицы. Мы разработали устройство, состоящее из минигенератора и миникатушки, с помощью которых можно генерировать и прикладывать слабое ОМП амплитудой выше пороговой локально к тем областям, где с наибольшей вероятностью может располагаться магниторецептор (сетчатка глаз, надклювье, внутреннее ухо). В ходе данного исследования мы выполнили эксперименты по приложению ОМП к верхней части головы птицы с захватом обоих глаз, при этом амплитуда ОМП в области надклювья и внутреннего уха была ниже пороговой.

Эксперименты проводились на молодых садовых славках, отловленных во время осенней миграции, на Куршской косе на биостанции Рыбачий ЗИН РАН в немагнитном закрытом помещении. Было проведено 4 серии поведенческих экспериментов: птицы тестировались без генераторов; с минигенератором, создающим локальное ОМП в области глаза, в положении включен и положении выключен; и без минигенератора в катушках 0.75 м диаметром, создающих однородное ОМП 5 нТ (при этом все тело птицы находилось под воздействием ОМП). Проведенные тесты продемонстрировали, что: 1) садовые славки способны ориентироваться по магнитному полю в закрытом помещении, которое было оборудовано для проведения данных работ; 2) садовые славки, на которых надеты микрогенераторы, способны выбирать соответствующее миграционному сезону направление в круговых аренах (генератор выключен, т.е. без создания локального осциллирующего поля); 3) как и предполагалось, птицы, целиком помещенные в осциллирующее поле с амплитудой 5 нТл (в катушки диаметром 0.75 м), были дезориентированы. 4) Совершенно неожиданным для нас оказался результат тестирования птиц с локальным приложением ОМП амплитудой не менее 5 нТл к области глаз (сетчатки) – птицы с включенными катушками показывали свойственное для этого вида в осенний период направление перемещений в круговых аренах.

Таким образом, в наших экспериментах ОМП, приложенное локально к глазам птицы, не вызвало нарушения работы её магнитного компаса. Данные результаты показывают, что эффект дезориентации птиц в осциллирующих магнитных полях не связан с магниторецептором, наличия которого предполагается в сетчатке глаза. Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 16-14-10159.

НАПРАВЛЕННОСТЬ ОСЕННЕГО НОЧНОГО МИГРАЦИОННОГО ПОЛЕТА ДРОЗДОВ НАД КУРШСКОЙ КОСОЙ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В СВЯЗИ С ВЫСОТОЙ ПОЛЕТА И ВЕТРОВЫМИ УСЛОВИЯМИ

В.Н. Булюк¹, А.Ю. Синельщикова^{1,2}, М.В. Воротков³, К.В. Большаков¹

¹Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН

²Санкт-Петербургский государственный университет

³Главная астрономическая обсерватория РАН

victor.bulyuk@mail.ru

Весной ночная миграция дроздов и других воробыниных в Центральной и Восточной Европе проходит в основном при попутных ветрах и на больших высотах. В отличие от весны, осенью доминируют встречно-боковые ветра, а поэтому птицы часто вынуждены лететь против ветра и на низких высотах. Чтобы исследовать, как ветровые условия влияют на направления ночного миграционного полета дроздов на разных высотах во время осенней миграции, мы в сентябре-октябре провели наблюдения за мигрирующими ночью дроздами на Куршской косе Балтийского моря (1) визуально в горизонтальных лучах прожекторов в приземных слоях воздуха на высотах до 100 м, (2) с помощью электронно-оптической системы (ЭОС) в диапазоне высот 100–800 м. Последний метод позволяет отличать дроздов от других групп мигрантов, определять у отдельных летящих птиц не только скорость, высоту и направление полета относительно земли, но и направление их оси тела (heading), что очень важно для оценки влияния направления и скорости ветра на направление, в котором птица стремилась лететь, и в котором она действительно летела.

Данные учетовочных голосов дроздов и поимок птиц этой группы на дневных остановках на Куршской косе показали, что большую часть осеннего ночного потока дроздов составляли певчие дрозды (около 78%) и белобровики (18%). Направление полета дроздов в штилевых условиях с низким уровнем облачности на низких и больших высотах составляло в среднем 218°, что может считаться генеральным направлением осенней миграции дроздов, пролетающих через Куршскую косу. Это утверждение подтверждается тем фактом, что данное направление почти полностью совпадает со средними направлениями перемещений певчих дроздов и белобровиков (соответственно 222° и 218°), полученными по данным анализа дальних находок дроздов этих видов, окольцованных на Куршской косе и повторно найденных во время осенней миграции и в районах зимовки.

Результаты наших исследований показали, что дрозды, летящие в приземных слоях воздуха, полностью компенсируют дрейф от слабых и умеренных боковых ветров, как с попутной, так и с встречной компонентой ветра по отношению к генеральному направлению миграции. В конце ночи у части низко летящих дроздов при боковых ветрах была отмечена перекомпенсация дрейфа. Анализ данных, полученных с помощью ЭОС, показал, что компенсация дрейфа дроздами от слабых и умеренных ветров была полной вплоть до высот 300 м, тогда как на высотах 300–600 м она была частичной, а на высотах более 600 м – практически полностью отсутствовала. Одним из интересных и важных результатов был тот факт, что нами впервые на фактическом материале показано, что компенсация дрейфа от боковых ветров происходит не только за счет увеличения угла между направлением оси тела и направлением полета, но и за счет увеличения воздушной скорости, что ранее было предсказано на основе теоретических моделей компенсации латерального дрейфа.

Работа поддержана грантом РФФИ № 19-44-390002 р-а.

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ЛЕТНЕЙ МИГРАЦИИ КЕДРОВКИ

О.В. Бурский¹, Г. Маттес², Е.Ю. Демидова¹

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

²Институт ландшафтной экологии, Мюнстер, Германия

obourski@gmail.com

Синхронизация поведения конспецифичных особей в течение суток должна способствовать достижению общей цели, включая миграцию (Bloch et al. 2013). Социальное поведение служит каналом передачи информации, случайной и намеренной, что помогает своевременно реагировать на изменения условий среды (Helm et al. 2006).

Мы исследовали суточные ритмы групповых перемещений сибирской кедровки (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*) на Енисейской экологической станции ИПЭЭ РАН (62.3°N, 89.0°E) с целью определить, насколько скоординированы действия отдельных особей, и оценить параметры, необходимые для расчета интенсивности миграции по выборочным наблюдениям. Миграция расселения кедровок проходит здесь с начала июля до конца августа или сентября, с различной напряженностью в разные годы. Поток мигрантов движется в ограниченной полосе вдоль берегов Енисея и хорошо поддается визуальному учету. В анализе использованы 293 часовых наблюдения в различные годы, когда за день встречено не менее 300 птиц.

Суточный ритм миграции имел два пика (77% и 23% встреч соответственно), с продолжительным перерывом в середине дня. Динамика описывалась нормальным распределением 4 моментов индивидуального поведения: утреннего взлета, посадки, вечернего взлета и вечерней посадки. В период сезонного пика миграции, когда световой день составлял около 17 часов, птицы стартовали в среднем через 1,5 часа после рассвета и находились в полете около 4,5 часов. После 6-часового перерыва они делали вечерний бросок продолжительностью немногим более часа и приземлялись в месте ночевки более чем за 2 часа до захода солнца.

Утренний взлет и вечерняя посадка происходили наиболее слаженно и при хорошем освещении, что, вероятно, позволяло оценивать пригодность местообитаний в полете. Вечерняя остановка за полчаса до снижения освещенности оставляла время на дополнительную кормежку или поиск места ночевки. Утренняя посадка происходила почти так же синхронно, как взлет. Продолжительность полета варьировала значимо меньше случайной и варьировалась в часы, оптимальные по погодным условиям. При позднем взлете из-за помех, таких как густой туман или дождь, посадка также задерживалась. Следовательно, дальность броска в значительной степени определялась расходованием внутренних ресурсов и согласованными действиями особей. Вечерний взлет происходил менее синхронно: несмотря на более дружную посадку, вариация длительности вечернего броска была почти вдвое больше самого броска. Вероятно, в нем участвовали не все птицы.

В течение сезона суточная динамика перелетов менялась пропорционально границам светового дня, которые за 2 месяца сближались на 30%, но положение моментов взлета и посадки по отношению к восходу и заходу солнца оставалось постоянным.

Суточный перелет кедровок за 4,5–6 часов составляет 180–240 км в сутки, что близко к максимальной оценке Носкова и др. (2005). С учетом общей продолжительности до 3 месяцев, этого более чем достаточно для путешествия в Западную Европу и обратно. Путь мигрантов либо извилист и позволяет обследовать значительную часть ареала, либо крейсерские перелеты сочетаются с длительными остановками.

Исследование поддержано грантом РФФИ 18-04-00269.

ТРОПЫ КАК АТТРАКТОРЫ В БИОЛОГИЧЕСКОМ СИГНАЛЬНОМ ПОЛЕ МНОГОВИДОВОГО СООБЩЕСТВА

Е.А. Ванисова

Российский университет дружбы народов
vanhelen@mail.ru

В контексте концепции биологического сигнального поля (Наумов, 1971), ландшафт, преобразованный многими поколениями животных, становится для них источником информации о пространстве биогеоценоза. Ключевыми объектами, сохраняющими и передающими в ряду поколений информацию об особенностях использования территории, являются стабильные элементы, выполняя функцию аттракторов, привлекающих внимание и влияющих на поведение животных (Гольцман, Крученкова, 1999). Матрица стабильных элементов (Наумов и др., 1981) управляет траекторией использования животными территории с находящимися на ней ресурсами, что способствует реализации популяциями экологической ниши видов.

В многовидовых сообществах млекопитающих биологические сигнальные поля перекрываются, и кроме видоспецифических стабильных элементов (норы, уборные, маркировочные деревья и др.), существуют надвидовые (например, сигнальные пункты), в формировании которых принимают участие представители разных видов, и которые являются универсальными аттракторами.

Наиболее выразительными стабильными элементами биоценотического уровня являются тропы. На значение троп в качестве ориентиров разным видам животных неоднократно обращали внимание (Матюшкин, 1977; Гайдук, 1988; Трепет, 2008 и др.). В заповеднике «Тигровая балка» (Таджикистан) ведущую роль в формировании густой сети троп принадлежит копытным (Ванисова, Никольский, 2013). Бухарские олени и кабаны пасутся весной в пустыне на расстоянии почти 2 км от тугая, а джейраны заходят вглубь лесного массива на 1 км. Тропы связывают биологически значимые для них участки территории (пастбища, водопой, солончаки, места размножения). Именно к тропам приурочены основные следы жизнедеятельности млекопитающих заповедника. На многих тропах обнаружены также экскременты волка, шакала, дикобраза.

Тропы – линейные (в отличие от площадных) стабильные элементы биологического сигнального поля. Они формируются и подновляются постепенно, по мере регулярного перемещения животных и накопления химических веществ в верхнем слое почвенного покрова. На примере семейного участка степного сурка (Ванисова и др., 2016) показано, что содержание летучих веществ (предположительно ответственных за запаховую коммуникацию) в верхнем слое почвы на участках, регулярно посещаемых грызунами, превышает их содержание в фоне. Очевидно, что при использовании одних и тех же троп многовидовым сообществом в почве создается более высокая концентрация химических веществ (тропы животных обладают сильным специфическим запахом), и накапливается более разнообразная информация по сравнению с видоспецифическими тропами, делая магистральные тропы мощными аттракторами. Их визуальную привлекательность усиливает специфическая растительность. Тропы выразительны как среди зарослей кустарников, так на открытых пространствах, где перемещение животных внешне ничем не ограничено.

Система магистральных троп определяет структуру биологического сигнального поля биоценотического уровня и пространственную структуру популяций большинства видов млекопитающих, регулярно перемещающихся благодаря тропам по одним и тем же маршрутам, и организует совместное использование пространства биогеоценоза многовидовым сообществом, поддерживая устойчивое функционирование экосистемы в целом.

МАРКИРОВОЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ: ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И МОТИВАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ. ХОМЯЧОК КЭМПБЕЛЛА В КАЧЕСТВЕ МОДЕЛЬНОГО ВИДА

Н.Ю. Васильева, А.М. Хрушова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
nyu1@yandex.ru

Маркировочное поведение (МП) описано у млекопитающих разных таксономических групп. Роль запаховых меток в формировании сигнального биологического поля, определяющего, в том числе, пространственную ориентацию животных, не вызывает сомнений. Однако факторы, вызывающие МП и его мотивационные аспекты изучены недостаточно, что и определило цель данного исследования.

В качестве модельного вида выбран хомячок Кэмпбелла – обладатель двух экскреторных органов – среднебрюшной железы (СБЖ) и дополнительных мешочек в устье защечных мешков (ДМ). У самцов этого вида описано характерное поведение мечения секретом СБЖ. Секрет ДМ оставляется на семенах и их временных запасах в результате опорожнения защечных мешков. Хомячок Кэмпбелла – обитатель открытых ландшафтов опустыненных степей, что дало возможность наблюдений за его поведением в естественных местообитаниях (Тува, равнинный Алтай). Наблюдения в природе показали, что мечение территории является важной составляющей поведения у данного вида, так как наблюдается в первые часы наземной активности животных. Только после нескольких часов, в которые наблюдается обход территории и ее мечения, животные демонстрируют и прочие формы поведения, в том числе, пищевого и кормозапасающего. Секреты СБЖ и ДМ, оставляемые на субстрате, аттрактивны для конспецифических особей и могут определять их поведение.

В задачи экспериментальной части работы входило описание ситуативной изменчивости МП у самцов с удаленной СБЖ и ложно оперированных особей на территориях с разным запаховым фоном (собственной после контакта с незнакомыми особями разного возраста и пола, нейтральной, территории одиночных самцов и самок, территории чужой семейной группы). Параметры МП (латентный период, частота, продолжительность) на нейтральной и собственной территории не отличались у ложно оперированных самцов, и самцов без СБЖ, и зависели от пола и возраста чужака. На нейтральной территории отмечена очень низкая маркировочная активность. Наибольшая интенсивность МП наблюдалась после контактов с половозрелым самцом. Параметры МП на чужой территории зависела от пола особи-хозяина территории и различались у ложно оперированных самцов и хомячков без СБЖ. Наиболее интенсивное МП отмечено на территориях половозрелого самца и чужой семейной группы. При этом пик маркировки у ложно оперированных особей отмечен в первые минуты опыта, после чего МП сменялось другими формами активности. Оперированные же самцы демонстрировали МП на протяжении всего эксперимента (до 30 мин). Внесение на чужую территорию предварительно собранного и замороженного до оперативного удаления СБЖ собственного секрета тестируемой особи значительно снижало как интенсивность, так и продолжительность МП.

Полученные данные дают основание утверждать, что хемосигналы являются наиболее значимыми мотивационными факторами, определяющими характер МП, и насыщение среды собственным запахом выступает как главный его регулятор. Очевидно, что реализация этого механизма в природе является важной предпосылкой создания и поддержания сигнального биологического поля.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ ЖАБРОНОГО РАЧКА *ARTEMIA LEACH*, 1819

Л.В. Веснина

Алтайский филиал ФГБНУ «ВНИРО»
artemiaalt@mail.ru

Недостаточная изученность характера пространственного распределения артемии в водоеме является причиной дефицита конкретных данных по степени агрегированности артемии, по оценке вклада отдельных факторов в процессы вертикального и горизонтального распределения рака. Исследования проводились в сентябре и октябре 2017 г. на разнотипных гипергалинных водоемах Баганского района Новосибирской области в условиях действия различных экологических факторов. Водоемы Баганского района относятся к небольшим по площади мелководным озерам. В большинстве гипергалинных водоемах отмечен жаброногий ракок *Artemia Leach*, 1819. В зоопланктоне озер Соленое (между с. Лепокуро и с. Палецкое) и Соленое (Ленинское) также выявлен солоноватоводный вид рода *Cletocampus*, представитель отряда веслоногих раков отряда Сореропода. Численность веслоногих раков в озере Соленое (Ленинское) незначительна, составляя $0,40 \text{ тыс.экз/м}^3$. В озере Соленое (между с. Лепокуро и с. Палецкое) веслоногие раки распределены равномерно со средней численностью в сентябре $11,25 \pm 5,63$, в октябре – $0,29 \pm 0,17 \text{ тыс.экз/м}^3$. В сентябре в озере Соленое (Ленинское) популяция рака артемии была представлена только диапаузирующими яйцами (цистами). В других озерах зоопланктон представлен партеногенетическими самками, что характерно для большинства мелководных водоемов в осенний период. В большинстве водоемов в структуре популяций преобладали половозрелые особи: озеро Малый Баган – 96,0% от общей численности раков, озеро Соленое (между с. Лепокуро и с. Палецкое) – 85,0%, озеро Соленое (с. Романовка) – 60,0%. В озере Куропатово доля половозрелых самок составляла 16,0%, по численности преобладали особи ювенильной стадии развития – 45,0%. Самки размножались цистами, наибольшая плодовитость ($34,0 \pm 2,8 \text{ экз/особь}$) отмечена у самок в озере Соленое (между с. Лепокуро и с. Палецкое). В овисаках самок в озере Куропатово цист насчитывалось в среднем $18,7 \pm 5,5 \text{ экз/особь}$, в озере Малый Баган у самок наблюдалась остаточная плодовитость $8,4 \pm 0,8 \text{ экз/особь}$. В озере Соленое (с. Романовка) у большинства самок отмечен выбой (пустые овисаки после вымета цист). Численность планктонных цист в сентябре колебалась от 1,30 до $4253,33 \text{ тыс.экз/м}^3$. Цисты в толще воды были в основном дегидратированные (95,0%). На большинстве водоемов на поверхности воды и в прилегающей прибрежной полосе отмечались скопления цист. В качестве загрязнителей отмечаются песок, растительные остатки, элиминированные раки. В октябре, в связи с понижением температуры и выпадением солевого осадка, в составе популяций артемии на большинстве водоемов отмечены только цисты. Исключение составляет озеро Куропатово, в структуре популяции артемии в котором отмечаются также раки разных стадий развития с преобладанием ювенильных особей. Численность половозрелых самок составляла в среднем $0,70 \pm 0,23 \text{ тыс.экз/м}^3$. В овисаках самок отмечены только цисты, средняя плодовитость составляла $30,3 \pm 6,1 \text{ экз/особь}$.

КАК ДОЛГО ПТИЦЫ ПОМНЯТ ТЕРРИТОРИЮ, КОТОРУЮ ИССЛЕДОВАЛИ ПРИ БЛИЖНЕМ ХОМИНГЕ?

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

¹Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

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

В период гнездования популяции птиц образуют определенную пространственную структуру, которая подразумевает наличие определенного индивидуального участка, который птицы используют для различных целей. Было показано, что если гнездящуюся птицу отвезти и выпустить в другом месте, даже удаленном на сотни километров от гнезда, то через некоторое время она вернется обратно. Это явление получило название гнездового хоминга.

Вокруг индивидуального участка существует территория, которую птицы хорошо знают, и, которую они могут связать со своим индивидуальным участком. Размер известной территории разный у разных видов. Вокруг известной территории местность птицам неизвестна. Попав на неизвестную территорию птицы способны вернуться на свой индивидуальный участок используя свои навигационные способности. Возникает вопрос: способны ли птицы запомнить территорию, прежде им незнакомую, но которую они исследовали при ближнем хоминге; и если да, то, как долго они ее помнят?

Исследования проводили в мае-июле 2006–2011 гг. на территории Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского, в западном Подмосковье. Гнездящихся самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и зарянки (*Erithacus rubecula*) отлавливали на гнездах во время кормления ими 4–10-дневных птенцов. После поимки самцов метили специальными радиопередатчиками Holohil systems Ltd. (Canada) весом 0.41–0.7 г, которые 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 грамм. Меченых самцов мухоловки-пеструшки и зарянки 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 большинстве птиц проводили несколько опытов. После всех экспериментов самцов отлавливали и снимали передатчик. Всего было проведено более 60 опытов. Были проведены три серии экспериментов, когда птиц, побывавших в незнакомом месте при ближнем хоминге, выпускали в этом же месте: 1. Спустя 1–7 дней (эксперименты проводились на мухоловках и зарянках). 2. Спустя 25–35 дней (только зарянки). 3. Спустя год (один самец зарянки).

При анализе результатов можно сделать следующие выводы. Птицы способны запомнить незнакомое место и связать его местоположение с индивидуальным участком после однократного пребывания. Запомнив место, птицы помнят его в течение всего гнездового периода. Можно предположить, что какая-то память о территории сохраняется и через год.

Благодарность. Работа выполнена в рамках государственного задания МГУ часть 2, п. 01 10.

НАУЧЕНИЕ И РЕАЛИЗАЦИЯ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОГО ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ У КРЫС С ОТКРЫТЫМИ И ЗАКРЫТЫМИ ГЛАЗАМИ

В.В. Гаврилов

Институт психологии РАН

Московский государственный психолого-педагогический университет

nvvgav@mail.ru

С момента обнаружения нейронов «места» в гиппокампе (O’Keefe, Dostrovsky, 1971), было проведено множество работ для выяснения роли гиппокампальной системы в алло- и эгоцентрической ориентации животных в разных лабораторных моделях поведения (водный лабиринт Морриса, Т-образный лабиринт, многолучевые лабиринты, и пр.). Кроме нейронов «места», были открыты нейроны «направления головы», нейроны «места, куда смотрит животное», нейроны «решетки». Это направление исследований исходит из представлений о наличии структур мозга, которые обеспечивают ориентацию животных и производят вычисления траекторий движений.

С другой стороны, в многочисленных работах с регистрацией импульсной активности нейронов в инструментальном пищедобывательном поведении у кроликов и крыс (Швырков, Александров, и др., 1986–2018) была установлена поведенческая специализация нейронов, которая выражается в усилении импульсной активности нейронов при реализации того или иного акта исследуемого поведения. Ориентация животных в этом направлении исследований рассматривается как активация разных наборов поведенчески специализированных нейронов, связанных с реализацией сменяющих друг друга актов дефинитивного поведения.

Для выяснения роли оптических параметров среды в формировании и реализации инструментального поведения, нами были проведены 2 вида исследований: самостоятельное обучение крыс со зрелой зрительной системой, выросших в условиях естественного освещения в виварии и подвергнутых кратковременной зрительной окклюзии (ежедневно по 30 мин. только на время обучения инструментальному пищедобывательному поведению) (1), и обучение крыс с неразвитой зрительной системой, содержащихся с момента рождения и до 3-х месячного возраста – начала экспериментов – в условиях полной зрительной депривации (2). Все исследования проводились на взрослых самцах *Long Evans*.

Установлено, что: 1. скорость обучения инструментальному поведению с открытыми и закрытыми глазами у крыс с зрительной окклюзией только на момент обучения значимо не отличается, при этом время реализации поведенческого цикла с закрытыми глазами значимо возрастила ($p < .05$) и найдены различия в амплитудно-временных параметрах компонентов связанных с поведением суммарных электрических потенциалов мозга; 2. скорость обучения у крыс, выросших в естественных условиях и в полной темноте также значимо не различалась, несмотря на то, что у выросших в полной темноте достоверно уменьшилась общая толщина коры и отдельных ее слоев не только в зрительной, но и во всех других исследованных областях (моторной, задней ретроспленальной, слуховой, соматосенсорной), увеличились нейроглиальные индексы и снизилась активность *c-fos*.

Результаты исследования позволяют предположить, что при обучении и реализации поведения, как с открытыми, так и закрытыми глазами, происходит формирование новых элементов опыта (вероятно, частично разных), нейрофизиологической основой которых являются системы нейронов, специализированных относительно приобретенных актов поведения, которое в аспекте ориентации, может рассматриваться как последовательная активация наборов нейронов, обеспечивающих реализацию сменяющихся актов.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРИЕНТАЦИОННЫХ МЕХАНИЗМОВ ПРИ ВЫХОДЕ НА СУШУ У СЕГОЛЕТОК ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ

А.П. Головлёв, С.В. Огурцов, В.В. Шахпаронов

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

Про развитие ориентационных способностей амфибий известно мало, хотя они являются наиболее архаичной группой наземных позвоночных. Так, до сих пор мало изучены механизмы ориентационного поведения сеголеток амфибий при выходе на сушу в зависимости от текущих экологических условий. Нашей целью стало изучить изменчивость ориентационного поведения сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) при выходе на сушу. Для этого решили оценить влияние локальных ключей в ориентационном поведении сеголеток в этот период.

Работу проводили на Звенигородской биостанции МГУ им. С.Н. Скадовского в июне-июле 2016–2018 гг. Для исследования локальной ориентации, использовали методику парного выбора стимулов в Т-образном лабиринте в виде прямоугольной кюветы 75x11x15 см, разделенной по длине на 5 отсеков, в лабораторных условиях. Сеголеток тестировали группами по 5 особей, регистрируя выбор методом временных срезов: каждые 5 минут на протяжении 40 минут опыта учитывали количество сеголеток в 5 отсеках тест-камеры. Для оценки постоянства смещения сеголеток в сторону одного из стимулов использовали показатель стабильности распределения S . А для оценки случайности смещения сеголеток к крайним отсекам использовали биномиальный критерий. Были проведены эксперименты по трем локальным ориентирам: запах, наклон и освещенность. В опытах на запах в крайних отсеках лабиринта находились чашки Петри с водой с знакомым (вода из родного водоема) и не знакомым запахом. В тестах на наклон, один край кюветы приподнимали на 16 мм, создавая угол в 1,2°, а в чашках Петри находилась вода с нейтральным запахом – водопроводная вода. В тестах на освещенность половина кюветы подсвечивалась дополнительным источником света, стоящем на высоте 35 см, а в чашках Петри находилась водопроводная вода. Сеголеток отлавливали в двух водоемах: «Очистном пруду» (N=778) и низовом болоте «Красная горка» (N=385).

Важными факторами, влияющими на различия в используемых механизмах сеголетками во время выхода на сушу и расселения, является относительная влажность и обилие дождей. Так, в год с высоким обилием дождей (2017 г.) сеголетки вне зависимости от стадии метаморфоза и начала расселения предпочитали более освещенную часть лабиринта, а в более засушливый год (2018 г.), индифферентно относились к освещенности. В экспериментах на запах сеголетки, выходящие с низового болота «Красная горка», где влажность в окрестностях водоема более высокая и постоянная, проявляли индифферентную реакцию на запах родного водоема. Сеголетки с «Очистного пруда», где условия влажности в его окрестностях непостоянны и сильно зависят от осадков, показывают некоторую динамику. Сеголетки закончившие метаморфоз, но не приступившие к расселению, в более засушливый год предпочитают запах родного водоема. А с началом расселения, инициируемого обильными дождями, начинают индифферентно относится к запаху родного водоема.

В тестах на наклон пока не понятно, с чем связаны различия в проявляемых реакциях. Однако последующее расширение числа локальных ориентиров, используемых в опытах, позволит более детально объяснить изменчивость механизмов ориентации сеголеток в период выхода на сушу.

ОСОБЕННОСТИ ПЕРВОЙ ЗИМОВОЧНОЙ МИГРАЦИИ АМФИБИЙ НА ПРИМЕРЕ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ

А.П. Головлёв, В.В. Шахпаронов, Е.Е. Грицышина, А.А. Большакова, Е.Б. Труш

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

Такие группы животных как амфибии и птицы совершают миграции, преодолевая при этом значительные для них расстояния, что указывает на развитую способность к ориентации. На птицах было показано, что механизмы ориентации взрослых и молодых животных – отличаются. Про развитие ориентационных способностей амфибий известно гораздо меньше, хотя они являются наиболее архаичной группой наземных позвоночных. В частности, до недавних пор было неизвестно, выбирают ли сеголетки травяной лягушки направление на место зимовки случайным образом или движутся туда целенаправленно. Поэтому нашей целью стало изучение миграционного поведения сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758).

Работу проводили на Звенигородской биостанции МГУ им. С.Н. Скадовского (Московская область, Одинцовский район,) в сентябре 2013, 2015–2018 гг. Для изучения ориентации использовали метод «круглой арены». Арены диаметром 20 м, имеющие ловушки (конусы) по 16 секторам, были построены на лугу на правом и левом берегах реки Москва в 50 м от уреза воды. Сеголеток отлавливали в лесу ($N=678$), вдоль кромки реки ($N=1312$) и на границе леса и поймы ($N=192$) на правом берегу р. Москва. И на левом берегу реки вдоль берега ($N=184$) и в поле ($N=46$). Данные анализировались в программе Oriana 2, с использованием критерия Хи-квадрат.

Сеголетки, пойманные на правом берегу в лесу до начала миграции и выпущенные на правом берегу реки, движутся в ЮВ направлении, то есть в лес. В выпусках на левом берегу реки – распределяются равномерно. Сеголетки, пойманные на правом берегу у реки до начала миграции и выпущенные на правом берегу, движутся в СЗ направлении в сторону реки, чем существенно отличаются от сеголеток, пойманных в лесу. На левом берегу, показывают полимодальное распределение. После начала миграции сеголетки, пойманные в лесу, на обоих берегах движутся в сторону реки, на правом берегу в СЗ направлении, на левом – ЮВ. Сеголетки, пойманные у реки после начала миграции, на обоих берегах движутся в СЗ направлении, что на правом берегу совпадает с направлением на реку, а на левом берегу с направлением от реки. Сеголетки, пойманные на границе леса, движутся в аренах на обеих сторонах реки также, как и сеголетки, пойманные у реки.

Сеголетки, пойманные на левом берегу реки как в поле, так и у реки, в аренах на обеих сторонах реки движутся в Ю-ЮВ направлениях.

Т.о. сеголетки травяной лягушки после начала миграции стремятся в зимовочный водоём, в данном случае реку Москва, как и взрослые особи. Причём, особи только начинающие мигрировать (отловленные в лесу), ориентируются к ней по исходящим от неё стимулам. Но сеголетки приступившие к миграции (отловленные на границе леса и в поле) и закончившие ее (отловленные у реки на обоих берегах), движутся в общем миграционном направлении и поддерживают его вне зависимости от положения водоёма, по-видимому по глобальным ориентирам (таким как солнце или магнитное поле Земли).

СТАНОВЛЕНИЕ АКУСТИЧЕСКОЙ И ЗРИТЕЛЬНОЙ ОРИЕНТАЦИИ ПТИЦ НА РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Т.Б. Голубева¹, Е.В. Корнеева²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН

tbgolubeva@list.ru

Ориентация на акустический или зрительный сигналы является необходимым механизмом в развитии поведения. У выводковых птиц уже в эмбриональном периоде происходит первоначальный импринтинг частотного спектра акустического сигнала. Импринтинг частоты заполнения сигнала служит основой реакции приближения или следования к источнику звука. К этому времени формируется суммарный потенциал действия слухового нерва (СПД), близкий к таковому взрослых. У полуяичковой ушастой совы реакция приближения к источнику звука проявляется сразу после вылупления при отсутствии СПД и большом латентном периоде реакции, выраженной реакция приближения становится на 6 день после вылупления, когда в нешироком диапазоне частот, максимально эффективных для реакции приближения, формируется СПД. Формирование СПД у совенка сопровождается возникновением локализующих движений головы при звучании акустического стимула. С появлением предметного зрения акустический сигнал продолжает вызывать пищевое поведение, но совенок идет не к источнику акустических сигналов, а к зрительному стимулу (к тому, кто его кормит) – реализуется принцип смены ведущей афферентации. Способность импринтинга частотно-амплитудных и частотно-временных характеристик акустического сигнала, как и предметное зрение, появляются только с установлением эффективной терморегуляции. Сведения о структурно-функциональном развитии слуховой системы, прямо относящиеся к ориентации на источник звука, имеются во многих работах на сипухе (Carr, Kopplein др.) и в наших исследованиях птиц с разными типами онтогенеза. Особенно интересен цикл работ о взаимодействии акустической и зрительной информации и доминировании последней на уровне среднего мозга. Под влиянием искаженного призмами поля зрения у старших птенцов сипух описан и проанализирован механизм перестройки нейронных проекций слуховой пространственной карты наружного ядра внутренних бугров четверохолмия (Knudsen et al., 1982–2002, Palanca-Castan et al., 2016). Данных о событиях, происходящих при акустической ориентации, в больших полушариях мозга птиц нет, хотя известна их латерализация в связи с клеванием и реакцией следования. Мы исследовали зрительные проекции в палиюме птиц при пищевом поведении. После открытия глаз у птенцов мухоловки-пеструшки пищевое поведение вызывается изменением освещенности, сетчатка созрела только в области темпоральной фовеа, экспрессия c-Fos выявляется в *Entopallium*, причем более интенсивно в левом полушарии. После появления предметного зрения птенец использует при пищевой реакции бинокулярное зрение, его клюв ориентирован на зрительный стимул. Информация от правого глаза оказывается более эффективной в реализации пищевого поведения. Экспрессия c-Fos в этом возрасте выявляется в нейронах высшего представительства таламо-фугальной системы – области *Wulst*, причем только в левом полушарии и отсутствует при закрытом правом глазе. Эти результаты подтверждают ведущую роль правого полушария птиц в пищевом поведении (включая реакцию следования), и сходны с данными о зрительном восприятии птицами магнитного поля.

Работа поддержана РФФИ (грант № 17-06-00404-ОГН)

ОЦЕНКА МИГРАЦИЙ ГРЫЗУНОВ ИЗ ЗОНЫ ЛОКАЛЬНОГО РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СОПРЕДЕЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ ПУТЕМ МАССОВОГО МЕЧЕНИЯ РОДАМИНОМ В

Е.Б. Григоркина, Г.В. Оленев

Институт экологии растений и животных УрО РАН

grigorkina@ipae.uran.ru

При изучении биологических эффектов радиационного воздействия в парных выборках однородных по функциональному статусу и возрасту мышевидных грызунов нами регулярно выявлялись мигранты по радиоактивной метке (^{90}Sr). ^{90}Sr – основной радионуклид в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС, Челябинская обл.). Многолетнее мечение животного населения в зоне ВУРС тетрациклином показало весь спектр нерезидентной активности грызунов, как в зоне локального загрязнения, так и на сопредельных территориях (Григоркина, Оленев, 2013, 2018).

Катастрофическая засуха 2010 г. существенно упростила видовой состав локального таксоцена грызунов, из 8 видов остался один – малая лесная мышь (*S. uralensis* Pall., 1811) (Оленев, Григоркина, 2016).

Цель исследования – оценка миграций *S. uralensis* на сопредельные фоновые территории с применением методики массового мечения Родамином В (RB).

Для того чтобы пометиться тетрациклином/родамином, достаточно однократного поедания приманки с антибиотиком/красителем в течение нескольких минут. Время, необходимое для получения радиоактивной метки в природных условиях, до сих пор не известно.

Приготовление приманки с RB выполнено по (Толкачев, Беспамятных, 2017). Детекция метки по желтой флуоресценции на шкурке и др. осуществлялась автором усовершенствованной методики к.б.н. О.В. Толкачевым. Мечение животных RB в зоне ВУРС проведено в 2017 и 2018 гг. на участке площадью 1 га, отловы – на фоновых территориях, расположенных на расстоянии 9 км.

В 2017 г. (среднегодовая численность – 32 ос./100 л-с.) метили в июле. Доля мигрантов *S. uralensis* на фоновом участке в сентябре (через 60 дн.) составила 10%. Мигранты – несозревающие в год рождения сеголетки (II тип онтогенеза, Оленев, 2002). Метки располагались на вентральной поверхности тела и занимали 40% шерстного покрова. Повторное мечение RB проведено в сентябре.

2018 г. – год глубокой депрессии численности (среднегодовая численность – 3 ос./100 л-с.). В мае 2018 г. (через 8 мес.) на сопредельном участке отловлены меченные зимовавшие особи *S. uralensis* с признаками активного участия в репродукции. Метки представлены локально расположенным флуоресцирующими участками шерсти (по всей длине волоса) на вентральной поверхности тела. В августе (через 10 мес. и 10 дн.) на фоновом участке отловлена зимовавшая самка *S. uralensis* с меткой, которая сохранилась на концах отдельных волосков. Доля мигрантов в 2018 г. составила 10%.

Из совокупных данных, полученных путем массового мечения мелких млекопитающих тетрациклином и RB, следует вывод об отсутствии влияния радиационного воздействия на миграционную подвижность животных. Впервые в зоне ВУРС получены неоспоримые результаты о дальних перемещениях грызунов на значительные расстояния в годы разной численности, о перегруппировках населения, которые оказывают влияние на формирование генофонда, в том числе, передачу генетических и эпигенетических эффектов животным на фоновых территориях, что требует дальнейшего изучения и развития.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН, а также при частичной поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-28).

ОРИЕНТАЦИЯ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ НА ЗАПАХОВЫЕ СТИМУЛЫ ЛЕТНЕГО УЧАСТКА ОБИТАНИЯ

Е.Е. Грицышина, А.А. Власова, С.С. Никодимов, Е.А. Петров, Н.Н. Строкач,
В.А. Грицышин, С.В. Огурцов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
cat2809@yandex.ru

Обонятельные способности взрослых травяных лягушек малоизученны. Целью исследования стало изучение способности взрослых травяных лягушек распознавать запах почвы с места поимки.

Исследования проводили в районе Звенигородской биостанции МГУ им. С.Н. Скадовского в июне-июле 2018 г. на 28 особях травяной лягушки (14 самок, 14 самцов). На столе располагались тест-камеры, представляющие собой две пластиковые кюветы длиной 1 м, шириной 10 см, высотой 15 см, в каждой из которых одновременно тестировали по одной взрослой травяной лягушке. Тест-камера была разделена на 5 секторов, в крайних находились чашки Петри с разведёнными в воде пробами грунта с места поимки и с незнакомого биотопа (в 1,7 км от места поимки). Каждые 5 минут на протяжении 40 минут фиксировали номер сектора, в котором находилась лягушка. Также имелся источник рассеянного света для создания равномерного освещения тест-камер. Проведено две серии опытов. В первой серии экспериментатор наблюдал из-за ширмы, отделяющей его от экспериментальной установки, и отмечал положение каждого животного; первоначальным выбором считался первый поворот корпуса в сторону чашки Петри с тем или иным грунтом. Во второй серии использовали видеокамеру с инфракрасной подсветкой; первоначальным выбором считался первый прыжок или шаг лягушки в сторону чашки Петри с тем или иным грунтом. Для анализа первого выбора использовали биномиальный критерий, для анализа распределения лягушек по секторам тест-камеры в течение 40 мин опыта применяли показатель стабильности распределения (S).

Установлено, что направление движения животные выбирали без предпочтения правой или левой стороны тест-камеры (в первой серии опытов: $p=0,18$, во второй: $p=0,12$). Первоначальный выбор в сторону пробы с грунтом с места отлова был отмечен у 13 животных из 14 ($p<0,01$) в первой серии опытов и 11 из 14 животных ($p=0,02$) во второй серии. Применяя показатель стабильности распределения к выбору лягушек, обнаружили наличие предпочтения крайних отсеков, в которых расположена проба почвы со своего биотопа. По прошествии 20–25 минут от начала теста посещение секторов становится случайным.

Таким образом, взрослые травяные лягушки предпочитают запах почвы с участка обитания (места поимки) в сравнении с запахом почвы из местообитаний, удалённых на расстояние более 1,7 км. Причины изменения распределения лягушек в тест-камере в течение опыта могут крыться как в перемешивании воздуха внутри тест-камеры (исчезает четкий градиент концентрации знакомого и незнакомого стимулов), так и в смене мотивации (первоначальное стремление к месту со знакомым запахом, где животное, возможно, чувствует себя в большей безопасности, сменяется на стремление покинуть тестовую камеру).

ОСОБЕННОСТИ БЛИЖНЕ- И ДАЛЬНЕДИСТАНТНОЙ ОРИЕНТАЦИИ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA* L., 1758)

Е.Е. Грицышина, В.А. Грицышин, А.А. Большакова, В.В. Шахпаронов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
cat2809@yandex.ru

Исследования хоминга, позволяют оценить ориентационные способности животных, что создаёт базу для изучения механизмов ориентации. Травяная лягушка, является модельным видом во многих областях биологии, однако её ориентационное поведение в летний период изучено недостаточно. В связи с этим предметом наших исследований стало изучение ориентационного поведения при искусственном перемещении животного на различные расстояния от летнего участка обитания.

Работа была проведена летом 2013–2018 гг. на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского МГУ на 122 лягушках. Изучение пространственного поведения проводили методом тропления по нити, для чего на спине лягушки крепили при помощи пояска катушку с нитью. Масса устройства была не более 5% от массы тела участвовавших в опытах лягушек. Взрослые травяные лягушки были выпущены на расстояниях от 40 до 900м от места поимки. В качестве контроля выступали лягушки, которых выпустили с отслеживающим устройством в месте поимки.

Было обнаружено, что лягушки, выпущенные на расстоянии 40–50 м, сразу ориентируются в сторону места поимки и приходят в его окрестности в течение суток, со 100 м они ориентируются к месту поимки на 2 день и приходят в его окрестности на 2–3 день опыта. С 200 м выбирают правильное направление на 3 день и могут вернуться на пятый. Животные, перемещённые на расстоянии 300, 450 и 600–700 ориентировались к месту поимки за 4–6 дней и за время проведения опыта приближались на расстояние, достаточное для успешного возврата. Лягушки, выпущенные на расстоянии 800–900 м уже не способны выбрать верное направление к месту поимки. Кроме этого мы обращали внимание на использование лягушками элементов ландшафта, таких как стволы поваленных деревьев, заросли и завалы.

Полученная информация позволяет сравнить ориентационные способности травяной лягушки со способностями других бесхвостых амфибий и строить рабочие гипотезы для исследования механизмов её ориентации.

ТАКТИЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ РЫБ

Г.В. Девицина¹, Д.Н. Лапшин²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН

gdevicyna@mail.ru

Тактильная рецепция играет важную роль в формировании различных форм поведения рыб, в том числе при поиске пищи или ориентации в пространстве. Однако физиологические аспекты тактильной рецепции у рыб до настоящего времени оставались мало изученными. В этой связи нами было проведено электрофизиологическое исследование чувствительности к тактильной стимуляции кожной поверхности головы карасей (*Carassius auratus gibelio*) и карпов (*Cyprinus carpio*). Вторая часть работы посвящена изучению наружных покровов головы, тела и слизистой выстилки ротовой полости у двух видов харциновых рыб (*Characynidae*), слепой пещерной и зрячей наземной форм вида астианакс (*Astyanax fasciatus*), а также у интактных и ослеплённых особей рыб тетра ромбовидная (*Hypessobrycon anisitsi*).

В электрофизиологических экспериментах был применен метод неинвазивной регистрации рецепторной активности в ответ на дозированную механическую стимуляцию. Зарегистрировано несколько характерных форм электрических реакций: тонические ответы медленно адаптирующихся рецепторов и фазные ответы быстро адаптирующихся рецепторов в виде on-, of- и on-of потенциалов.

Наиболее высокая тактильная чувствительность обнаружена в оклоротовых и гулярной зонах. Эти участки кожи совпадают с зональностью ветвления нервных окончаний лицевого и тройничного нервов в коже головы рыб. Общая тенденция распределения тактильно-чувствительных точек у исследованных видов характеризовалась снижением их плотности в ростро-каудальном и в вентрально-дорзальном направлениях. Такой характер распределения естественным образом связан с экологической спецификой исследованных видов, относящихся к категории бентофагов.

Сравнение морфологии поверхностных эпидермальных клеток у двух видов харциновых рыб позволило обнаружить у слепых форм новые сенсорные структуры, предположительно относящиеся к группе механо- и тактильных рецепторов. В коже головы и в слизистой выстилке ротовой полости слепых пещерных рыб, а также в коже зрячих рыб после их ослепления, впервые обнаружены специфические эпидермальные клетки с модифицированной апикальной мембраной и клетки с воронкообразным углублением. Особенности локализации клеток с пластинчатыми разрастаниями апикальной мембранны у слепых рыб указывают на то, что эти клетки могут быть элементами рецепторного аппарата в одной из форм тактильной рецепции в системе пространственной ориентации.

Структурные особенности поверхности эпидермиса в сочетании с высокой тактильной чувствительностью кожи рыб можно рассматривать как хорошо развитый сенсорный канал в полисенсорной ориентации у рыб.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КРАСНОЗОБОЙ КАЗАРКИ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

С.С. Демьянен¹, С.Б. Розенфельд¹, С. П. Харитонов¹, Н.В. Рогова², М.Ю. Соловьев³

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

demyanetcss@sevin.ru, rozenfeldbro@mail.ru, serpkh@gmail.com

²Рабочая группа по гусеобразным Северной Евразии

nrogova@gmail.com

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

mikhail-soloviev@yandex.ru

Краснозобая казарка – гнездовой эндемик России, чей ареал ограничен тундровой зоной Сибири. Этот вид ограничен в выборе гнездовых местообитаний, что обусловлено его морфологическими характеристиками. В первую очередь – это мелкоразмерность. Песец *Alopex lagopus* наносит наибольший урон гнездам казарок, который усугубляется с уменьшением размера их колоний. Мелкий размер и гнездование небольшими колониями обусловили привязанность колоний краснозобой казарки к гнездам хищных птиц или колониям крупных чаек для защиты от хищников, которым краснозобая казарка не в силах противостоять. Кроме того, мелкий размер краснозобой казарки ограничивает жиронакопление в период весенне-летней гиперфагии. Это означает необходимость интенсивно кормиться в период инкубации.

Чтобы обеспечить потребности в корме, как взрослых птиц, так и птенцов, колонии краснозобой казарки должны находиться как можно ближе к кормовым участкам богатым растениями с высоким содержанием белка. Участки кормовой растительности располагаются обычно на берегу реки, тогда как защита обеспечивается гнездом хищной птицы, расположенным на возвышенности. Таким образом, число и размер колоний краснозобой казарки в значительной степени определены тем, насколько удачно выбор гнездового местообитания сочетает эффект защиты с эффектом доступности корма. Мы полагаем, что наибольший вклад в репродуктивный успех краснозобых казарок вносит не только защита, а соотношение защиты и доступности корма.

Используя данные наблюдений, анализ локализаций помеченных GSM передатчиками краснозобых казарок и сапсанов, в работе мы выясняем закономерности изменчивости кормовых маршрутов у гнездящихся особей, а затем их выводков, в зависимости от их положения на градиенте «защита-корм».

При рассмотрении закономерности изменчивости кормовых маршрутов у гнездящихся особей, а затем их выводков, в зависимости от их положения на градиенте «защита-корм» в нашей работе мы сделали попытку выяснить, как выводки используют территории (1), насколько они зависят в этот период от защиты сапсана (2), как меняется удаление казарки с выводком от гнезда сапсана в зависимости от возраста птенцов (3).

Мы полагаем, что, по мере увеличения расстояния между гнездом/выводком казарки и гнездом сапсана, степень защиты уменьшается, тогда как степень обеспеченности кормом увеличивается. Тогда, по мере удаления от гнезда сапсана, эффективность кормовых усилий казарок должна увеличиваться. В этом случае длина кормовых маршрутов и площадь кормовых участков уменьшаются, а их направления в меньшей степени ориентированы к реке. Интерес представляет определение точного изменения расположения и площади кормовых участков, длины и направления кормовых маршрутов после вылупления, а также связь этих переменных с изменением положения выводка в градиенте «защита-корм».

ПАРАМЕТРЫ ПРИНЯТИЯ РЕШЕНИЯ ВЕРЕТЕНИЦАМИ ЛОМКИМИ (*ANGUIS FRAGILIS*) В Т-ОБРАЗНОМ ЛАБИРИНТЕ ПРИ ВЫБОРЕ ИЗ ТРЕХ ПАР ЗРИТЕЛЬНЫХ СТИМУЛОВ

Р.В. Желанкин

НОЧУ ВО «Московский институт психоанализа»
zhelankin86@mail.ru

Понятие «принятие решения» (ПР) для описания выбора рептилиями альтернатив поведения не использовалось и не рассматривалось ранее в литературе, а его параметры изучались раздельно. Объектами исследования являлись веретеницы ломкие (*Anguis fragilis*) – 6 особей. Целью исследования было изучение основных параметров принятия решения в эксперименте при выборе рептилиями альтернатив поведения в задачах зрительного различия, предъявляемых в Т-образном лабиринте.

Принятие решения рептилиями изучалось на материале выбора одного из двух возможных путей в Т-образном лабиринте при пищевом подкреплении. Изучались 3 параметра – правильность / ошибочность выбора, время выбора и количество поворотов (колебаний) влево и вправо.

Было проведено 30 экспериментов с веретеницами ломкими по 10 с каждой из трех разных задач с безусловным пищевым подкреплением (дождевые черви): с предъявлением разных цветов в кабинках (верный выбор – зелёный (ЗК), ошибочный – жёлтый или красный (ЖК или КК); с предъявлением кругов разного диаметра, изображенных с левой и правой стороны коридора лабиринта (верный выбор – малый круг, ошибочный – большой); с двойным предъявлением стимулов (верный выбор – малый круг и зеленая кабинка, ошибочный – большой круг и красная кабинка). Первым предъявляли двойной стимул, вторым – круги, третьим – цвета.

Общее число ошибок при различении цветовых тонов ящерицами составило лишь 20%, что может означать, что веретеницы достаточно успешно отличали зеленый цвет от желтого и красного. Задачи различения размеров кругов и двойных стимулов были для веретениц труднее, но не намного (33,3% и 40% ошибок, соответственно).

Максимальное среднее время прохождения лабиринта веретеницами при верном выборе наблюдалось при двойном предъявлении стимулов (145,7 с.), немного меньшее – в опытах с кругами (135,2 с.), и было наименьшим при предъявлении цветовых стимулов (124,9 с.). При ошибочном выборе максимальное среднее время наблюдалось в опыте с кругами (154,4 с.). Самые быстрые ошибки наблюдались в задаче различения цветных кабинок (102,8 с.).

Максимальное среднее количество поворотов в верном направлении наблюдалось при двойном предъявлении стимулов (3,0), меньшее – в задаче с кругами (2,4), и самое низкое количество – с цветами (2,1). Число поворотов головы веретениц в выбранную сторону было больше, чем в отклоненную, как при верном, так и при ошибочном выборе. При проверке статистическим критерием Манна-Уитни была показана значимость ($p < 0,05$). Это согласуется с моделями принятия решения человеком, согласно которым выбирается то решение, в пользу которого получено больше информационных свидетельств.

Минимальное количество ошибок, время и число поворотов, зафиксированные в задаче цветоразличения, указывает, что эта задача оказалась легкой для веретениц, т. к. пигменты в фоторецепторах их сетчатки способны поглощать световые лучи в большом диапазоне спектра. Различие черных кругов разного размера веретеницами объясняется – выработка условных рефлексов у рептилий на геометрические фигуры была описана Х.М. Сафаровым в 1974 г. Сложность задачи различения двойных стимулов противоречива, т. к. может быть связана с процессом формирования условного рефлекса.

НЕОБЫЧНЫЕ МАГНИТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛАГЕН ПЕРЕЛЕТНЫХ ПТИЦ: ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ В ОРИЕНТАЦИИ ПРИ МИГРАЦИЯХ

М.И. Жуковская¹, В.А. Рыжов², Ю.Г. Бояринова^{1,3}, К.В. Кавокин^{1,3}

¹Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

²Петербургский институт ядерной физики им. Б.П. Константинова

³Санкт-Петербургский государственный университет

mzhukovskaya@yahoo.com

Лагена – специализированный отолитовый орган внутреннего уха, возникающий у крупноротых и участвующий в восприятии слуховых сигналов и поддержании равновесия тела. Прогрессивно развиваясь у рыб, амфибий и пресмыкающихся, она приводит к образованию специализированного органа слуха у птиц, сохраняя при этом отолит и, соответственно, вестибулярные функции, теряющиеся у млекопитающих. Высказывались предположения о роли лаген в магниторецепции (Harada 2001, Wu and Dickman 2011, 2012). В лагенарных отолитах рыб и птиц с помощью метода рентгеновского флюоресцентного анализа было обнаружено значительное количество железа (Harada 2001), однако оставалось неясным, формирует ли это железо какие-либо магнитные структуры. В данной работе магнитные свойства лаген птиц исследовались с использованием методики нелинейного высокочастотного магнитного отклика (Ryzhov 1996). Лагены выделяли из предварительно фиксированных голов голубей (*Columba livia*), зарянок (*Erithacus rubecula*) и черноголовой славки (*Sylvia atricapilla*) с помощью немагнитных инструментов. Полученные образцы помещали внутрь радиочастотных (РЧ) магнитных катушек и подвергались воздействию РЧ поля на частоте 15.7 МГц. Детектировались фазовые составляющие второй гармоники намагниченности как функция постоянного магнитного поля, приложенного параллельно радиочастотному. Особенности наблюдавшихся сигналов от магнитных образований в лагенах (присутствие экстремумов в слабом постоянном поле, разные знаки сигналов в фазовых компонентах, присутствие полевого гистерезиса, величина которого зависит от частоты сканирования постоянного поля) однозначно свидетельствуют, что эти образования представляют собой скопления магнитных наночастиц (МНЧ), предположительно в форме феррополлоида (сусpenзии МНЧ в жидкости). Феррополлоидные везикулы могут менять форму в ответ на магнитный стимул, что обсуждалось в литературе в качестве возможного механизма магниторецепции (Scherbakov 1999). Таким образом, полученные данные свидетельствуют о возможности участия лаген птиц в магниторецепции и ориентации по магнитному полю Земли.

Исследования поддержаны грантом РНФ №16-14-10159 (Руководитель Чернецов Н.С.).

КЛИНОКИНЕЗ И ПЕРЕОРИЕНТАЦИЯ В ФОРМИРОВАНИИ УЧАСТКА РЫСЬЮ И ТИГРОМ У ЖЕРТВ

В.А. Зайцев

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
zvit09@mail.ru

Ритмы переориентации определяют клинокинетические смены направлений движения изучаемых копытных, хищных и других зверей, что предполагает и их участие в формировании структуры используемого особями участка (Зайцев, 1991, 2002а, б и др.), его модульных свойств. В 1975–2015 гг. собирали данные о структуре центра (ядра, участка) активности рыси и амурского тигра у жертв: кабарги, сибирской косули, изюбра, кабана, пятнистого оленя) в центральном Сихотэ-Алине инструментальными троплениями (с компасом, GPS-Глонас регистраторами и др.) (Зайцев, 2017, 2018). Использованы программные продукты ГИС, статистический, факторный анализ. Жертва в масштабе данного участка представляет собой точечный ориентир-стимул, организующий переходы и другую активность хищника в период использования им добычи. Распределение траекторий хищника при клинокинезе на переходах от жертвы и возвращении к ней формировало кластерную зональную структуру, основные параметры которой соотносились с параметрами векторной системы переходов хищников. Данный стереотип пространственного распределения активности определялся по системе векторов, угловых параметров и траекторий (треков) в сочетании с распределением других активностей поведения. Паттерны переходов (4 основные группы с 7 вариациями) выделены по сочетанию проявлений активностей (следов деятельности) с векторами движения разной протяженности. В каждом кластере (выделено 4 основных) наблюдалось уникальное сочетание паттернов. В структуре участка у жертвы хищников существует сходство, но также и различие, обусловленное отчасти разной системой ориентиров-стимулов, возможностями маскировки и защиты добычи от конкурентов, некоторым архетипом поведения у жертвы, связанным с ее размерами, со стратегией охоты. Общий участок рыси у жертв достигал 2–5,5 км² (основной период использования жертвы от 3 до 8 суток), обычно формировался в первые несколько суток после добычи. Участок формировался при ориентации рыси по отношению к жертве, местам отдыха, охранным постам и своим прежним переходам, распределенным вдоль основного направления вверх по рельефу. Участок у добычи тигра (основной период 3–5 суток, от менее 0,5 до 7 сут) в 85% простирался вдоль реки и террас, на склонах гор – на подъем рельефа и вдоль гребней отрогов хребта, также к ручьям. Такая ориентация связана с обычным пролеганием маршрутов этих двух хищников. Перетаскивание тигром жертвы не влияло на размеры участка. Растирание частей добычи (до 300 м), в основном, наблюдали у тигрят выводов. Дальние окрестности участка (у тигриц с тигрятами до 0,5–0,6 км²) тигры формировали в случаях добычи нескольких жертв с небольшими перерывами (до 15 км²), при неудачной охоте. Удаление тигра от жертвы на 0,25–1,9 км и дальше наблюдалось в 36,8% эпизодов. Формы макро- и мезорельефа, объекты растительности в лесу имели существенное значение в выборе мест для групп лежек хищников, влияли на конкретную структуру центра активности. Структура переходов хищников у жертв обобщает стереотипное распределение активностей поведения, которое не прямо зависит от конкретных условий места добычи, отражает эволюционное развитие поведения в специфической для каждого вида экологической обстановке.

РИТМЫ ПЕРЕОРИЕНТАЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ ПЕРЕХОДОВ КАБАРГИ

В.А. Зайцев¹, Н.В. Белотелов², Ю.В. Смирнов³

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

²ФИЦ Информатика и Управление РАН

³Российский Новый университет

zvit09@mail.ru

Идея об участии ритмов переориентации (при клинокинезе) в переходах кабарги формировалась с 1977–1978 гг. Визуальные наблюдения и инструментальные тропления (до 2015 г. с компасом и др., с 2004 г. GPS-Глонас) выявили иерархическую структуру траектории, отчасти являющуюся продуктом эндогенной системы ритмов (Зайцев, 1991). Подобные свойства отмечены и для других зверей в разных географических и экологических условиях (Зайцев. 2002а, б и др.), что согласуется с результатами других исследователей (Cole, 1995; Viswanathan et al., 1996; etc.) о рекурсивных ритмах переориентации. В задачи исследования входит анализ структуры траекторий кабарги при доминировании разного поведения, выделение паттернов переходов, реализующих модификации ритмов, управляющих параметров и их связи (при математических аппроксимациях и моделировании) с пространственно-временными ритмами, определение адаптивности системы к распределению объектов разных структурных, масштабных планов и др. Кроме общих для разных видов зверей ориентиров: препятствий (стволов деревьев и др.), специфику жизненно важных стимулов для кабарги составляют концентрации объектов пищи (лишайника, хвои, листьев и др.) на упавших деревьях и подросте, но особенно обрывки лишайника (свыше 2–3 тыс. на га зимой, по данным учета), семена деревьев (миллионы на га), рассредоточенных на подстилающей поверхности и собираемых кабаргой при движении. Однако структура траектории кабарги идентична таковой лося и других зверей, включает множества элементарных векторов Va (равных трекам $\tilde{V}a = 3,1$ м; $Sd = 2,08$), формирующих в номинале траектории: $\tilde{V}a \in \tilde{V}m \in \tilde{V}k \in n\tilde{V}k \in Ld$ и т.д., где Ld – суточные переходы, связанные с циркадными ритмами активности (при этом, самцы, например, обычно каждые сутки возвращались в центры активности участка обитания). Характерны волны смен направлений для этих фрагментов при переориентации, включающих разное число компонентов предыдущего уровня. Тем не менее, наблюдается относительная независимость ритмов на разных масштабных уровнях структуры. Свойственны спиралеобразные (менотаксического типа) инвариантные, самоподобные на разных уровнях системы треки $\tilde{V}m$ (41 м; $Sd = 28,3$), $\tilde{V}k$ (146 м; $Sd = 59,3$), наблюдаемые также для $n\tilde{V}k$ (сотни м). Система реализуется на фоне значительной статистической изменчивости линейных и угловых, временных параметров, подстраиваемых под реальные условия. Параметры переходов каждые сутки имели особенности, однако, в целом длины векторов и треков варьировали в небольших пределах (по Sd). Va направлены на преодоление препятствий, хотя корреляции с расстояниями между стволами деревьев были небольшими: r_s от 0,3 до 0,7; что присуще адаптивным ритмам (Эшби, 1962), обеспечивали эффективный сбор пищи. Завершение $\tilde{V}m$, $\tilde{V}k$ и др. нередко не совпадало с конкретным ориентиром более дальнего структурного плана, или зверь переходил на другой подобный трек на расстоянии r_o от такого ориентира (т.е. $\tilde{V}i \pm r_o$). Таким образом, у кабарги при доминировании разного поведения определены универсальные свойства системы переходов, каждый раз реализуемой при перемещении и адаптивной к поиску и достижению объектов разного структурного плана и природы.

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ВОЗБУДИМОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ РЫБ ВО ВРЕМЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ

Р.А. Запруднова

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

Общеизвестно, что изменение ионного состава нервных клеток приводит к изменению их возбудимости. Ранее (Запруднова, 1999, 2010) показано, что повышение возбудимости клеток переднего мозга у рыб сопровождалось увеличением содержания в них ионов калия, при этом в плазме крови и черепно-мозговой жидкости наблюдалось уменьшение концентрации ионов натрия, кальция и увеличение калия. У высших позвоночных животных о повышении возбудимости нервной системы судили по увеличению соотношения содержания ионов К/Са в спинномозговой жидкости (Кассиль, 1983). Наши исследования на щуке (*Esox lucius*) и леще (*Abramis brama*) показали, что абсолютные значения концентрации ионов натрия и кальция в черепно-мозговой жидкости были ниже, чем в плазме крови примерно на 17–22%, а уровень калия, напротив, выше в среднем в 2 раза. В значительной степени изменения ионного состава черепно-мозговой жидкости у рыб при стрессе следовали за изменением ионного состава плазмы крови, поэтому величина соотношения К/Са в плазме крови по аналогии с таковой в церебральной жидкости может служить показателем возбудимости нервной системы.

В настоящей работе установлено, что в период нерестовых миграций соотношение К/Са в плазме крови у леща (*Abramis brama*), плотвы (*Rutilus rutilus*), щуки (*Esox lucius*), окуня (*Perca fluviatilis*) и налима (*Lota lota*) Рыбинского водохранилища, Волги и её притоков уменьшается почти в 10 раз, а уровень натрия увеличивается примерно на 10%. После нереста эти показатели возвращаются к нормальным значениям. На основании литературных данных (Соколова, Бахтеева, 1979) можно заключить, что аналогичная закономерность в изменении концентрации калия в плазме крови перед нерестом наблюдалась и у проходных рыб *Oncorhynchus*. Описанные отклонения ионного состава внутренней среды способствуют уменьшению проницаемости и гиперполяризации клеточных мембран. Так величина мембранныго потенциала, рассчитанная в наших опытах по уравнению Нернста на мышечной мембране рыб во время нерестовых миграций, увеличивалась не менее чем в 1.5 раза. Результаты проведенных исследований, таким образом, свидетельствуют о том, что в период нерестовых миграций центральная нервная система у рыб находится в состоянии активного торможения.

СУХОПУТНЫЕ МИГРАЦИИ РЫБЫ-ПОЛЗУНА. КУДА И ЗАЧЕМ?

Д.Д. Зворыкин

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

Среди разнообразных типов миграций особое место занимают так называемые нерестовые латеральные миграции, в ходе которых рыбы в начале сезона размножения переползают посуху в мелкие, в том числе временные водоёмы, такие как каналы рисовых полей, пруды и т.п. В этих водоёмах осуществляется нерест, после чего отнерестившиеся особи также посуху возвращаются в биотопы постоянного проживания. Данный тип миграций присущ так называемым «ползунам», к которым относятся, прежде всего анабас (*Anabas testudineus*), некоторые сомы, в частности рода *Clarias*, змееголовы рода *Chana* и целый ряд других видов. Очевидно, что в условиях тропиков такие миграции возможны лишь в определённых условиях, обычно связанных с осадками, высокой влажностью воздуха и почвы, заполнением временных водоёмов водой и пр. Соответственно, как правило они приурочены к сезону дождей.

Несмотря на то, что миграции рыб такого типа давно известны, целенаправленных комплексных исследований данного феномена не существует. В связи с этим целый ряд ключевых вопросов остаётся без ответа. Например, неизвестно, ориентируются ли «ползуны» в пространстве при перемещении по суше. Отличаются ли ориентиры (если они есть), используемые ими в воде и на суше? Действительно ли в ходе латеральных миграций рыбы ищут нерестовые биотопы, или их перемещения по суше случайно ориентированы? Возвращаются ли отнерестившиеся рыбы после размножения в первоначальные водоёмы или просто переползают в любые крупные резервуары? В каком направлении ползёт молодь, которая никогда не была ни в каких крупных водоёмах? Если временные водоёмы пересыхают в течение сравнительного короткого времени (несколько недель), может ли потомство успеть вырасти достаточно для того, чтобы переползти посуху в крупные водоёмы? Каким образом во временные водоёмы попадают в период дождей рыбы, не способные перемещаться по суше? Наконец, можем ли мы вообще говорить о нерестовых миграциях рыб, нерест которых растянут на большую часть года и не ограничивается сезоном дождей?

В ходе наших работ с анабасом и клариевыми сомами во Вьетнаме в период с 2007 по 2014 гг. нам удалось собрать материал, который позволяет лишь отчасти приблизиться к ответам на некоторые из этих вопросов. В частности, наши данные позволяют предположить, что значимость латеральных миграций «ползунов» переоценена, существенная часть «ползунов» нерестится в тех же водоёмах, где проводит большую часть года. Растворенный на многие месяцы нерест позволяет этим рыбам нереститься многократно в течение года, а их перемещения, которые принято считать миграциями, далеко не всегда связаны с размножением.

ОРИЕНТАЦИЯ НАСЕКОМЫХ ПО СОЛНЦУ С ПОМОЩЬЮ ЦИРКАДИАННЫХ ОСЦИЛЛЯТОРОВ

В.А. Зотов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
vaz50@mail.ru

В 1950 г. независимо друг от друга К. Фриш открыл солнечный компас у пчел, а Г. Крамер – солнечный компас у птиц. Солнце, как небесный ориентир, имеет ряд очевидных преимуществ по сравнению с любыми земными ориентирами. Он постоянен, легко распознается в любом окружении и находится на большом расстоянии от Земли, что позволяет, двигаясь к нему под постоянным углом, сохранять прямолинейный путь. Однако Солнце, как ориентир, имеет недостаток, его положение на небосводе меняется в зависимости от суточного вращения Земли, времени года и географической широты местности. Но поскольку это перемещение строго периодично, оно может быть скомпенсировано с помощью подходящих биологических часов. У многих животных такими биологическими часами являются парные циркадианные осцилляторы.

Циркадианный осциллятор – это колебательная система, самостоятельно поддерживающая эндогенный ритм благодаря замкнутой внутри нее петле отрицательной обратной связи. Циркадианный осциллятор является врожденным и автономным. Его отличает стабильность и относительное постоянство фазы. Он порождает многообразие наблюдаемых циркадианных ритмов (цитологических, биохимических, физиологических, поведенческих и т.д.), но сам остается практически недоступным для обратного влияния со стороны организма (как в генетике: генотип формирует фенотип, но сам от него не зависит) (Алпатов, 2000).

Циркадианный осциллятор играет важную роль и в регуляции сезонных миграций животных. Сезонные миграции характерны для насекомых из разных отрядов. Наиболее изученными являются дальние сезонные миграции бабочек монарха *Danaus plexippus*. Каждую осень бабочки *D. plexippus* совершают миграции (протяженностью до 3600 км) из северных районах США в центральные районы Мексики, где зимуют в состоянии репродуктивной диапаузы. Уже в феврале бабочки спариваются и начинают мигрировать в обратном направлении на север. Экспериментально доказано, что миграционное состояние бабочек *D. plexippus* контролируется фотопериодической реакцией (Herman, 1973, 1981), которая, по мнению многих специалистов, регулируется двумя циркадианными осцилляторами (Тыщенко, 1966). При перелетах бабочки ориентируются по Солнцу, вводя поправку на местное время с помощью циркадианных осцилляторов (Froy et al., 2003), которые локализованы у них в основаниях антенн (Merlin et al., 2009).

В целом дальние сезонные миграции насекомых пока изучены недостаточно. В частности достоверно не установлено, могут ли насекомые при дальних перелетах в качестве ориентиров использовать также Луну и звезды.

НОВАЯ МОДЕЛЬ РАСПОЗНАВАНИЯ ОБЪЕКТОВ И ИХ ПОЛОЖЕНИЯ В МОБИЛЬНОЙ ДОМАШНЕЙ КЛЕТКЕ У МЫШЕЙ

О.И. Ивашкина^{1,2}, А.М. Груздева^{1,2}, А.Б. Тяглик^{1,2}, К.А. Торопова^{1,2}, К.В. Анохин²

¹НИЦ «Курчатовский институт»

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

oivashkina@gmail.com

В нейрофизиологии до сих пор остается не изученным механизм кодирования информации о пространстве и находящих в нем объектах. Одним из методов исследования этого вопроса является *in vivo* мультифотонная регистрация кальциевой активности нейронов у мышей, помещенных в мобильную домашнюю клетку (МДК, Neurotar). МДК – легкая круглая арена, способная перемещаться на воздушной подушке. Это позволяет животному, закрепленному за голову под объективом микроскопа, обследовать обстановку, передвигая МДК вокруг себя. Для проведения подобных исследований необходимо оценить способность мышей ориентироваться в МДК, взаимодействовать с объектами, запоминать их положение и распознавать новые объекты. Целью данной работы было создание поведенческой модели взаимодействия мышей с МДК и объектами в ней, а также проверка гипотезы о более активном взаимодействии животных с новыми и перемещенными объектами.

Мышам линии C57Bl/6 (n=8) проводили стереотаксическую операцию по установке на черепе специального крепления, позволяющего жестко зафиксировать положение головы. Эксперимент состоял из 6 сессий обследования МДК (диаметр 34 см). В первой сессии животных помещали в МДК, разделенную на 4 сектора по типу ориентиров на стенах. В последующих сессиях к стенкам МДК приклеивали объекты двух типов: белый усеченный конус, либо желтый куб. Во вторую и третью сессии мышей помещали в МДК с двумя одинаковыми объектами. В четвертую и пятую сессию один из объектов был заменен на объект другого типа, расположенный на том же месте. В шестой сессии «старый» объект перемещали в новое положение.

С помощью программы, разработанной в лаборатории, по видеозаписям определяли траекторию передвижения мыши, а также вычисляли количество и длительность остановок и пробежек в каждом секторе, длину пройденного пути и среднюю скорость перемещения животных. Кроме того, экспрессивно выделяли акты взаимодействия с объектами.

Все животные активно исследовали помещенные в МДК объекты, причем у мышей наблюдалось значимое предпочтение как самого перемещенного или замененного на новый объекта, так и его сектора. Таким образом, животные были способны запомнить положение объектов в МДК и реагировали на их перемещение или замену так же, как свободноподвижные мыши: усилением обследования того объекта, который был перемещен или заменен. Кроме того, мыши различались по способности к распознаванию типа и положения объектов. Было установлено, что длительность остановок в секторах МДК коррелирует с длительностью взаимодействия с объектами. Таким образом, программный анализ передвижения животного может быть использован в дальнейшем для выявления взаимодействия с объектами.

Разработанная нами модель распознавания типа и положения объектов в МДК будет использована для исследования нейрональных механизмов кодирования пространства и объектов при помощи двухфотонной микроскопии и микроэндоскопии.

Работа поддержана грантом РФФИ 17-04-02054.

АСИММЕТРИЯ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ МОЛОДЫХ МИССИСИПСКОГО ПАНЦИРНИКА В КРЕСТООБРАЗНОМ ЛАБИРИНТЕ

Е.И. Извеков, Н.А. Панкова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
eiizvekov@gmail.com

Известно, что присущая многим видам рыб асимметрия простых двигательных реакций может отражаться на сложных когнитивных функциях, в том числе на способности к пространственной ориентации. Например, у гиардинусов *Girardinus falcatus* восстановление ориентации в аквариуме после удаления наиболее заметных ориентиров быстрее происходит у особей с наиболее выраженной асимметрией слежения за макетом хищника (Sovrano et al., 2005). Поведенческая асимметрия проявляется и при обследовании рыбами экспериментальных лабиринтов. Так, морские колюшки *Spinachia spinachia* и темнополосые зеленушки *Syphodus melops*, приученные искать корм в коридорах радиального лабиринта с восемью коридорами, обходят его либо по часовой стрелке, либо против нее, что снижает вероятность возвращения в уже обследованные коридоры (Hughes, Blight, 1999). Систематический обход всех коридоров по периметру наблюдался и при поиске пищи у бойцовой рыбки *Betta splendens* (Roitblat et al., 1982). Большинство подобных исследований проведено на костистых рыбах (Непомнящих и др., 2017).

В этой работе нами изучена асимметрия исследовательского поведения у реликтовой лучеперой рыбы – длиннорылого панцирника *Atractosteus spatula* (Lepisosteiformes). Эксперименты проведены с 18-ю особями панцирника в возрасте одного года. Одиночную рыбку помещали в центр крестообразного лабиринта и записывали её передвижения на видеокамеру в течение 30 мин. С каждой особью провели 4 опыта с интервалом в несколько суток, чтобы оценить устойчивость наблюдаемых различий между особями. Для каждой рыбы вычисляли показатель асимметрии Kas , равный $100 \cdot (R - L)/(R + L)$. R соответствует числу поворотов в коридор, расположенный справа от рыбы, а L – слева. Статистически проверяли отличие средних показателей асимметрии в выборке от нулевого уровня (групповая асимметрия), а также корреляцию индивидуальных показателей асимметрии между разными опытами (индивидуальная асимметрия).

Во всех четырех опытах групповые показатели асимметрии не отличались от нулевого уровня ($p > 0.05$). В то же время обнаружена значимая корреляция индивидуальных показателей асимметрии между данными разных опытов (1 и 2, а также 2 и 4). Следовательно, у панцирника имеется устойчивая индивидуальная асимметрия направления поворотов, связанная с предпочтением двигаться вдоль одной и той же стенки лабиринта. Кроме того, у рыб этого вида наблюдалась статистически значимая тенденция при посещении очередного коридора чаще выбирать тот, который не посещался дольше всего (т.н. спонтанное чередование). Такое чередование обычно объясняют тем, что животное ориентируется в лабиринте, запоминая последовательность своих передвижений (Lennarz, 2008). Однако высокий уровень спонтанного чередования можно объяснить не только памятью о предыдущих посещениях отсеков, но и использованием стратегии систематического обхода коридоров по часовой стрелке или против неё. Этот результат показывает, что к сообщениям о роли памяти в спонтанном чередовании у той или иной таксономической группы животных следует относиться с осторожностью, особенно если в этих сообщениях не содержится анализ роли простых стратегий в организации исследовательского поведения.

ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

О.М. Исаева, А.Р. Ковех, Н.Ф. Окrestina

Камчатский государственный технологический университет «КамчатГТУ»
olisa24@bk.ru

Хеморецепция у лососевых рыб является одной из важнейших сенсорных систем обеспечивающих хоминг. Мы начали изучение одной из подсистем хеморецепции – вкусовой, которая обуславливает важные функции в организме, в частности является заключительной фазой пищевого поведения, обеспечивает завершающую оценку пригодности обнаруженного корма и позволяет рыбе принять решение о потреблении или отказе от пищи. Исследования вкусовой сенсорной системы за последние несколько десятилетий получили широкое развитие благодаря внедрению методического подхода, основанного на регистрации поведенческих ответов на искусственные гранулы. Этот метод позволяет не только оценивать вкусовые предпочтения, но помогает раскрыть и другие тонкости пищевого поведения рыб.

Эксперименты выполнены на смолах 2 видов лососевых рыб – *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) и *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792). Рыбы отловлены сетными орудиями лова на протоке Карымай бассейна реки Быстрая-Большая, где они относятся к наиболее массовым и совместно встречающимся видам. В качестве вкусовых веществ, которые вводили в состав гранул, использовали сахарозу, CaCl_2 , NaCl , лимонную кислоту – так называемые классические вкусовые вещества, вызывающие у человека ощущение сладкого, горького, соленого и кислого вкуса. Все классические вкусовые вещества имели концентрацию 0.1 М. Контрольные гранулы вырезали из геля, содержащего только краситель (Ponceau 4R, 5 мкМ).

Из 4-х веществ, подвергнутых тестированию, лимонная кислота обладала привлекательным вкусом для всех рыб. По интенсивности положительного ответа на гранулы с лимонной кислотой рыбы располагаются в порядке снижения индекса вкусовой привлекательности следующем образом: чавыча > кижуч. Хлорид кальция обладал привлекательным действием в большей степени для чавычи, а хлорид натрия – для кижуча, вкус сахарозы для рыб обоих видов был явно дetterрентным. Полученные результаты показывают, что отношение лососевых рыб к вкусу классических вкусовых веществ во многом похоже: у обоих видов рыб лимонная кислота обладала привлекательным вкусом; сахароза имеет дetterрентный вкус; вкус хлорида кальция – привлекательный для кижуча в большей степени, чем для чавычи и хлорида натрия индифферентный. Отличительной особенностью вкусовых ответов обоих видов рыб явилось их отношение к вкусу контрольных гранул – наиболее охотно они потреблялись кижучем (96%), менее охотно чавычей (40%). Предположение о том, что индифферентное отношение исследованных нами видов рыб к сахарозе связано с отсутствием растительных компонентов в питании и использованием животной пищей – преимущественно зообентоса или зоопланктона, подтверждается литературными данными и по другим видам рыб. Так, установлено, что безразличное отношение к вкусу сахарозы проявляет также и большинство других исследованных видов, принадлежащих к группе животоядных рыб – полярная камбала, полосатая зубатка, девятииглавая колюшка. Из близких лососеобразных видов такие предпочтения свойственны каспийской кумже, радужной форели, гольцу-даватчану, кете и ряду других. Таким образом, вкусовая привлекательность классических вкусовых веществ, для лососевых рыб имеет элементы очевидного сходства, однако полное совпадение отсутствует.

НАПРАВЛЕНИЯ ЛОКАЛЬНЫХ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ ВОРОБЫХ ПТИЦ ВО ВРЕМЯ ОСЕННЕЙ МИГРАЦИИ НА КУРШСКОЙ КОСЕ

И.С. Ищенко¹, И.Н. Панов^{1,2}, Н.С. Чернецов^{1,3,4}

¹Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН

²Центр кольцевания птиц ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

³Санкт-Петербургский государственный университет

⁴Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

Ilya.S.Ishchenko@gmail.com

Многие виды птиц ежегодно совершают миграции на расстояния в сотни и тысячи километров, расходуя на это много времени и энергии. При этом большая часть времени и энергии расходуется не на собственно миграционный полёт, а в ходе миграционных остановок (Wikelski et al., 2000). На остановках перемещения большинства птиц не имеет направленности и обычно ограничены небольшими участками (Чернецов, 2010).

В последнее время появились данные, на основе которых у мигрирующих птиц выделяют локальный масштаб перемещений, превышающий масштабы миграционной остановки, но меньший, чем миграционные броски (Brown, Taylor, 2017). Опираясь на результаты более чем 60 летнего (1956–2017 гг.) кольцевания птиц на Куршской косе Балтийского моря мы исследовали характер локальных перемещений зарянки (*Erithacus rubecula*) и желтоголового королька (*Regulus regulus*) во время осенней миграции.

Рассматриваемые виды редки на гнездовании на Куршской косе, так что подавляющее большинство отловленных особей составляли мигрирующие птицы. Нами были отобраны повторные отловы помеченных птиц, произошедшие на расстояниях более 10 км от места кольцевания. Для повторных отловов на расстоянии менее 50 км мы брали лишь те, которые произошли в течение недели после мечения при условии, что при повторной встрече птица была найдена живой; для расстояний более 100 км мы брали все повторные встречи в течение того же сезона миграции. Также мы исключили из анализа перемещения птиц через Балтийское море, поскольку полёт над морем лишает птицу возможности останавливаться в произвольном месте. Из 214 тысяч окольцованных зарянок повторно было поймано: на расстояниях менее 50 км – 37 особей, более 50 км – 102. Из 427 тысяч окольцованных желтоголовых корольков на расстояниях менее 50 км – 167 особей, более 50 км – 290.

У зарянки количество птиц переловленных в миграционном направлении на расстояниях до 50 км не отличалось статистически значимо от такового в направлении, противоположном миграционному. У королька для повторных отловов на расстояниях до 50 км доля птиц, переловленных в направлении, противоположном миграционному, составляла 20%. Ни одна зарянка и ни один королёк не были пойманы повторно в направлении, противоположном миграционному, на расстоянии более 150 км. Массы тела у птиц, переловленных впоследствии на расстояниях в первые десятки километров не отличались статистически значимо от масс птиц, переловленных в том же миграционном сезоне на расстояниях в сотни километров.

Таким образом, на масштабе первых десятков километров небольшая часть зарянок и корольков во время осенней миграции совершают перемещения в направлении, противоположном миграционному. Временное расписание, навигационная основа и назначение этих перемещений остаются неизвестными и требуют дальнейших исследований.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-44-390002 ра.

БИОФИЗИКА МАГНИТНОГО КОМПАСА ПТИЦ В СВЕТЕ ЭКСПЕРИМЕНТОВ С РАДИОЧАСТОТНЫМИ МАГНИТНЫМИ ПОЛЯМИ

К.В. Кавокин^{1,2}

¹Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

²Санкт-Петербургский государственный университет

kkavokin@gmail.com

Наличие магнитной компасной системы у птиц надёжно доказано множеством поведенческих экспериментов, однако биофизические основы ориентации по геомагнитному полю до сих пор не ясны. Одним из немногих источников количественной информации о компасном магниторецепторе являются эксперименты по дезориентации птиц в круглых аренах при приложении слабых осциллирующих и шумовых магнитных полей в диапазоне частот 1–10 МГц (радиочастотных полей). Такие эксперименты были изначально направлены на проверку фотохимической гипотезы магниторецепции (модели радикальных пар), и их успех интерпретировался как доказательство справедливости этой гипотезы. Однако попытки количественного описания эффекта в рамках модели радикальных пар встретились с серьёзными и, по всей видимости, непреодолимыми трудностями. Гипотетический магниторецептор на основе наночастиц магнетита также не должен, в рамках существующих моделей, быть столь чувствителен к радиочастотным полям. В докладе обсуждаются возможные пути разрешения этого противоречия и направления экспериментальных исследований для выяснения устройства и физических принципов работы компасного магниторецептора.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 16-14-10159.

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ДИСПЕРСИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.А. Калинин

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

Кроме оседлых особей на популяционном пространстве присутствуют зверьки, не имеющие своего участка или временно находящиеся за его пределами. Таких животных было предложено объединить под общим понятием «нерезиденты» (Щипанов, Купцов, 2004), противопоставляя эту группу оседлым особям (резидентам), находящимся в пределах своего участка. Понятие «нерезидентность» объединяет собственно расселение (дисперсия), включающее движение особи от места рождения к месту воспроизведения (натальная дисперсия) и движение между последовательными местами воспроизведения (Greenwood, 1980; Matthysen, 2012), кочевой образ жизни, исследования (краткосрочные экскурсии) и сдвиги участков. Количественная оценка дисперсии в полевых условиях представляет сложную методическую задачу, что приводит к разрыву между прямым изучением расселения и теоретическим пониманием этого процесса (Lambin et al., 2012; Jönsson et al., 2016).

Мы проводили оценку нерезидентной активности различными способами:

«Мечение». На линии живоловок при мечении с повторным отловом рассчитывали плотность оседлого населения (особей на га) и оценивали общий уровень нерезидентной активности (особей на 1 проверку на 100 ловушек) (Калинин, 2012).

«Канавки». Отлов в живоловочные канавки (особей на 1 цилиндро-сутки), как альтернативный метод оценки подвижности, поскольку в канавки попадают преимущественно нерезидентные зверьки (Наумов, 1955; Shore et al., 1995; Щипанов и др., 2003).

«Берег». Отловы вдоль береговой линии на открытом галечном пляже при отсутствии оседлого населения, при этом в отловах присутствуют только расселяющиеся зверьки (особей на 100 ловушко-суток).

«Вода». Учеты на воде, ловушки установлены на плотиках на расстоянии 15-20 м от берега (Калинин, Куприянова, 2015). Фиксированная длина плотиков позволяет количественно оценить миграцию через водную преграду (особей на 1 км за сутки).

«Хищники». Встречаемость мелких млекопитающих в желудках европейского хариуса (учитывались рыбы весом более 200 г) позволяет косвенно оценить уровень миграционной активности (особей на 1 желудок).

Учеты проводили в верхнем течении р. Илыч, в августе 2013–2018 гг. Сравнивали динамику изменений различных показателей нерезидентной активности у лесных полевок (*Myodes*) и землероек-буровзубок (*Sorex*) между собой и с плотностью оседлого населения.

У землероек все показатели нерезидентной активности, полученные 5 методами, значимо ($R>0.8$) и достоверно ($p<0.05$) связаны между собой. При этом значимых корреляций с плотностью оседлого населения не отмечено.

У лесных полевок достоверные связи отмечены между плотностью оседлых с учетами в канавках и на воде. Для показателей нерезидентной активности достоверные связи отмечены между «водой» с «мечением», «канавками» и «берегом» а так же между «мечением» и «берегом» ($R>0.8$ $p<0.05$). Встречаемость полевок в желудках хариуса не была связана ни с одним из исследуемых показателей, это связано с тем, что полевки в значительных количествах входят в рацион хариусов только весом более 600 г (Калинин, Куприянова, 2016).

Таким образом, различные методики оценки дисперсии у мелких млекопитающих в целом показывают сходную динамику, при этом уровень нерезидентной активности может не совпадать с динамикой плотности оседлого населения.

О НЕКОТОРЫХ МОДЕЛЯХ ОРИЕНТАЦИИ АНИМАТОВ

В.Э. Карпов¹, И.П. Карпова²

¹НИЦ «Курчатовский институт»

²НИУ «Высшая школа экономики»

karpov_ve@mail.ru

Для решения задачи навигации в мобильной робототехнике существует семейство методов т.н. SLAM – одновременной локализации и построения карты. В зависимости от используемой номенклатуры датчиков робот строит карту исследуемого пространства и определяет свое местоположение на ней. Вместе с тем, когда речь идет о создании биологически инспирированных моделей поведения, неизбежно возникает вопрос о существовании более «естественных» методов ориентации в пространстве, не использующих столь искусственных построений. При этом таких, которые интегрировали общие принципы организации памяти и решение навигационных задач.

Нами предлагаются два механизма запоминания маршрута, которым проходит анимат (искусственный автономный агент, действующий в виртуальной или реальной среде и имитирующий поведение живого организма) в поисках целевого объекта. Эта задача разбивается на три этапа: найти искомый объект, вернуться «домой» (в точку отправления) и при необходимости повторить этот путь. Такая постановка несколько созвучна поведению муравьев рода Форника. В процессе поиска пищи муравей-разведчик запоминает свое положение относительно солнца и расположение визуальных ориентиров. Это позволяет ему вернуться обратно в муравейник и совершать повторные рейсы за пищей по знакомому маршруту. Также он может вести за собой муравьев-фуражиров или передавать им информацию о маршруте.

Действия, которые может совершать модельный анимат, ограничены движением вперед/назад, поворотам направо/налево. Анимат оснащен датчиками препятствий и «локатором», с помощью которого он «видит» окружающие объекты, распознает их цвет и умеет определять примерное расстояние до них и направление. В связи с этим естественным представляется подходы, основанные на нечетком управлении.

Модель нечеткого распознавания сцен. Для нечетких понятий «расстояние» и «направление» были введены соответствующие лингвистические переменные. Распознавание ориентиров рассматривалось с точки зрения общей задачи распознавания сцены, как набора видимых объектов и отношений между ними. В основе идентификации ориентиров лежала процедура соотнесения наблюдаемых ориентиров с теми, которые были определены на предыдущем рабочем наблюдения. Управление движением анимата основывалось на элементах псевдофизической (пространственной) логики. Были введены правила, прогнозирующие на основе этой логики изменение положения ориентиров при выполнении аниматом элементарных действий. Сложное поведение «пройти заданным маршрутом» было разбито на ряд более простых поведенческих процедур: «обойти ориентир X слева/справа», «двигаться к ориентиру X» и т.п. Эти процедуры были реализованы с помощью конечных автоматов Мили. Для прохождения маршрута были определены правила выбора действия относительно видимых ориентиров.

Модель фиксированной памяти. Процедурная часть соответствовала предыдущей модели, однако здесь рабочая память формировалась динамически: количество структурных элементов памяти было фиксированным, а наблюдаемое множество объектов и отношений между ними определяло характер связей между элементами – формировалась единая графовая структура.

Статистически обе эти модели показывали сравнимые результаты. Вычислительные эксперименты проводились на базе системы многоагентного моделирования Kvorum.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ ПРИ ОРИЕНТАЦИИ НА КОРМОВОМ УЧАСТКЕ

В.М. Карцев

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

Все территориальные животные должны узнавать и находить свой индивидуальный участок, места добывания корма и гнездо или иное убежище. Это важная предпосылка к развитию обучения. Среди насекомых наивысшие интеллектуальные/когнитивные способности обнаружены у жалящих перепончатокрылых (пчел, ос, муравьев).

Собранные за последние полвека данные позволяют сделать вывод о большом конвергентном сходстве в поведении беспозвоночных и позвоночных. Но до сих пор неясно, есть ли между этими группами животных принципиальные различия в организации поведения.

Считалось, что насекомые не могут планировать свое поведение. Однако в оригинальных экспериментах мы установили, что медоносная пчела *Apis mellifera* и складчатокрылые осы *Vespula* spp. способны закономерно чередовать выбор цветных образцов (цвет 1 – цвет 2 – цвет 1 и т. д.). Фактически это равноценно планированию. Насытившись «нектаром» (сахарным сиропом) на кормушке цвета 1, насекомое улетает и при этом помнит, что при следующем визите следует выбрать цвет 2. Динамика поведения пчел и ос различалась.

Новые данные получены относительно так называемого контекстного обучения (contextual learning). Задача состоит в том, что тот или иной образец в паре следует выбирать в зависимости от условий – контекста. В нашем случае это были цвета фона или место предъявления образцов. Например, на желтом фоне подкрепляли образец 1 (и не подкрепляли 2), а на синем, наоборот, подкрепляли образец 2. При каждом визите насекомого тот или иной цвет фона выбирали случайно. Фактически, речь идет о задачах типа «если – то». Решение таких задач, казалось бы, свидетельствует о неизвестных ранее когнитивных способностях насекомых. Однако следует убедиться, что пчелы и осы различают знакомые образцы на новом фоне и на новом месте. Это проверили в двух отдельных экспериментах.

1. Пчелу тренировали различать зрительные стимулы на постоянном **фоне**, а затем заменили фон. На новом фоне различение ухудшилось, но все же сохранилось – доля выборов подкрепляемого образца достоверно превосходила начальный уровень. Следовательно, способность выбирать тот или иной образец в зависимости от фона в экспериментах с контекстным обучением можно рассматривать как пример когнитивной деятельности. Каждое насекомое индивидуально распознавало значение фона как сигнала.

2. Пчелу тренировали различать зрительные стимулы на определенном **месте**, а затем переносили экспериментальное устройство (дрессировочный столик) на несколько метров в сторону. Обычно пчелы легко находили столик и экспериментатора после такого перемещения. Результаты оказались неожиданными. На новом месте многие пчелы начинали учиться различать уже знакомые образцы заново. Следовательно, можно предположить, что у некоторых пчел происходит что-то вроде переключения в зависимости от места предъявления стимулов, наблюдается что-то вроде «мозаичности» психики. Если это предположение подтвердится, то результат надо признать намного более интересным, чем открытие еще одной когнитивной способности.

Вопрос требует дальнейшего исследования. Интересно было бы привлечь также ольфакторные стимулы. Анализ результатов дополнительно усложняется тем, что особи разнородны и нельзя работать со средними показателями.

ЗАПОМИНАНИЕ МЕСТА КОРМЛЕНИЯ ПО ЗРИТЕЛЬНЫМ ОРИЕНТИРАМ У ГОЛОВАСТИКОВ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ *RANA TEMPORARIA*, И СЕРОЙ ЖАБЫ *BUFO BUFO*

А.Д. Клочкова, С.В. Огурцов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
nastyaa.d.klochkova@gmail.com

Для личинок амфибий как водных обитателей большое значение для ориентации в окружающей среде имеют химические стимулы. Могут ли головастики использовать зрительные стимулы, например, для запоминания местоположения кормовых мест в водоёме, неизвестно. Мы решили изучить способность головастиков двух видов (травяной лягушки, *Rana temporaria*, и серой жабы, *Bufo bufo*) запоминать зрительные стимулы, ассоциированные с местоположением корма.

Личинки были отловлены в начале июня 2017 г. в водоёмах Звенигородской биостанции МГУ на стадиях развития 39-40 (Дабагян, Слепцова, 1975). Головастиков каждого вида разделили на 2 группы. Опытную группу содержали в белом пластиковом контейнере площадью 30x36 см. Группа получала корм в виде вареных листьев крапивы только вблизи стенки, на которой были изображены 5 вертикальных черных полос шириной 1 см (полосы маркировали местоположение корма). Контрольная группа содержалась в аналогичном контейнере без изображения полос и получала корм по всей его площади.

Через 2 недели по 40 особей каждой группы протестировали в круглой белой арене диаметром 30 см, на стенке которой в одном из секторов были изображены чёрные полосы. Головастики выпускали в центр арены и отмечали, в каком направлении относительно полос он коснётся стены. Опыт проводили сначала в чистой воде, затем при добавлении в воду отвара крапивы для стимуляции пищевого поведения. За головастиком наблюдали дистанционно через видеокамеру. В итоге поведение головастиков серой жабы сменилось с избегания полос в контрольной группе на индифферентное отношение к ним в опытной группе. Обе группы травяной лягушки показали индифферентность по отношению к полосам.

Через 37 дней от начала опыта по 20 головастиков каждой группы снова протестировали, но уже в белом контейнере площадью 35x20 см, на одной из узких стенок которого были изображены черные полосы. Контейнер по длине условно разделяли на зоны: зона вблизи полос – 11,5 см, средняя зона – 10 см, зона без полос – 11,5 см. Головастики выпускали в центр, и первые 5 мин он плавал в чистой воде. Затем в воду добавляли крапивный отвар и наблюдали за личинкой ещё 5 мин. В программе EthoVision XT оценивали время, проведённое в крайних зонах, и пройдённый в них путь. Контрольные группы показали индифферентное отношение к черным полосам. Опытные группы головастиков проявили способность запоминать и предпочитать зрительные ориентиры, связанные с местоположением корма. Однако наблюдались видовые различия: – головастики травяной лягушки предпочитали находиться чаще в зоне рядом с полосами независимо от присутствия пищевого стимула в воде; – головастики серой жабы предпочитали находиться в зоне с полосами только в присутствии пищевого стимула в воде.

Таким образом, головастики обоих видов способны использовать зрительные ориентиры для поиска знакомых мест кормления, однако у серой жабы для запуска зрительной ориентации необходима пищевая мотивация, связанная с присутствием пищевых химических стимулов в окружающей среде.

Работа поддержана грантом № 14-50-00029 Российского научного фонда «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

ВОЗМОЖНОСТИ ЗРЕНИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ

С.Л. Кондрашев

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН
navodon@rambler.ru

Некоторые бесхвостые амфибии, например жабы, активны в основном в сумерках и ночью, ориентируясь в поисках пищи или направляясь к местам нереста. Свою добычу они находят при помощи зрения, а при нерестовых миграциях роль зрения также велика, хотя и не единственна. Хорошо известным проявлением использования зрения в период размножения является стремление самцов лягушек и жаб сблизиться и захватить практически любые объекты подходящего размера, включая и неподвижные. Эта особенность была использована при изучении свойств зрения жабы *Bufo gargarizans*, обитающей в азиатской части России. Основная задача исследования состояла в определении уровней освещения, при которых возможна зрительная ориентация и использование цветового зрения. Жаб отлавливали в апреле 2016–2019 гг. во время миграции к местам нереста. В работе использовали методику, основанную на реакции самцов на предъявление неподвижных моделей, имитирующих самку: цветных плоских дисков диаметром 3 см, а также их изображений на компьютерном мониторе при контролируемом освещении в лабораторных условиях. Самца освобождали от амплексуса с самкой и выпускали на экспериментальную площадку, после чего самцы сближались с моделями и делали выбор одного из пары предъявленных стимулов, демонстрируя цветовое предпочтения синих объектов (Гнюбин, 1977). Обнаружено, что при фотопическом освещении (300–35 люкс; >12 мквт/см²; >8 кд/м²) жабы проявляют дихроматическое цветовое зрение, основанное на работе красно- и сине-чувствительных фоторецепторов (максимумы чувствительности 562 и 432 нм). При снижении яркости до 5–10 кд/м² (< 1 люкс) красночувствительные колбочки перестают работать и при дихроматическом цветоразличении используются палочки двух типов (зелено- и сине-чувствительные, 502 и 432 нм). При яркости освещения < 0.1 кд/м² цветоразличение исчезает, однако жабы сохраняют зрительный выбор. Установлено, что в данной форме поведения порог цветоразличения у жаб выше порогового уровня для человека по крайней мере в 10 раз.

МОДЕЛЬ ФРАКТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ПОИСКОВОГО ПОВЕДЕНИЯ В ОДНОРОДНОЙ СРЕДЕ

А.К. Крылов

Институт психологии РАН
neuru@mail.ru

Поведение в однородной «бесстимульной» среде обладает свойством фрактальной структуры. Например, движение рыб в однородном кольцевом лабиринте (в замкнутой кольцевой трубе) без объектов, где они имеют возможность двигаться только вперед или развернуться, показывает, что статистика длительностей движения в одном направлении имеет степенной характер, что говорит в пользу фрактальной структуры (Непомнящих, 1998). Аналогичная структура обнаружена в полете альбатросов над океаном, в навигации дрозофил в однородной среде (Maye et al., 2007). Такая структура поискового поведения означает, что поиск организован не по принципу случайных броуновских блужданий, при котором статистика имеет другую форму. Наличие фрактальной структуры поискового поведения в однородной среде, т.е. при отсутствии каких-либо внешних стимулов противоречит рефлекторной теории, в соответствии с которой поведения определяется внешними стимулами, поэтому в константной среде рефлекторное поведение не может обладать сложностью, характерной для фракталов (Крылов, 2017). Фрактальная структура также обнаружена в спайковой активности нейронов (Teich, 1997; Бибиков, Дымов, 2009; Крылов, 2011), психологоческой структуре опыта (Максимова и др., 2015), на разных уровнях активности живого (Крылов, 2017). Фрактальная сложность поведения в однородной среде говорит о наличии внутренних детерминант поведения и трактуется в пользу наличия у животных «свободы выбора» (Maye et al., 2007; Непомнящих, 2012; Крылов, 2018).

Нами предложена модель поискового поведения (Крылов, 2017) основанная на принципах системной психофизиологии (Швырков, 1995; Александров, 2004), в соответствии с которой поведение определяется актуализированным в данном акте набором систем нейронов, специализированных относительно определенных поведенческих актов. Предполагаем, в соответствии с парадигмой активности (Крылов, Александров, 2008), что актуализация систем нейронов обладает свойством самодетерминации (Крылов, 2018), т.е. активность нейронов определяется не только предшествующей ситуацией во внешней среде, как это диктует теория рефлекса, основанная на парадигме реактивности (Крылов, Александров, 2005), но и своей предшествующей активностью и прекращается при достижении результата – нового соотношения организма и среды (Александров, 2008).

В этой модели (Крылов, 2017) предполагается, что, степень актуализации системы «движение вперед» определяет ее актуализацию в следующий момент: $A(t+1)=A(t)+0,3*(0,9-A(t))$, поскольку среда неизменна. Вероятность продолжения движения вперед равна величине актуализации $A(t)$, в противном случае происходит разворот и деактуализация $A(t+1)=0,5$. В компьютерных экспериментах с этой моделью показана фрактальная структура длительностей движения в одном направлении, что соответствует биологическим данным. Также обнаружено, что поиск ведется глобальней ($\sigma=879$), уходит в 2 раза дальше от стартовой точки за то же время, чем при броуновском блуждании ($\sigma=458$).

Показано, что среднеквадратичное отклонение для фрактального поиска почти в 2 раза больше, чем для броуновского блуждания, и позволяет вести в среде более глобальный поиск.

Работа выполнена по государственному заданию ФАНО России №0159-2019-0001.

ХОМИНГ НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: МЕТА-АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

А.В. Купцов

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

Привязанность к определенному освоенному пространству в процессе значительной части жизненного цикла фундаментальное свойство большинства видов наземных млекопитающих. Однако, несмотря на то, что оседлые особи большую часть времени проводят на ограниченной территории (участке обитания), они регулярно посещают пространство далеко за ее пределами. Стремление вернуться на освоенную территорию и способность к его осуществлению принято называть хомингом.

Обобщены данные 118 публикаций, содержащих информацию о хоминге 72 видов наземных млекопитающих перемещенных на различные расстояния от участка обитания в процессе транслокации либо экспериментальных исследований. Анализировали максимальные известные для вида дистанции хоминга, средние дистанции (возвращение происходит в 50% случаев) и кривые вероятности возвращения в зависимости от расстояния искусственного перемещения. Оценивали влияние пола особей и набора видовых характеристик: массы тела, площади участка обитания, максимальной дистанции дисперсии, систематического положения (отряд), образа жизни (наземный, полу-древесный, древесный), трофического уровня (плотоядный, всеядный, растительноядный) на характеристики хоминга: *PanTHERIA data base* (Jones et al., 2009) и др. источники.

С помощью линейного регрессионного анализа была выявлена сильная значимая аллометрическая зависимость максимальных ($_{max}$) и средних ($_{mean}$) дистанций хоминга от площади участка обитания ($F_{max}=436.1, df=66, p<0.001, R^2=0.89$; $F_{mean}=258.3, df=39, p<0.001, R^2=0.87$), максимальных дистанций дисперсии ($F_{max}=167.2, df=37, R^2=0.82, p<0.001; F_{mean}=104.0, df=22, R^2=0.83, p<0.001$) и несколько более слабая зависимость от массы тела ($F_{max}=209.7, df=66, p<0.001, R^2=0.76; F_{mean}=119.9, df=32, p<0.001, R^2=0.75$).

Из всех категориальных предикторов хоминга наиболее важными оказались отряд (показатели хоминга представителей *Carnivora* были выше) и трофический уровень (показатели плотоядных выше). Однако эти факторы были значимы только в моделях, построенных с учетом массы тела (*ANCOVA*, $F_{max}=6.2, p=0.001; F_{mean}=3.6, p=0.02$ и $F_{max}=9.7, p<0.001; F_{mean}=5.2, p=0.01$), но не были значимы в моделях, построенных с учетом площади участка. Хорошо известно, что размер участка обитания сильно зависит от типа питания и размеры участков *Carnivora* выше, чем у других групп. Т.о. эти факторы уже были опосредованно учтены в моделях, построенных с учетом размера участка. Анализ кривых вероятности возвращения ($n=16$) в зависимости от дистанции до участка обитания также не выявил принципиальных межгрупповых различий. Размер участка являлся определяющим фактором, влияющим на вероятность возвращения животных при осуществлении хоминга.

По-видимому, хоминг осуществляется на основе информации об окружающем участок пространстве, полученной животным в процессе расселения и регулярных экскурсий, размер которого пропорционален размеру участка. За пределами знакомой территории обычно происходит ненаправленный поиск, успех которого также зависит от размеров известного пространства и дистанции до дома. Найденные закономерности могут быть использованы для прогнозирования вероятности возвращения различных видов наземных млекопитающих при планировании мероприятий по транслокации.

КАК КОМАРЫ НАХОДЯТ ОБЪЕКТ НАПАДЕНИЯ

Д.Н. Лапшин

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

При поиске потенциального объекта нападения комары используют информацию, как минимум, пяти сенсорных модальностей: зрение, обоняние, акустический шум, исходящий от движущегося животного или человека, изменение концентрации углекислого газа и тепловые потоки. Каждый из привлекающих факторов в контексте надежности обнаружения источника имеет свои достоинства и недостатки.

1) Зрение эффективно на открытых пространствах и, соответственно, неэффективно в лесу. Расстояние, с которого большинство видов комаров привлекаются к мишеням, составляет порядка 15–20 м. Движение объекта способствует дополнительной его привлекательности для комаров, но только на больших расстояниях.

Комары обладают развитым цветовым зрением, адаптированным к сумеречному уровню освещенности. Окраски объектов в порядке снижения их привлекательности: черный, синий, коричневый, зеленый, желтый и белый.

2) Обоняние позволяет обнаружить и опознать потенциального прокормителя, однако на больших расстояниях существенно зависит от силы и направления ветра. В процессе обнаружения животных комары идентифицируют вещества, входящие в состав пота и других выделений, например, молочную кислоту, фенилаланин и аденоzinфосфаты.

3) Низкочастотные звуки, к которым чувствительны самки комаров, возникают при движении в лесу животных, особенно крупных. Звуки распространяются среди деревьев с малым затуханием, не зависят от направления ветра и могут служить для комаров дополнительным ориентиром вне прямой видимости с объектом нападения.

4) Углекислый газ. Порог восприятия градиента концентрации выдыхаемого животными углекислого газа составляет у комаров примерно 0.01% (при средней концентрации в атмосфере 0.03–0.04%). Момент превышения порога заметен в поведении комара по резкому изменению характера полета: совершив небольшие челюстные движения в стороны, комар устремляется по градиенту концентрации к источнику газа. В непосредственной близости от объекта нападения комар переходит на ориентацию по запаху.

5) Восприятие тепла. Расстояние, с которого комар начинает чувствовать поток теплого воздуха от человека, составляет примерно 1.5 м. Исходящее от объекта тепло само по себе может вызывать у комаров реакцию нападения, но только при низкой температуре окружающего воздуха

Результирующая эффективность привлекающих факторов различных модальностей существенно зависит от их сочетания. Для большинства комаров в популяции объект становится привлекательным при одновременной активации двух или более сенсорных каналов. Это помогает комарам выбирать обоснованную стратегию поведения, снижая бесполезные затраты энергетических ресурсов.

Значимость тех или иных сенсорных сигналов для запуска поведенческих программ комаров существенно зависит от их видового состава в конкретном биотопе. Только в Московской области обитает более 30 видов комаров, каждый со своей спецификой поведения и пищевыми предпочтениями. В то же время, комары одного вида способны демонстрировать высокую пластичность реакций в зависимости от конкретных условий среды обитания и сообщества животных, доступных для нападения.

ИЗМЕНЕНИЯ В ПОВЕДЕНЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ ДИКИХ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ БЕЛАРУСИ

Ю.Г. Лях

Белорусский государственный университет, МГЭИ им. А.Д. Сахарова БГУ
Yury_liakh.61@mail.ru

Глобальное потепление климата на земле во многом изменяет течение биологических процессов. Коснулось оно в некоторой степени и поведенческие механизмы некоторых видов зверей и птиц. В частности, ряд охотничьих водоплавающих птиц, регулярно совершающих сезонные миграции, изменили свое поведение.

Около 27 видов водоплавающих птиц, численностью свыше 24 тыс. особей, ежегодно остаются в Республике Беларусь на зимовку. Теплые зимы, и в целом потепление климата на земле способствовало формированию целых поколений водоплавающих птиц, которые предпочли сезонным миграциям зимовку на незамерзающих водоемах нашей республики. Хотя в процессе миграций стаи птиц регулярно сталкиваются с определенными трудностями, и некоторые из них погибают в пути, но у уцелевших есть определенный шанс сохранить популяции. Тысячелетний период времени служит этому доказательством.

Птица, которая осталась на зимовку, попадает в зависимость окружающей среды и в случае суроевой зимы практически не имеет шансов сохраниться.

Наблюдались годы, когда уже в конце зимовки сильные и не продолжительные морозы не оставляли водоплавающим птицам шанса выжить. Во время зимнего периода водоплавающие птицы собираются в большие стаи на незамерзающих водоемах вблизи крупных промышленных предприятий, городов, электростанций. Часть из них обитает на незамерзающих руслах рек и мелиоративных каналах. Именно эти стаи постоянно находятся в зоне внимания хищной птицы и зверей. К концу зимовки такие стаи насчитывают один – два десятка особей.

Кроме хищников свою дань «забирают» и различные заболевания. Среди болезней бактериальной этиологии водоплавающих птиц, возбудители которых передаются от одного организма к другому, наиболее часто регистрируются сальмонеллез, стрептококкоз, пастереллез и некоторые другие. Все эти заболевания снижают их численность, вызывая механизмы цепной реакции заражения у ослабленных особей.

Многочисленные исследования показывают, что микроорганизмы, ранее считавшиеся условно-патогенными, начинают приобретать одно из ведущих значений в развитии, как местных, так и генерализованных гнойно-воспалительных процессов.

Многие из этих возбудителей являются устойчивыми к воздействию внешней среды. Заражение происходит при контакте, как аэрогенным путем, так и через пищеварительный тракт зараженным кормом, водой.

Таким образом, зимовка является предрасполагающим фактором распространения бактериальных патогенов среди птицы. В результате непосредственного физического контакта между особями происходит передача возбудителей бактериальных инфекций. Переболевшая птица долгое время является потенциальным источником заражения. Неблагоприятные погодные условия, отсутствие кормовой базы – все это снижает резистентность организма птиц, и увеличивает риск развития инфекций.

Те немногочисленные особи, которым на помощь успел прийти человек, встречали весну, но физиологическое их состояние было не в лучшей форме. Наши исследованиями установлено, что для того чтобы приступить к сезону гнездования и откладки яиц этой птице был необходим более продолжительный восстановительный период, нежели их сородичам которые предпочли процесс миграции зимовке. У птиц, добытых в период проведения весенних охот, тушки имеют признаки истощения.

КАКУЮ ПОЛЕЗНУЮ ИНФОРМАЦИЮ ДЛЯ ОРИЕНТАЦИИ В ПРОСТРАНСТВЕ ПОСТАВЛЯЮТ В ТЕКТУМ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ГАНГЛИОЗНЫЕ КЛЕТКИ СЕТЧАТКИ РЫБ

Е.М. Максимова

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

Известно, что у рыб тектум оптикум (ТО) принимает участие в организации таких форм зрительно обусловленного поведения, как фототаксис, оптомоторный рефлекс, фиксация и перевод взора – необходимых элементах ориентационного, пищевого и оборонительного поведения. При удалении ТО эти реакции пропадают. В ТО рыб из сетчатки приходит 98% аксонов ганглиозных клеток (ГК). Мы регистрируем там электрические реакции от аксональных окончаний двух типов детекторов пятна, шести типов дирекционально-избирательных, двух типов ориентационно-избирательных, и двух типов ГК с фоновой активностью, темновой и световой. Аксоны этих специализированных ГК (feature detectors), оканчиваются ретинотопически в разных подслоях ретино-реципиентного слоя ТО, образуя «карты», совмещенные по вертикали. Терминали аксонов ГК передают сигналы на дендриты интернейронов ТО для дальнейшей обработки и на дистантные нейроны ТО, посылающие свои сигналы в премоторные ядра. Аналогичный набор специализированных ГК, проецирующихся в ТО рыб, обнаружен у черепахи, мыши, голубя, кролика. Это значит, что первичная обработка в сетчатках разных животных от рыб до млекопитающих (по крайней мере, - выделение признаков) более или менее одинакова. Важная особенность, отличающая систему дирекционалов рыб от дирекционалов млекопитающих, является то, что у рыб каждый из типов дирекционалов выделяет одно из трёх направлений движения стимулов: каудо-ротримальное (К-Р), дорзо-центральное (Д-В) и вентро-дорзальное (В-Д), тогда как у млекопитающих – четыре: К-Р, Р-К, Д-В и В-Д. Возможно, это связано с тем, что рыбы живут в трехмерной среде. Структура ТО/СС у разных животных очень сходна. Предполагается, что ТО и СС выполняют аналогичные функции: формирование карты значимых признаков (salience map) и фиксации и перевода взора. Нейронный механизм представляется так: в ТО существуют тормозные интернейроны (SINs), которые затормаживают все сигналы с аксонов ГК, кроме единственного, - значимого, на все перивентрикулярные интернейроны ТО. Внимание, т.о., обращается на единственный стимул, вызвавший этот сигнал, и туда переводится взор. Такой механизм описан и у птиц. Функция привлечения внимания используется в альтернативном выборе поведения, например, пищевого или оборонительного. В этом выборе полезны сигналы от детекторов малого пятна, дирекционально избирательных ГК, что показано методом Ca^{++} имаджинга на мальках *Danio*. ГК – детекторы горизонтальных и вертикальных линий, совместно с К-Р дирекционалами могут служить для правильной ориентации в пространстве, в стайном поведении и оптомоторной реакции. При фототаксисе и вертикальных миграциях большую роль может играть сравнение сигналов от ГК с фоновой активностью. Например, при погружении (и уменьшении освещенности) у ГК с темновой фоновой активностью она возрастает, тогда как у ГК со световой – уменьшается. При всплывании в лучше освещенные горизонты всё происходит прямо наоборот. У млекопитающих основным становится ретино-геникуло-кортикальный путь, но ретино-тектальный (колликулярный) - сохраняется. Роль формирования карты значимых признаков смещается в первичную зрительную кору, но функция фиксации и перевода взора сохраняется за СС.

ПРЕДШЕСТВУЮЩАЯ ИНТЕНСИВНАЯ ЛОКОМОТОРНАЯ АКТИВНОСТЬ ОБЛЕГЧАЕТ ОРИЕНТИРОВОЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПРИ РЕШЕНИИ ПОИСКОВОЙ ЗАДАЧИ В НОВОЙ ОБСТАНОВКЕ У СВЕРЧКОВ *GRYLLUS BIMACULATUS*.

М.И. Межерицкий, Д.Д. Воронцов, В.Е. Дьяконова

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

labor405@gmail.com, psypeace@yandex.ru

Целью работы было проверить влияние интенсивной двигательной активности (полета) на половое и ориентировочное поведение самки сверчка в новой среде. Поведенческая задача для животных состояла в том, чтобы в условиях новой среды на просторной арене найти путь от индивидуального контейнера, в котором животное находилось, к спрятанной за тканевой стенкой музыкальной колонке, транслировавшей призывную песнь самца сверчка.

Ранее уже были обнаружены сильные активирующие эффекты полета на внутривидовую агрессию самцов и высказано предположение, что эти эффекты адаптивны, поскольку полет может привести к попаданию насекомого в новую популяцию, где самцы-резиденты имеют более высокие шансы на победу. Вскоре после этих исследований было выявлено столь же выраженное активирующее влияние полета на репродуктивное поведение самцов – усиление ухаживания, призывного пения и повышение частоты спариваний.

В данной работе мы продвинулись дальше в изучении эффектов полета на репродуктивное поведение сверчка, исследуя влияние полета на половое поведение самок и решение ими задачи по поиску партнера в новых условиях.

Мы нашли, что самки сверчков с опытом полета двигались к зоне у динамика более прямолинейно, то есть проходили меньшее расстояние, чем сверчки из контрольной группы, подвергавшиеся сходным манипуляциям (хандлингу), но нелетающими. Они также чаще посещали зону у динамика и проводили в ней больше времени. Примечательно, что самки сверчка после полета значимо чаще, чем самки из контрольной группы, «догадывались» перебраться через стену напротив динамика, что может говорить о существенном улучшении ориентировочного и когнитивного поведения. Не было обнаружено существенных различий между двумя группами животных ни по скорости перемещения, ни по времени выхода из контейнера. Отсутствие этих различий также указывает на то, что обнаруженные эффекты объясняются улучшением когнитивного и ориентировочного поведения, а не более высокой активностью животных после полета.

Наши результаты указывают на то, что интенсивная локомоция может облегчать ориентировочное поведение при решении проблем в новой среде не только у млекопитающих (улучшение пространственной памяти у грызунов и внимания у человека), но и у животных, принадлежащим к отдаленной в эволюционном отношении группе, насекомых. Мы рассматриваем эти эффекты как проявление биологической преадаптации к возможному попаданию в новую среду. Новая среда означает высокую неопределенность и, следовательно, понижает шансы на выживание. Животному необходимо хорошо ориентироваться в новых условиях для облегчения поиска партнера, пищи, а также для избегания опасной для жизни ситуации.

Исследование поддержано грантами РФФИ № 19-04-00628, 17-29-07029.

ТРУДНОСТИ ПОИСКА В ВОДЕ. КТО ИЛИ ЧТО ПОМОГАЕТ СПЕРМАТОЗОИДАМ РЫБ И ЛИЧИНКАМ ТРЕМАТОД?

В.Н. Михеев, В.М. Ольшанский

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

Многочисленность мелких водных организмов компенсирует несовершенство их индивидуального поведения. Так долгое время думали про личинок рыб. Это еще более справедливо для церкарий (личинки паразитов – trematod), которые должны попасть в рыбу, или для сперматозоидов (СП) рыб, которые должны оплодотворить паряющие в воде икринки. Задачи СП и церкарий, несходные биологически, физически очень близки. Организмы меньше 1 мм со слабой локомоцией и ориентацией должны найти в воде объекты, положение которых плохо предсказуемо. Собственное их поведение, в основе которого лежит хемотаксис, позволяет целенаправленно реагировать на объект с расстояния нескольких мм. Как преодолеть см – десятки см, обычно разделяющие эти организмы и объекты поиска? Исходно высокая локальная концентрация церкарий и СП быстро уменьшается как за счет собственной активности, так и турбулентности. Их ресурсы невелики, а поиск ограничен мин. – часами. Они не образуют стай, которые сильно облегчают поиск. Шансы встретиться случайно невелики. Можно ли как-то использовать поведение рыб, участвующих в этих биологических взаимодействиях? При нересте самцы и самки рыб синхронизируют свое поведение так, чтобы слабых локомоторных и ориентационных возможностей СП хватило для поиска икринок в градиенте выделяемых ими веществ. Исследование спариваний у *Clarias macrocephalus* показало, что выброс спермы происходит за 5 секунд до вымета икры. После выброса спермы рыбы не менее 2 с. полностью неподвижны, а капелька спермы активно разбухает. Расстояние между местом выброса спермы и икрой около 6 см. Своими силами СП могут пройти не больше 2 см, т. е. они должны использовать микропотоки воды, оценить масштаб которых позволяют опыты с красителями. В успехе поиска икринок СП заинтересованы и самец и самка. Рыбы, в которых стремятся попасть церкарии trematod, совсем в этом не заинтересованы, и подвижные стайки молоди микижи, *Oncorhynchus mykiss*, покидают участок, где кто-то из стаи заразился церкариями *Diplostomum pseudospathaceum*. При территориальном поведении микижа не покидает участок, даже при высокой концентрации паразитов. Токи воды при вентиляции жабр помогают церкариям достигать рыбы с расстояния гораздо большего, чем 1–2 см. Задача паразита – удерживаться в толще воды. Церкарии повышают активность в присутствии запаха рыбы. Мы провоцировали усиление вентиляции, приводящее к повышению зараженности. Первые проникшие в рыбу паразиты ускоряют вентиляцию и поток церкарий в рыбу более чем в 2 раза. Т. е. паразиты компенсируют свое скучное поведение, используя и даже меняя поведение хозяина. Успех поиска у СП также в основном определяется поведением рыб, стереотипным и генетически обусловленным. Координация поведения взаимодействующих объектов и использование факторов среды играют ключевую роль в успехе поиска у микрообъектов в вязкой среде.

ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В БИОЛОГИЧЕСКОМ СИГНАЛЬНОМ ПОЛЕ КАК АКУСТИЧЕСКИЙ ОБРАЗ ПРОСТРАНСТВА

А.А. Никольский

Российский университет дружбы народов
bobak@list.ru

Одной из наименее исследованных остаётся проблема ориентации животных в пространстве индивидуальной (семейной, групповой) территории. Есть основания предполагать, что важнейшим средством ориентации в пределах регулярно используемого животными пространства является биологическое сигнальное поле. Сигнальное поле представляет собой пространство событий, запечатлённых в следах жизнедеятельности многих поколений животных, ранее занимавших данную территорию, с имеющимися на ней ресурсами. Эти следы жизнедеятельности (норы, тропы, скопления помёта и т.п.), ставшие атрибутом ландшафта, были названы “стабильными элементами сигнального поля”, а весь их комплекс – “матрицей стабильных элементов” (Наумов и др., 1981). Матрица стабильных элементов образует зрительно-запаховый образ пространства. На примере песца было показано, что стабильные элементы сигнального поля являются местом регулярной вокальной активности животных (Наумов и др., 1981). Привязанные к стабильным элементам, звуковые сигналы выполняют функцию акустического маяка, дополняя зрительно-запаховый образ пространства его акустическим образом. Стабильные элементы являются местом регулярной вокальной активности в различных отрядах млекопитающих. Выполняя ту или иную специфическую функцию, многие звуковые сигналы жёстко привязаны к стабильным элементам сигнального поля. Так, обитатели открытых пространств (сурки, суслики, некоторые песчанки и полёвки, пищухи), предупреждая об опасности, используют звуковой сигнал. Сигнал подаётся в фиксированной позе около стабильных элементов сигнального поля: пищухи забегают на высокие камни, под которыми находится основная нора; у больших песчанок обычно кричат одновременно несколько особей, но каждая из них стоит около одного из многочисленных норовых отверстий в наиболее посещаемой части норы; сурки не кричат “в открытом поле”, они подбегают к выводковой (зимовочной) норе, с выраженным бутаном, и оттуда подают звуковой сигнал. Самцы пищух в брачный период “поют”, забегая на одни и те же заметные камни, прикрывающие вход в регулярно посещаемую нору. Олени наиболее активно ревут около деревьев, помеченных рогами многих поколений животных. Этими стабильными элементами они маркируют места наибольшей концентрации популяции в брачный период. Семья волков регулярно воет около логова и днёвок, мест постоянного пребывания группы. Для ушастых тюленей остров или участок побережья, где залегают звери, является стабильным элементом сигнального поля, дополненным громкими криками животных, слышными не менее чем за километр. Во всех перечисленных примерах звуковые сигналы помимо основной, специализированной функции выполняют функцию акустических маяков. Животные проецируют акустический образ пространства на матрицу стабильных элементов, образующую повседневный зрительно-запаховый образ территории. Маркируя стабильные элементы сигнального поля, млекопитающие дополняют зрительно-запаховый образ пространства его акустическим образом. В ключевые периоды годового жизненного цикла видов, такие, например, как период размножения, повышается актуализация стабильных элементов – они становятся местом регулярной вокальной активности животных, местом, откуда передаётся информация о функциональном состоянии популяций.

РОЛЬ ЭКРАНИРУЮЩЕГО ПИГМЕНТА ГЛАЗА ТАРАКАНА *PERIPLANETA AMERICANA* В ЛОКОМОТОРНЫХ РЕАКЦИЯХ НА СВЕТ

Е.С. Новикова, М.И. Жуковская

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
os_sacrum@list.ru, mzhukovskaya@rambler.ru

Тараканы *Periplaneta americana* L. – широко распространенные синантропные насекомые, активные преимущественно в первой половине ночи. В отличие от большинства ночных видов американский таракан обладает аппозиционными сложными глазами, тем не менее сохраняющими высокую чувствительность в условиях низкой освещенности. Наши поведенческие исследования с освещением монохроматическим светом изолированных особей дикого типа показали, что при освещении фиолетовым светом проявляется реакция замирания, а при освещении зеленым – повышается локомоторная активность. Однако, при повышении интенсивности зеленого света насекомые начинали замирать и демонстрировать возникновение стресса, выражавшееся в характерных изменениях груминга. Белоглазые особи, мутанты с отсутствующим темным пигментом в омматидиях – фасетках сложного глаза, были изначально обнаружены в природе, а теперь используются в лабораториях. У белоглазых тараканов уменьшена абсолютная чувствительность (по электрофизиологическим данным) и размер фоторецепторов по сравнению с тараканами дикого типа. С другой стороны, отсутствие экранирующего пигмента, препятствующего прохождению света через боковые грани омматидия приводит к увеличению количества света, попадающего на рабдомы. В настоящей работе были изучены поведенческие ответы белоглазых тараканов на освещение монохроматическим зеленым светом низкой интенсивности.

Тараканов содержали при фоторежиме 12:12 свет:темнота, животные имели доступ в затемненные убежища. Вода и пища присутствовали постоянно.

При освещенности 10 мкВт/см² мы наблюдали увеличение локомоторной активности по сравнению с контрольным темно-красным светом, невидимым для тараканов, сходно для тараканов дикого типа и белоглазых ($p < 0.01$). Все белоглазые тараканы останавливаются при освещении, в то время как тараканы дикого типа двигаются в течение всего эксперимента. Кроме того, мутантные особи больше времени остаются неподвижны по сравнению с черноглазыми ($p < 0.001$).

Сравнивая эти данные с полученными ранее ответами тараканов дикого типа на коротковолновый и длинноволновый свет разной интенсивности, становится очевидно, что чувствительность к свету у белоглазых тараканов повышена. Многие реакции, характерные для более яркого зеленого освещения (310 мкВт/см²) у тараканов дикого типа, отмечались у белоглазых мутантов при гораздо более слабом свете. Более того, некоторые реакции белоглазых тараканов были сходны с ответом черноглазых особей на освещение ультрафиолетовым светом, свидетельствуя о вкладе коротковолновых рецепторов в поведенческие ответы.

Таким образом, отсутствие экранирующего пигмента глаза насекомого приводит к увеличению общей чувствительности к свету, несмотря на уменьшение чувствительности индивидуальных фоторецепторных клеток.

Работа выполнена в рамках государственного бюджета РФ по гос. заданию (тема № АА-АА-А18-118013090245-6).

РАЗЛИЧИЯ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРИЕНТАЦИИ САМЦОВ И САМОК СЕРЫХ ЖАБ, *BUFO BUFO*, В ЛАБИРИНТЕ

С.В. Огурцов, А.С. Дубровская, В.А. Антипов

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

Проблема существования половых различий в пространственном поведении широко обсуждается в работах на птицах и млекопитающих, но для понимания происхождения различий необходимо изучать эволюционно более древние группы наземных позвоночных таких, как амфибии. Мы провели серию опытов с серой жабой, *Bufo bufo*, в которых сравнили способность самцов и самок запоминать местоположение одной из 4 симметрично расположенных комнат, содержащей привлекательные ресурсы (вода, пища и укрытие), в прямоугольном лабиринте размером 96x160 см. В центральной части лабиринта находились зрительные ориентиры, облегчавшие запоминание местоположения целевой комнаты. Каждый опыт состоял из двух частей продолжительностью по 4 ч каждая: «Знакомство с обстановкой», в ходе которой жаба свободно исследовала лабиринт, и «Проверка памяти», когда жабу через 15 мин. повторно высаживали в лабиринт, в котором были удалены ресурсы из целевой комнаты, а также внесены дополнительные изменения в знакомую обстановку с целью выяснить, какие ориентиры используются для запоминания цели. Перемещения жабы снимали на видеокамеру и анализировали траекторию движения в программе EthoVision XT. В каждом опыте участвовало по 6–11 особей каждого пола.

Провели следующие варианты изменения обстановки: (1) закрытие входов в целевую комнату и в диагонально расположенную по отношению к ней, (2) поворот зрительных ориентиров на полу лабиринта на 180 градусов, (3) поворот зрительных ориентиров на стене лабиринта на высоте 50 см на 180 градусов. Для проверки влияния степени влагопотери организма на скорость передвижения провели дополнительный опыт: жабу помещали в лабиринт при отсутствии ресурсов на 4 ч и каждые полчаса амфибию взвешивали на электронных весах для контроля скорости потери веса.

В «Знакомстве с обстановкой», когда в лабиринте присутствовали ресурсы, жабы чаще находились в целевой комнате. При этом на втором месте по частоте посещения у самок была комната, противоположная целевой, а у самцов – смежная с целевой. В «Проверке памяти» 1-го опыта, самки больше времени проводили в противоположной от целевой комнате, а самцы посещали обе открытые комнаты. В «Проверке памяти» 2-го опыта, когда «нижние» ориентиры повернули на 180 градусов, и самцы, и самки при выборе комнаты последовали за поворотом ориентиров. В «Проверке памяти» 3-го опыта, когда «верхние» ориентиры повернули на 180 градусов, самки сориентировались при выборе комнаты в соответствии с «нижними» ориентирами, а самцы равномерно перемещались по комнатам.

Можно заключить, что самки при запоминании местоположения цели пользуются только ориентирами в нижней части поля зрения, а также одной из стен лабиринта, прилежащей к целевой комнате, как направляющим ориентиром. Самцы же, видимо, используют в комплексе и «нижние», и «верхние» ориентиры наподобие когнитивной карты, поэтому любые изменения в их положении вызывают у самцов усиление исследовательской активности. Двигательная активность жаб в лабиринте напрямую связана со скоростью влагопотери их организма, которая определяется не только размерными характеристиками особей, но, видимо, и разным характером передвижений самцов и самок.

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТА КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ НА ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ ГОЛЬЦА *SALVELINUS MALMA*

Н.Ф. Окрестина, О.М. Исаева

Камчатский государственный технологический университет «КамчатГТУ»
olisa24@bk.ru

Общеизвестный факт, что искусственные корма для рыб разрабатываются после изучения пищевых потребностей конкретного вида. Для нормального роста и развития необходимо, чтобы искусственные корма были сбалансированы по основным питательным веществам (белки, жиры, углеводы и т.д.). При этом абсолютно не учитывается вкусовая привлекательность корма, хотя именно это хеморецепторное свойство обеспечивает эффективность его практического использования. Лососевые рыболовные хозяйства Дальнего Востока давно используют различные виды искусственных кормов для выращивания молоди лососевых, но при этом о вкусовой привлекательности корма никто даже не задумывался, а ведь именно это качество способно повысить поедаемость и снизить потери корма при его использовании.

Целью нашего исследования стало изучение вкусовой привлекательности живых объектов питания гольца *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) и искусственного корма. В качестве живых кормовых объектов были использованы личинки мотыля (сем. Chironomidae) и креветка *Pandalus borealis* – северный чилим. Эксперименты выполнены с использованием поведенческой методики тест-реакций рыб на вкусовые искусственные гранулы, на 14 экземплярах молоди гольца. Рыбы были отловлены сетными орудиями лова в верховьях р. Паратунка и содержались индивидуально в аквариумах, объемом 5 литров. В качестве вкусовых веществ, которые вводили в состав агар-агаровых гранул использовали водные экстракты беспозвоночных и искусственного корма в одинаковой концентрации 300 г/л. В качестве контроля использовались гранулы содержащие только пищевой краситель (Ponceau 4R, 5 мкМ).

В результате исследования наиболее привлекательными для гольца оказались гранулы содержащие водный экстракт креветки, поедаемость их составляла 78,9% в сравнении с контрольными гранулами, чуть менее привлекательными были гранулы содержащие экстракт мотыля – 65,6%. Потребление гранул с экстрактом искусственного корма (29,7%) оказалось на уровне потребления контрольных гранул (28%) и статистически не отличалось. Гранулы с креветкой охотнее всего поедались сразу же после однократного схватывания, в отличие от других гранул, где отмечалось несколько схватываний в опыте. Время тестирования рыбами гранул также отличалось. Наиболее коротким было тестирование гранул с искусственным кормом, как первое тестирование, так и общее время удержания (4,8 с и 7,6 с соответственно). Гранулы с креветкой удерживались рыбами во рту в два раза дольше (7,02 с и 8,8 с соответственно). Таким образом, водные экстракты кормовых объектов, в частности креветки и мотыля можно использовать для повышения привлекательности гранул искусственного корма в аквакультуре и при подращивании молоди рыб.

ФИЗИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОГРАНИЧЕНИЯ АКТИВНОЙ И ПАССИВНОЙ ПОДВОДНОЙ ОРИЕНТАЦИИ НА ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ТОКАХ

В.М. Ольшанский

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

Для ориентации в воде и почве возможно использование электрических токов. В качестве источников тока могут выступать специализированные электрогенераторные ткани, электрические импульсы, сопровождающие различные физиологические процессы, такие как мышечные сокращения или респираторные акты, а также абиотические явления. Приемниками тока могут выступать электрорецепторы, имеющиеся у многих водных животных, не только рыб. Считается, что все древние позвоночные имели электрорецепцию, но потом некоторые из них в процессе эволюции утратили эту способность, хотя в некоторых случаях она вновь возникла. Наиболее распространенным типом электрорецепторов являются ампулярные, чувствительные к стимулам десятки-сотни миллисекунд. Более короткие стимулы они также способны воспринимать, но чем короче стимул, тем выше порог чувствительности. Для пресноводных электрочувствительных рыб, например, клариевых сомов, пороги чувствительности составляют менее 1 мкВ/см при длительности стимула более 20 мс. При этом чувствительность к плотности электрического тока составляет величину порядка 10^{-5} мкА/см². Чем выше электропроводность среды, тем ниже порог чувствительности. Для молотоголовых акул его оценивают величиной 1 нВ/см. Помимо этого возможны физиологические реакции на электрический ток, не связанные с наличием электрорецепторов. Например гальванотаксисы или моторные возбуждения. Для рыб, не имеющих специализированную рецепцию, условные рефлексы могут быть выработаны на стимулы порядка 1 мВ/см. Особенно развита электрическая ориентация у рыб, имеющих помимо электрорецепции электрические органы – гимнотообразных и клюворылообразных. У этих помимо ампулярных есть особые бугорковые электрорецепторы, адаптированные под восприятие их разрядов. Это случай активной электроориентации. При активной ориентации генерация разрядов осуществляется очень часто или даже непрерывно. Следует, однако, отметить, что факт наличия электрических органов не означает способность к электроориентации. Так у звездочетовых электрические органы есть, а электрорецепторов нет. Существуют также рыбы и даже амфибии, для которых экспериментально показана способность эпизодически генерировать электрические импульсы, а также воспринимать их, но при этом нет надежных поведенческих доказательств реализации ориентационной или локационной функции. Эти животные остаются слабоизученными, нет публикаций, посвященных сравнительным энергетическим характеристикам их разрядов. Пассивная электроориентация предполагает, что используются внешние источники электрического поля, например, теллурические токи. Такая ориентация надежно доказана для акул. В силу резкого убывания электрического поля в воде с расстоянием электроориентацию следует рассматривать как короткодистантную. Чем меньше дистанция между приемником и источником, тем богаче возможности восприятия. Можно ждать, что электроориентация может быть свойственна мелким животным, например, беспозвоночным. Прогресс в области электроориентации как и в электроэкологии в целом сдерживается отсутствием специализированной аппаратуры для регистрации слабых электрических полей биологического и абиотического происхождения и для визуализации картин их распределения.

ТРАНСОКЕАНИЧЕСКИЕ МИГРАЦИИ РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ

А.М. Орлов

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

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

Дагестанский государственный университет

Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН

Томский государственный университет

orlov@vniro.ru

Миграции являются неотъемлемой частью жизненного цикла большого числа представителей животного мира, но особенно характерны для населения гидросфера, в том числе и рыб. Классические классификации подразделяют миграции рыб на пассивные и активные; на нагульные, зимовальные и нерестовые; на анадромные и катадромные и т.д. При этом протяженность миграций редко является предметом отдельных исследований. Тем не менее, отдельные виды рыб во время миграций способны преодолевать огромные расстояния. Однако анализу и обобщению данных о трансокеанических миграций рыб (пересечение океана от одного побережья другого) до сих пор должного внимания не уделялось.

Анализ немногочисленных опубликованных данных о трансокеанических миграциях рыб позволяет условно разделить их на следующие типы. Первый включает в себя миграции активных пловцов (некоторые океанические акулы, несколько видов крупных тунцов и марлинов), для которых протяженные океанические миграции являются вполне обычными. Тем не менее, даже для таких прекрасных пловцов пересечение океана является скорее исключением, чем правилом. Ко второму типу следует отнести трансокеанические онтогенетические миграции, которые являются неотъемлемой частью жизненного цикла отдельных видов рыб. Характерным примером таких миграций является европейский угорь *Anguilla anguilla*, который во взрослом состоянии совершает активные протяженные миграции из европейских рек для нереста к северо-американскому побережью и личинки которого затем с водами Гольфстрима пассивно переносятся обратно к берегам Европы. Третий тип представляют активные мигранты, для которых нехарактерны протяженные перемещения, но которые могут быть случайно обнаружены далеко за пределами видовых ареалов. Примерами таких миграций могут служить находки возле Гренландии патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides*, обитающего в Южном океане, а также южного хека *Merluccius australis*, населяющего воды южной Патагонии и Новой Зеландии, возле центрального Хонсю, Япония. К четвёртому типу следует отнести миграции рыб, пелагическая молодь которых может быть случайно вынесена течениями далеко за пределы видовых ареалов, в последствии дожив до состояния взрослых особей. Подобным примером могут служить находки в районе Фолклендских о-вов взрослых особей эндемичных для северной Пацифики чёрного *Coryphaenoides acrolepis* и малоглазого *Albatrossia pectoralis* макруров, *Lycodapus endemocostus*, а также пятнистого солнечника *Pseudocytthus maculatus*, обитающего в южной Атлантике и юго-западной Пацифике, в водах Исландии и Ирландии. И, наконец, последний пятый тип представляют неизвестные ранее у круглоротых трансокеанические миграции трёхзубой миноги *Enthosphenus tridentatus*, для осуществления которых она использует в качестве транспортных средств целый ряд активных мигрантов, таких как минтай *Theragra chalcogramma*, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* spp., тихоокеанский хек *Merluccius productus*, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* и палтусы.

НЕОЧЕВИДНЫЕ МЕСТНЫЕ ОРИЕНТИРЫ ТУШКАНЧИКОВ

О.Ю. Орлов

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

Тушканчики являются типичными обитателями аридных зон, которым свойственны разреженная растительность и обилие участков открытого грунта. Именно это определяет специфику их локомоции: стремительные прыжки при открытом ландшафте – единственное спасение этихочных животных (когда недостаток света и хищнику затрудняет охоту). Такой алгоритм разводит тушканчиков в две группы, сообразно свойствам грунта, к которому лучше приспособлены лапки их задних конечностей: трехпалых, с лапками для прыжков по сыпучему песку, и пятипалых – для плотных (глинистых или щебнистых) грунтов. Манера спасаться при опасности бегством (быть может длительным, с непредвиденными манёврами), неизбежно затрудняет обратный путь, например, к гнезду с выводком. Ориентация на обширной, едва знакомой территории может быть биологически присуща тушканчикам. Поведение пятипалых тушканчиков при ночном лове, в рейсах со светом мобильной фары, свидетельствуют об их неожиданно хорошей ориентации в условиях, осложнённых опасностью и неестественным освещением. Так, не раз повторялась одна и та же картина при ночном лове большого тушканчика *Allactaga jaculus* в Саратовской области (с. Дьяково, на стационаре ИПЭЭ): замеченный тушканчик убегает от автомашины на протяжении двух-трёх километров, делает прыжок, и неожиданно скрывается в защитной норе! Схожее наблюдение касается тарбаганчика *Alactagulus acontion*. Это типичный обитатель таёров, где лишённые ориентиров участки достигают сотен метров. Тарбаганчик нередко устраивает свои норки именно на таких местах. Входное отверстие в него настолько мало, что возвращаясь «домой», тушканчик протискивается через него, вытягивая ноги вверх! Эта картина тоже наблюдалась не раз после долгого преследования тарбаганчика, в обстановке, осложняющей ему поиск норки.

Судить о подвижности пятипалых тушканчиков по следам трудно: на плотом грунте их следы остаются только после дождя. От них выгдно отличается мохноногий тушканчик *Dipus sagitta*, трёхпалый обитатель грядово-ячеистых песков. Его тропление велось на песчаном массиве у колодца Чабанказган в Кызыл-Кумах. В июле (после выхода молоди) зверьки живут поодиночке, и без труда ловятся в сеть при раскопке норы. Подрезая ножницами щетину на одном из шести пальцев (двух ног), можно делать след индивидуально узнаваемым. Чередование безветренной ночи и сильного ветра днём позволяет утром, при косом свете солнца, прочесть свежие следы отдельных особей за прошедшую ночь. После выхода из норы (обычно расположенной в зоне свободного песка в верхней части гряды), тушканчик отправляется к известному месту кормёжки (участку цветущих растений или их опавших семян). Нередко его следы теряются в локальных понижениях, среди собранного ветром мусора, но обнаруживается где-то в другом месте, на открытом песке, среди следов других особей. Хорошо видно, где тушканчики останавливаются, кормятся, мочатся и т.д., видны места контактов с другими особями. Особого внимания заслуживают два типа их активности: редкие дальние, более 500 м забеги (возможно, на разведку новых кормовых мест), и каждую ночь большими скачками, с приостановками, со следами мощных прыжков на поворотах в конце гряды, которым трудно дать иную интерпретацию, нежели «спорт»: тренировка в привычной, хорошо знакомой обстановке.

СИГНАЛЬНЫЕ ПОЛЯ И СЛЕДЫ ПРИСУТСТВИЯ ЛОСЯ

О.Ю. Орлов

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

Любой физический факт становится сигналом, если есть его «получатель». Среда обитания всякого животного полна потенциальной информации, если несёт следы его присутствия. Погрызы, тропы, выделения, норы и гнёзда – всё может быть предметом восприятия другого: помогать хищникам, информировать сородичей, предупреждать конкурентов. Нет никакой строгой границы между неизбежными попутными следами метаболизма и тем, что подверглось «ритуализации», т. е. вовлечено в информационную составляющую поведения как части этологического облика вида.

Концепция сигнальных полей Н.П. Наумова обоснованно уделяет внимание преимущественно тем случаям, когда биологическая целесообразность сигнализации не вызывают сомнений. Но рядом с этим есть такие формы поведения, где «намеренное» маркирование трудно отличить от попутных следов присутствия животного. Таковы наблюдаемые в Калужской области многочисленные повреждения древесного подроста и коры зрелых осин, явно служащих источником питания лося *Alces alces*. Но внимание привлекают те многочисленные поломы древесного подроста (сосен, ивы, берёзы) на уровне двух-трёх метров и выше, которые лось делает явно не для еды. Осенью, поломанные берёзки с ещё неопавшей ярко-жёлтой листвой, смотрятся как флаги по краям поля, на опушке леса.

Помимо этого, в сосновом подросте 15-ти – 17-ти лет, в местах вероятного укрытия лосяй от северных выног зимой, во множестве наблюдаются своеобразные погрызы коры сосны на высоте около двух метров, на уровне выше пятой от грунта мутовки. Вряд ли кора сосны привлекает лося в качестве корма: практически каждая сосна несёт единственный погрыз, с одной стороны ствола. Есть лишь единичные сосны, у которых кора была сгрызена лосем по всей окружности ствола; они приобрели неестественную форму: выше повреждения толщина ствола больше, чем ниже его!

МИГРАЦИЯ СЕГОЛЕТКОВ СЕРОЙ ЖАБЫ ПОСЛЕ МЕТАМОРФОЗА

О.Ю. Орлов¹, Е.И. Киселева², В.А. Бастаков^{1,2}

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

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

graf@iitp.ru

Поведение сеголетков серой жабы *Bufo bufo* после метаморфоза имеет большой общий интерес. Вместе с полной перестройкой организма «свободно-живущего эмбриона» (термин И.И. Шмальгаузена), кардинально меняется его моторика, а значит и её нервное обеспечение. Миниатюрная копия имаго, сеголеток оказывается в новой среде, экстремно требующей арсенала готовых форм поведения (т.е. автоматизмов, доминирующих у *Anura* в целом – более, чем у остальных позвоночных). Контраст смены среды различен для разных видов: если сеголетки зелёных лягушек *Rana ridibunda* и *R. lessonae* ещё остаются в месте выплода или рядом с ним, то молодь серой жабы бесповоротно с ним расстаётся. Влажность делается для них критическим фактором: бззащитные против высыхания, жабята, в отличие от лягушат, массой гибнут при засухе. Негативная реакция на запах родного водоёма может быть фактором, ориентирующим жабят прочь от места выплода (Бастаков, 1992). Движимые отрицательным фототаксисом, днём жабята стремятся в любые тёмные укрытия, а с вечера – на свет, служащий признаком выхода из убежища. При этом (теперь положительном) фототаксисе, они предпочтуют голубой свет.

Случай массового движения жабят в светлые часы наблюдался дождливым летом 2017 г. в Калужской области. В месте наблюдения между цепочкой прудов и лесным массивом, куда устремлялись жабята, лежат: 70-метровый склон с перепадом 3 м (полоса лугового травостоя); грунтовая дорога; садово-парковая зона; ирригационная канава (всего 200 м). Крупным препятствием на пути жабят стоит жилой дом. Выходя уже из лугового травостоя, жабята пересекали дорогу; подходя к дому не ближе 40 см, обтекали его двумя потоками по лежащим рядом полосам линолеума, и продолжали движение в направлении леса. Ровная поверхность линолеума явно провоцировала прыжки жабят, а лужицы на ней – движения вплавь; подходя к краю линолеума, жабята старались не покидать его. На контрольных дорожках в парковой зоне все встреченные жабята шли в сторону леса. У канавы с водой рядом с лесом были жабята, переходившие «водное препятствие» по лежавшему через канаву брёвнышку! Ряд деталей поведения жабят объясним участником зрения и тактильного чувства. В опытах с поднятой рейкой видно, что жабята не просто видят ситуацию, но присматриваются к ней. Трудно представить, чем ориентируются они в путанице прошлогодней травы под высоком травостоем луга. Природа общего тренда (к лесу) совсем не ясна. Более того, несмотря на его доминирование, наблюдалось формирование альтернативного потока: часть жабят, выходящих из травостоя в 50 м от пункта наблюдения, попадала на участок дороги с глубокой (5–7 см) колеёй. Не преодолев этого препятствия, все они поворачивали в одну сторону, образуя поперечно направленный поток. Жабята, принявшие это новое направление, придерживались его и на участке дороги с мелкой колеёй, где могли бы вернуться к начальному направлению. Возможно, их привлекала гладкость накатанной колеи, как у линолеума. В итоге, они следовали по колее дальше, уже вниз по склону, к другому пруду. Всё это показывает многообразие факторов, влияющих на направление массовой миграции сеголетков серой жабы после их выхода на сушу.

ОРИЕНТАЦИЯ И АКТИВНЫЙ ВЫХОД МОЛОДИ РЫБ В ПОТОК ДЛЯ ПАССИВНОЙ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

Д.С. Павлов, П.И. Кириллов, Е.А. Кириллова

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

Молодь многих видов рыб, расселяясь с нерестилищ, совершает массовые покатные миграции к местам нагула. Эти миграции являются первым этапом миграционных циклов рыб. Перемещение рыб в потоке пассивно и осуществляется с использованием транспортной силы потока. Как правило, такие миграции приурочены к сумеречно-ночному времени суток.

Представляет большой интерес процесс перехода рыб из резидентного биотопа в миграционный (поток). С целью его изучения были проведены эксперименты в специальных гидродинамических установках, которые представляли собой две сопряженные секции – одна проточная (или слабопроточная), другая непроточная. В перегородке между секциями было небольшое отверстие, позволявшее рыбам переходить из одной секции в другую. Установки размещались в естественных условиях – в прибрежье реки. Работа была проведена на молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Верхняя Волга) с длиной тела от 6.9 до 9.1 мм и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Сахалин) – от 28 до 35 мм. В течение эксперимента проводили наблюдения за характером и направлением движений рыб в установках, их распределением; периодически регистрировали количество рыб в секциях установки.

Установлено, что при вечернем снижении освещенности с 5 до 0.5 люксов молодь начинает совершать бросковые движения к отверстию между секциями, в котором присутствуют турбулентные завихрения потока. В дальнейшем рыбы, выходя из непроточной секции в проточную (горбуши) или из слабопроточной секции в реку (плотва), ориентировались и двигались против вектора скоростей течения, от меньших скоростей к большим. При последующем снижении освещенности до десятых – сотых долей люкса практически вся молодь плотвы и горбуши в течение полутора–двух часов покидала стартовую секцию установки.

Таким образом, было выявлено, что оба вида при сумеречно-ночной освещенности активно выходят в транзитный поток для реализации пассивной покатной миграции. Регуляция поведения ранней молоди в период покатной миграции, смена резидентного поведения на миграционное осуществляются с помощью врожденных поведенческих реакций – рео-реакции и оптомоторной реакции у плотвы; рео-реакции, оптомоторной реакции, фото- и тигмореакции у горбуши.

БОЛЬШАЯ СИНИЦА *PARUS MAJOR*: ЧЕМ ДАЛЬШЕ НА СЕВЕР И ВОСТОК ОБИТАЮТ ГРУППИРОВКИ, ТЕМ КОРОЧЕ МИГРАЦИОННЫЙ ПУТЬ? АНАЛИЗ ВОЗВРАТОВ КОЛЕЦ

И.Н. Панов^{1,2}

¹Центр кольцевания птиц ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

²Биологическая станция «Рыбачий» ЗИН РАН

kuksha@yandex.ru

Большая синица – широко распространенный массовый вид отряда Passeriformes. Этот вид нередко выбирают модельным объектом, в т.ч. при изучении миграций. Однако из-за своей сложности миграционная активность большой синицы исследована далеко не полностью. Известно, что в группировках мигрирует лишь часть особей (другие птицы оседлы), а доля мигрантов может зависеть от плотности населения и условий среды. В пределах нашей страны ареал вида простирается от западных границ до южной части Дальнего Востока. Причем у группировок в Европейской части и Сибири сохраняется преимущественно ю-з направление перемещения на зимовки, характерное для многих мигрирующих птиц европейской фауны. Поэтому объектом данного исследования стали популяции, обитающие не восточнее Прибайкалья.

Рисунок миграционных перемещений у ближних и средних мигрантов обычно соответствует теоретической модели, по которой, птицы из северных группировок имеют более продолжительные пути перелетов. У некоторых видов северные популяции зимуют даже южнее, чем птицы из средней полосы. Анализ возвратов колец (данных дальних находок окольцованных птиц) с большой синицей показывает совсем иную картину. К примеру, средние расстояния перемещений на зимовки больших синиц из отдельных регионов составляют для птиц, окольцованных в Мурманской обл. и на с. Карелии – 281 км; на ю. Карелии и в Ленинградской обл. – 517 км; для птиц из Московской обл. – 640 км; для птиц из южных областей З. Сибири – 228 км. А для птиц с юга Красноярского края – 51 км (взяты перемещения более чем в 10 км, остальные принципы формирования выборок см. ниже). В связи с чем можно сформулировать гипотезу о том, что периферийные группировки вида имеют более короткий миграционный путь.

Для общей проверки гипотезы мы оценили зависимость длины перелета особи от широты ее кольцевания (1) и от «степени периферийности» группировки происхождения птицы (2). Применили регрессионный анализ. В обоих случаях рассматривали только перемещения птиц, когда, как минимум, одна из двух встреч произошла либо в летний (с серединой мая по середину сентября), либо в зимний период (с серединой ноября по середину марта), но не две одновременно летом или одновременно зимой, и не обе в период миграций. Исключены находки, произошедшие менее, чем через 10 дней с момента кольцевания. В случае (1) выбирали только птиц, окольцованных западнее 55 градуса в.д. В случае (2) «степень периферийность» группировки оценивали как расстояние от точки кольцевания птицы до точки с координатами 43°20' с.ш. и 20°33' в.д. (крайняя на юго-западе точка границы распределения точек кольцевания птиц на территории бывш. СССР). Расчеты показали, что миграционные перемещения у северных птиц в среднем короче ($F=8.41$, $p<0.005$, $n=907$), так же как и в целом у птиц из периферийных группировок ($F=38.99$, $p<0.000$, $n=948$).

Выявленная закономерность – специфическая для вида-«плохого летуна» адаптация, связанная с освоением северных и восточных территорий. Птицы из окраинных группировок вместо продолжительных перелетов к областям зимовок выбирают другую стратегию – смену биотопической приуроченности – и перемещаются в зимний период в природно-антропогенные ландшафты.

РОЛЬ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ ДЛЯ ОРИЕНТАЦИИ НА СУШЕ И В ВОДЕ

М.В. Пахомов

Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН
edr750v@yandex.ru

Морские млекопитающие предоставляют собой уникальную возможность для изучения адаптаций зрительной системы к работе в двух оптических разных средах. В ходе ряда экспериментальных работ были исследованы способности тюленей дифференцировать хроматические и ахроматические цвета, а также влияние оптических факторов окружающей среды на цветовое зрение настоящих тюленей.

Исследования проводились на аквакомплексе ММБИ КНЦ РАН в городе Полярный. Аквакомплекс расположен на акватории Кольского залива вблизи губы Тюва, ластоногие содержатся в вольерах открытого типа в условиях максимально приближенных к естественным условиям обитания арктических тюленей. Эксперименты проводились в специальном тренировочном вольере имеющим размеры: в длину – 8 м, в ширину – 4 м и глубину – 3 м. В экспериментах участвовали серые тюлени (*Halichoerus grypus Fabricius, 1791*), гренландские тюлени (*Pagophilus groenlandicus Erxleben, 1777*), кольчатые нерпы (*Pusa hispida, Schreber, 1775*).

В работе использовался метод вызванных поведенческих реакций: у тюленя, вырабатывается двигательный условный рефлекс, где дифференцируемый стимул – цвет предъявляемого объекта, стимул-триггер – команда «Ищи».

Была продемонстрирована способность этих животных вырабатывать двигательный условный рефлекс на определенный цвет и дифференцировать его от других цветов и аналогичных им по светлоте оттенков серого. Серые тюлени и кольчатые нерпы были способны отличать друг от друга пять основных хроматических цвета и отличать определенный цвет от аналогичного ему по светлоте ахроматического цвета. Гренландские тюлени не способны были дифференцировать цвета средней части видимого спектра (желтый, зеленый, голубой) от цветов нижней (красный) и верхней (синий) границ видимого спектра. При этом достаточно быстро обучались дифференцировать таблички синего и красного цветов.

Установлено, что при освещенности выше 50 лк у всех животных доля верных ответов соответствует контрольной и составляет для серых тюленей $89 \pm 3.6\%$, для гренландских тюленей $74.8 \pm 6.2\%$, для кольчатых нерп $71 \pm 5.7\%$. При снижении освещенности доля верных ответов снижается и становится равна случайному выбору при 15 лк у серых тюленей, 20 лк у гренландских тюленей и 25 лк у кольчатых нерп. Показано, что на глубине 2 м при освещенности ниже 50 лк среднее количество ошибок за опыт незначительно выросло у серых тюленей на 1.2, у гренландских тюленей – 0.6, у кольчатых нерп – 1.8. Установлено, что прозрачность и цветность воды мало влияют на способность модельных животных дифференцировать табличку синего цвета от красной на данных глубинах. Основное влияние на цветовосприятие модельных животных под водой оказывал только уровень освещенности.

Показана способность исследуемых животных при естественной освещенности, характерной для мест обитания исследуемых видов, дифференцировать объекты разной геометрической формы по признаку цветности и ассоциировать определенный цвет со звуком.

Результаты экспериментальных работ указывают на видоспецифичность цветового зрения у настоящих тюленей, которая, в первую очередь, зависит от мест обитания исследуемого вида.

МАКРОМОРФОЛОГИЯ И ВЕНТИЛЯЦИЯ ОРГАНА ОБОНИЯНИЯ У АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS* В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ЕГО ОРИЕНТАЦИИ НА СУШЕ

Н.И. Пашенко¹, А.О. Касумян^{1,2}, Л.Т.К. Оань³

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

³Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

alex_kasumyan@mail.ru

Анабас (окунь-ползун) – облигатно воздухоходыщащая рыба, получающая почти равное количество кислорода за счет жаберного дыхания и газового обмена в наджаберной полости и в лабиринтовом органе. Он обычен в мелководных заросших водной растительностью водоемах в Индии, Бангладеш, Китае и по всей Юго-Восточной Азии. Недостаток корма и усиливающаяся пищевая конкуренция вынуждает анабаса выходить на сушу, преимущественно вочные часы и в сезон дождей. Проходимый путь может достигать 200 м, скорость перемещения – 25.6 см/с, он способен двигаться вверх по наклонной поверхности и преодолевать невысокие вертикальные препятствия. Предполагается, что анабас способен таким образом расселяться, переходя из водоема в водоем. Данные о направленности перемещений по суше к новому водоему или при возвращении к исходному отсутствуют, сведения о структурном и функциональном развитии сенсорных систем крайне ограничены. Основной целью работы было изучить у анабаса макроморфологию органа обоняния и вентиляцию обонятельной полости.

Выяснено, что орган обоняния у анабаса относится к дитремному типу, расположен ростральное и медиальное глаза. Обонятельная полость эллипсоидная, уплощенная, окружена костной капсулой. Входное отверстие (передняя ноздря) представляет собой короткую и неширокую направленную вперед трубку. Выходное отверстие (задняя ноздря) у крупных особей ($TL > 8-10$ см) почти полностью перекрывает кожная складка-клапан, возникающая при длине тела рыб 6.0 см и постепенно увеличивающаяся в размерах. Переднюю половину обонятельной полости занимает обонятельная розетка параллельного типа. Число складок в розетке увеличивается по мере роста рыб, но не превышает 11 (TL 22 см). Обонятельные складки в центре розетки наиболее крупные, их размеры закономерно уменьшаются к её медиальному и латеральному краям. У рыб, достигших длины TL 6.5 см, на боковой поверхности складок появляются вторичные складки, параллельные основанию. К обонятельной полости примыкают в два крупных вентиляционных (акессорных) мешка – лакримальный и этмоидальный, их входные отверстия расположены в задней половине обонятельной полости. При раскрытии рыбой ротового отверстия из-за смещений костей черепа и верхней челюсти и сдавливании вентиляционных мешков их объем сокращается, что приводит к поступлению воды в обонятельную полость через переднюю ноздрю. Сдавливание мешков при смыкании ротового отверстия выталкивает воду через заднюю ноздрю наружу.

При нахождении анабаса вне воды каждый захват воздуха для дыхания неизбежно будет сопровождаться изменениями объема вентиляционных мешков и, как следствие, вентиляцией обонятельной полости, т.е. поступлением в нее новых порций воздуха, которые могут содержать запахи, несущие информацию об исходном или незнакомом для рыбы водоеме.

Работа поддержана Совместным российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром и РФФИ (грант 19-04-00367).

РОЛЬ ГИППОКАМПАЛЬНОЙ ФОРМАЦИИ В КОНТРОЛЕ НАВИГАЦИИ ЖИВОТНЫХ, ИССЛЕДОВАНИЯ НА ЛАБОРАТОРНЫХ И ПРИРОДНЫХ МОДЕЛЯХ

М.Г. Плескачева, П.А. Купцов

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

Многочисленные исследования, проведенные главным образом на лабораторных грызунах, доказывают участие гиппокампа контроле ряда аспектов пространственного поведения. Прежде всего, это исследование и картирование среды, запоминание местоположения ключевых объектов, контекстных характеристик участков среды, их биологической значимости. Гиппокамп – одна из ключевых структур мозга для создания и использования для навигации «когнитивных карт» – ментальных представлений среды (Tolman, 1948; O'Keefe, Nadel, 1978). Повреждение этой структуры нарушает пространственную память и навигацию у лабораторных животных, а также у человека в виртуальном пространстве, но не все типы передвижения находятся под контролем гиппокампа. Исследования его функций на природных моделях немногочисленны, как из-за слабой изученности мозга животных из природных популяций, так и из-за трудности применения лабораторных технологий в полевых условиях. В ряде работ описаны внутривидовые вариации (возрастные, половые, сезонные) размеров гиппокампа мелких млекопитающих, которые связывают с пространственной активностью животных, в том числе с различиями в размерах индивидуальных участков (Jacobs, 1996; Яскин, 2013 и др.). Выявлены особенности морфологии гиппокампа полевок (*Clethrionomys glareolus* и *Microtus oeconomus*) и проведено сопоставление с успешностью пространственного обучения в лабораторном teste (Pleskacheva et al., 2000). Нами начаты эксперименты по оценке влияния хоминга на активацию разных отделов гиппокампа рыжих полевок *Clethrionomys glareolus* с использованием маркеров нейронной активности.

Функциональная специфика структур мозга птиц все еще уточняется (Jarvis et al., 2013). Выводы по гомологии субрегионов гиппокампальной формации птиц и лабораторных грызунов часто противоречивы (Herold et al., 2015), функциональные аналоги структур, важных для ориентации и навигации млекопитающих (например, субикулярный комплекс), у птиц еще не найдены. У почтовых голубей обнаружен увеличенный размер гиппокампа (Mehlhorn, Rehkämper, 2009), выявлена активация нейронов после хоминга (Shimizu et al., 2004). Большие размеры гиппокампа отмечены у взрослых птиц *Sylvia borin*, имеющих опыт миграции, (Healy, Gwinner, Krebs, 1996), у мигрирующих подвидов *Zonotrichia leucophrys*, по сравнению с оседлыми (Pravosudov et al., 2006). Все это предполагает важную роль этой структуры мозга в механизмах хоминга и миграции. Ключевым остается вопрос, какие именно процессы в сложном комплексе поведенческих реакций при передвижении на большие расстояния контролируются гиппокампом. Его повреждение у почтовых голубей нарушило навигацию на знакомой территории (Gagliardo et al., 2014). В то же время обнаружено, что при выпуске голубей с удаленных от голубятни точек навигация и ориентация в большей степени обеспечивается другими, гиппокамп-независимыми механизмами. Участие гиппокампа в некоторых процессах, обеспечивающих навигацию и ориентацию при перелетах на большие расстояния, все же не исключают (Mouritsen et al., 2016; Bingman, MacDougall-Shackleton, 2017). Изучение механизмов пространственного поведения на природных моделях позволит существенно расширить наши знания о функциях гиппокампа.

ОРИЕНТАЦИЯ КРУПНЫХ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОСЛЕ ВЫПУСКА В ПРИРОДУ НА ПРИМЕРЕ ТИГРА И ЛЕОПАРДА

В.В. Рожнов, М.Д. Чистополова, А.А. Ячменникова, Х.А. Эрнандес-Бланко,
П.А. Сорокин, С.В. Найденко

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

Для определения того, как ориентируются выпущенные в природу молодые особи амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) и кавказского леопарда (*Panthera pardus ciscaucasica*), проверяли гипотезу об использовании животными для ориентации сложного рельефа и зависимости ее от степени их освоенности на участке обитания после выпуска.

Были проанализированы данные с GPS-ошейников 3 самцов и 2 самок амурского тигра и 3 самцов и 2 самок кавказского леопарда, reintродуцированных в границах исторических ареалов этих видов. Все животные были выпущены в горной местности: тигры в Среднем Приамурье (высоты до 1130 м н.у.м.), леопарды на Северном Кавказе (высоты до 4780 м н.у.м.). Процесс освоения пространства выпущенными животными характеризовали изменением накопительной площади участка обитания, рассчитанной методом MCP100%, за каждый календарный месяц. Использование рельефа животными характеризовали изменением высоты их местоположения за час перемещений (медианное значение для каждого календарного месяца). В использовании пространства были выделены два периода: период увеличения площади участка обитания (формирование участка) и период стабилизации используемой площади (сформированный участок). Изменения площади участка обитания в эти периоды сопоставляли с медианными значениями используемых каждым животным высот.

Вне зависимости от пола тигры в среднем за час перемещений меняли высоту своего места нахождения в пределах 9,7–11,5 м, леопарды – 25–32 м (межвидовые различия достоверны, Mann-Whitney U test, $U=0$, $N=5$, $p=0,0079$). Сопоставление изменения площади участка с изменением высоты местоположения животного в выделенные два периода выявило следующие тенденции. В период освоения пространства самцы тигра и леопарда имели положительную, хотя и недостоверную (Spearman R), корреляцию увеличения площади участка с изменением высоты своего местоположения (т.е. в период формирования участка обитания животные чаще использовали более крутые склоны), а самки обоих видов наоборот, предпочитали перемещаться вдоль склонов, которым соответствуют изоклины высот. В период сформированного участка обитания вдоль склонов предпочитали перемещаться все особи.

В первый бесснежный период после выпуска у самцов тигра и самок обоих видов отмечена большая вариабельность изменения высоты их местоположения за час перемещений, тогда как у самцов леопарда эта вариабельность была меньше. В снежный период у всех животных, кроме самцов тигра, вариабельность изменения высоты их местоположения сохранилась на том же уровне, тогда как у самцов тигра она снизилась, что может быть связано с адаптацией тигров, имеющих крупные размеры тела, к перемещениям в условиях снежного покрова. В бесснежный период следующего года после выпуска у самок обоих видов вариабельность изменения высоты их местоположения уменьшилась по сравнению с первым бесснежным периодом.

Таким образом, крупные кошачьи предпочитают перемещаться вдоль склонов, ориентируясь, по-видимому, на естественные направляющие рельефа, что подтверждает проверяемую гипотезу. В период сформированного участка обитания эти предпочтения более выражены.

Работа выполнена при поддержке Русского географического общества, WWF-Россия и РусГидро.

МАГНИТНЫЙ КОМПАС В СЕТЧАТКЕ ГОЛУБЯ: ЭЛЕКТРОРЕТИНОГРАФИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

А.Ю. Ротов¹, Р.В. Чербунин^{1,2}, А.Д. Анашина^{1,3}, К.В. Кавокин^{1,2}, Н.С. Чернецов^{1,2,3},
М.Л. Фирсов¹, Л.А. Астахова¹

¹Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

²Санкт-Петербургский государственный университет

³Зоологический институт РАН

rotovau@gmail.com

В лабораторных условиях магнитный компас мигрирующих птиц функционирует только при условии освещения животного светом в определенном спектральном диапазоне, что говорит о его связи со зрительной системой. Существует целый ряд косвенных данных, свидетельствующих о том, что магнитный рецептор птиц локализован в сетчатке глаза, однако электрофизиологических данных, подтверждающих эту гипотезу, к настоящему времени не получено. Наш коллектив исследовал, могут ли изменения во внешнем магнитном поле модулировать электрические ответы сетчатки птиц в ответ на световой стимул. Исследование проводилось на домашних голубях (*Columba livia domestica*). Фотоответы записывались методом электроретинографии *ex vivo*. Направление вектора внешнего магнитного поля амплитудой 50 мкТл модулировалось с помощью системы колец Гельмгольца. Световые стимулы (синий, 470 нм и красный, 630 нм) подавались при двух разных направлениях вектора магнитного поля (магнитном наклонении) – 0° и 90° относительно плоскости сетчатки. Было проведено 2 серии экспериментов: 1) регистрация полной электроретинограммы от изолированной сетчатки и 2) регистрация ответа только фоторецепторных клеток, выделенных фармакологически путем добавления аспартата + BaCl₂ в раствор для перфузии.

1-я серия: сравнение фотоответов на синие вспышки при двух разных магнитных наклонениях показало, что амплитуда ответа при наклонении 0° оказывается статистически значимо выше, чем при наклонении 90° (t-критерий для связанных выборок, $n = 20$, $p = 0,023$). Ответы на красные вспышки не показали различий в амплитуде при двух различных магнитных наклонениях.

2-я серия: статистически значимого влияния изменения магнитного наклонения на амплитуду фоторецепторных ответов на синие или красные вспышки света обнаружено не было.

Заключение: мы обнаружили, что изменения во внешнем магнитном поле модулируют амплитуду электроретинограммы, записанной от изолированной сетчатки в ответ на синие, но не на красные вспышки. Это хорошо согласуется с поведенческими данными о способности птиц к ориентации в лабораторных условиях при освещении синим, но не красным светом. Эффект от изменения магнитного наклонения не наблюдался для изолированных фоторецепторных ответов. Одним из объяснений такого результата может быть локализация магнитного компаса птиц в других типах клеток сетчатки, помимо фоторецепторов, например в горизонтальных или биполярных клетках. Исследование было поддержано грантом РНФ №16-14-10159.

ВЛИЯНИЕ ШУМОВ МАЛОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ НА МЕХАНИЗМЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО СЛУХА У ДЕЛЬФИНА АФАЛИНЫ (*TURSIOPS TRUNCATUS*)

Е.В. Сысуева¹, А.П. Гвоздева², Д.И. Нечаев¹, М.Б. Тараканов¹

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

²Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

evgeniasysueva@gmail.com

Получены данные о влиянии шумов малой интенсивности на механизмы пространственного слуха, в частности на остроту луча приема (зависимость слуховой чувствительности от направления на источник звука). Исследование проведено на представителе подотряда зубатых китов черноморском дельфине афалине (*Tursiops truncatus ponticus*). Задачей исследования являлось для заданного частотного диапазона определить ширину луча приема и построить диаграммы направленности в присутствии шумовой помехи. В качестве помехи использован широкополосный шум малой интенсивности (УЗД шума 105 дБ относительно 1 мкПа). Тестовые стимулы представляли собой серии коротких тональных посылок с несущей частотой 64 кГц. Схема эксперимента была стандартная для электрофизиологической неинвазивной методики. В эксперименте были задействованы два излучателя звука: излучатель тестового сигнала перемещали относительно определенной точки на голове животного (начало рострума) по кругу на фиксированном расстоянии; излучать шумовой помехи был фиксировано расположен на таком же расстоянии в одном из азимутальных положений относительно рострума животного ($\pm 90^\circ$, $\pm 60^\circ$, $\pm 30^\circ$, 0°). Вызванные потенциалы в ответ на тестовые стимулы зарегистрированы через равные углы (15 градусов) от 0 до 120 градусов с каждой стороны. Исследование показало различия диаграмм направленности во время действия шумовой помехи с разных направлений относительно контроля в тишине, было отмечено общее снижение слуховой чувствительности дельфина во время поступательного смещения источника шума во фронтальные положения и неизменную форму луча приема. Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда 17-74-20107.

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРЕДЕЛЕНИЮ И ПРОМЫСЛУ КЛЮВОРЫЛОЙ АНТИМОРЫ (*ANTIMORA ROSTRATA*) В РАЙОНЕ ОСТРОВОВ КЕРГЕЛЕН И КРОЗЕ (ИЭЗ ФРАНЦИИ)

А.М. Сытов¹, А.М. Орлов^{1,2,3,4,5}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

³Дагестанский государственный университет

⁴Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН

⁵Томский государственный университет

sytov@vniro.ru, orlov@vniro.ru

Под *Antimora* представлен двумя видами – мелкочешуйной *A. microlepis* и клюворылой *A. rostrata* антиморами, населяющими умеренные и холодные воды. *A. microlepis* обитает в северной Пацифике, а *A. rostrata* – в остальных районах Мирового океана. Оба вида ведут придонно-pelagicкий глубоководный образ жизни и могут формировать повышенные концентрации. Распределение клюворылой антиморы детально изучено лишь в Атлантическом океане, для южной же части ее ареала имеются немногочисленные фрагментарные сведения.

Цель работы – представить результаты анализа данных о пространственном и вертикальном распределении клюворылой антиморы в районе островов Кергелен и Крозе (южная часть Индийского океана).

Материалом послужили данные о более 10 тыс. поимок клюворылой антиморы в период 1997–2016 гг., полученные в ходе ярусного промысла патагонского клыкача в ИЭЗ Франции, из базы данных Национального музея естественной науки (MNHN, Париж, Франция), которые были представлены по одноградусным квадратам и 100-метровым горизонтам.

В районе островов Кергелен клюворылая антимора распространена в основном на островном склоне архипелага с юго-запада до северо-востока, а также к западу на подъеме Леклер и северо-востоку на отроге Галини.

В районе островов Крозе клюворылая антимора встречается к западу и северо-западу от архипелага на склоне и многочисленных горах и банках до подъема Дель Кано.

Постановки яруса осуществлялись на глубинах от 500 до 2600 м, в среднем 1250 м. В районе островов Кергелен и Крозе было сделано 7558 и 3088 постановок соответственно.

В районе островов Кергелен максимальная встречаемость (свыше 11%) отмечена на глубинах 1000–1500 м.

В районе островов Крозе максимальная встречаемость (12.0% и 14.7%) отмечена на глубинах 1400–1500 м и 1500–1600 м.

Улов на усилие (CPUE) измерялся в кг на 1000 крючков. Наибольшие показатели отмечены на границе 200-мильной зоны в обоих районах и составили – 15–19 кг/1000 крючков для островов Кергелен и свыше 25 кг/1000 крючков для островов Крозе. Ярко выраженных изменений показателей CPUE по месяцам не наблюдалось. Уловы и CPUE с 1997 г. по 2016 г. постепенно возрастили, что связано с запретом тралового промысла и переходом на ярусный промысел с последующим усовершенствованием технологии последнего.

Авторы выражают благодарность своим коллегам из Франции за предоставленные данные о поимках клюворылой антиморы в районе о-во Кергелен и Крозе.

ВОЗМОЖНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ ЭПИЗОДИЧЕСКОЙ ПАМЯТИ У ГРЫЗУНОВ ДИКИХ ВИДОВ В МОДЕЛИ РАСПОЗНАВАНИЯ ОБЪЕКТОВ

К.А. Торопова^{1,2}, Д.И. Ивашкин¹, К.В. Анохин², О.И. Ивашкина^{1,2}

¹НИЦ «Курчатовский институт»

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

xen.alexander@gmail.com

Одной из наиболее важных особенностей памяти у человека является феномен эпизодической памяти, связанный с тем, что человек способен вспоминать целостный эпизод: сцену, содержащую информацию о событии, контекстуальную информацию и информацию о времени запоминания. Для оценки способности животных реконструировать единичные события прошлого было предложено рассматривать способность к формированию эпизодической памяти как возможность поведенческого ответа на три вопроса: «что?», «где?» и «когда?». Подобную память у животных на сегодняшний день принято соотносить с эпизодической памятью человека и называть также эпизодической или «эпизодо-подобной» («episodic-like memory» в зарубежной литературе). Эпизодическая память у человека является долговременной и может храниться годами. Поэтому важным является вопрос о том, способны ли животные формировать долговременную эпизодическую память.

В данной работе исследовали возможность формирования долговременной эпизодической памяти у взрослых самцов трех диких видов грызунов: малых лесных мышей (*Sylvaemus uralensis*, n=13), рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*, n=15) и полевых мышей (*Apodemus agrarius*, n=13). Для моделирования эпизодической памяти с каждым грызуном было проведено по 5 экспериментальных сессий длительностью 10 мин каждая: (1) две сессии предобучения, во время которых животное привыкало к экспериментальной арене и наличию в ней объектов; (2) две сессии обучения, во время которых животное обследовало два новых набора объектов (тип А и тип Б), расположенных в различных позициях, и запоминало информацию о типе, времени и расположении объектов; (3) а также сессия тестирования, во время которой животным давали обследовать объекты обоих типов А и Б в новых и старых положениях и проверяли наличие памяти по критериям «что», «где» и «когда». Сессии предобучения, обучения 1 и 2 и тестирования были разделены промежутком в 24 ч.

При тестировании в задаче распознавания объектов у рыжих полевок и малых лесных мышей было выявлено наличие долговременной памяти о компоненте «где», но не о компонентах «что» и «когда». То есть животные этих видов были способны воспроизводить только пространственную, но не эпизодическую, память в данной задаче. Только у полевых мышей было показано наличие памяти о каждом из трех компонентов «что», «где» и «когда», что свидетельствует о наличии долговременной эпизодической памяти у грызунов данного вида. При этом, разные полевые мыши одинаково успешно распознавали тип объектов, место их положения и время предъявления, тогда как у малых лесных мышей и особенно у рыжих полевок была выявлена высокая индивидуальная вариабельность распознавания по критериям «что», «где» и «когда». Таким образом, в настоящей работе была показана возможность формирования долговременной эпизодической памяти о нейтральном событии у диких животных. При этом способности к формированию долговременной эпизодической памяти были различными у трех исследованных видов, что может отражать отличия их поведенческих стратегий.

Работа поддержана грантом РФФИ № 19-315-80020.

ЗНАЧЕНИЕ ВИЗУАЛЬНЫХ ОРИЕНТИРОВ ДЛЯ АССОЦИАТИВНОГО ОБУЧЕНИЯ МИКРОНАСЕКОМЫХ НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДОВ THYSANOPTERA И COLEOPTERA

М.А. Федорова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
mariafedorova1997@gmail.com

Обучение – адаптивная модификация поведения на основе индивидуального навыка – проявляется во многих группах насекомых. Однако, в связи с миниатюризацией, у микронасекомых происходят значительные изменения в нервной системе, и, в том числе, в зрительном анализаторе, которые могут повлечь за собой изменения в способности к обучению с помощью визуальных стимулов. Для микронасекомых характерны только аппозиционные фасеточные глаза, свойственные дневным насекомым. Их смежные омматидии постоянно изолированы друг от друга непрозрачным пигментом и рецепторы воспринимают только свет, направление которого совпадает с осью данного омматидия. Влияние миниатюризации на способности к ассоциативному обучению ранее изучалось только для представителей рода *Trichogramma* Westw. (Нутелоиды: *Trichogrammatidae*), возможности к обучению визуальным стимулам у других микронасекомых ранее не были исследованы. В данной работе разработана методика этологических экспериментов с миниатюрными насекомыми и проведены первые эксперименты по изучению способности к ассоциативному обучению микронасекомых из отрядов Thysanoptera и Coleoptera. На миниатюрной термоарене с экраном, разработанной нами на основе конструкции, предложенной для изучения *Drosophila* Fall. (Дiptera: *Drosophilidae*), проведены эксперименты по ассоциативному обучению визуальным стимулам трипсов *Frankliniella occidentalis* Tryb. (Thysanoptera: *Thripidae*) и жестокрылых *Acrotrichis grandicollis* Mnnh. (Coleoptera: *Ptiliidae*). Размеры насекомых – около 1 мм. У данных насекомых наблюдаются концентрация и олигомеризация ЦНС, сокращение числа нейронов, асимметрия ЦНС на личиночной стадии, изменения ориентации и относительных размеров ряда мозговых зон, но, несмотря на это, для обоих видов мы показали способность к ассоциативному обучению. Таким образом, у изученных представителей Thysanoptera и Coleoptera модификации мозга, связанные с миниатюризацией, не влияют на пластичность поведения и способность к ассоциативному обучению. Изменения, затрагивающие зрительный анализатор, не влияют на способность к ориентации с помощью визуальных стимулов, по сравнению с более крупными насекомыми.

МИГРАЦИИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ: ПОДГОТОВКА АТЛАСА

С.П. Харитонов, К.Е. Литвин, И.А. Харитонова

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

База данных Центра кольцевания птиц содержит более 42 000 возвратов колец от 36 видов гусеобразных птиц. Кроме путей миграций, эти данные позволяют получить массу других сведений: выявить изменение путей миграций во времени, очертить границы географических популяций (миграционных ареалов, flyways) и получить важнейший популяционный параметр – уровень ежегодной смертности. Удаётся также получить т.н. миграционный паттерн отдельных видов и популяций. Например, зимующие в Индии шилохвости (*Anas acuta*) летят гнездиться прямо на север, здесь же зимующие свиязы (*An. penelope*), мигрируя на север, образуют в Сибири направленную на восток «петлю» длиной около 1000 км.

Данные кольцевания по многим видам показывают особенность влияния глобального потепления на водоплавающих птиц. Места зимовок чаще постоянны, однако места гнездования смещаются все севернее. Поэтому средняя дистанция между местом зимовки и местом гнездования на протяжении XX века и далее у большинства видов прогрессивно увеличивается.

Кроме традиционных, результаты кольцевания дали сведения по: 1) распределению встреч птиц в разных местностях по отношению другу к другу внутри вида; 2) распределению встреч птиц в зависимости от экологических особенностей территории. Для выполнения первой задачи получены две характеристики по каждому виду: 1) агрегированность – средняя дистанция между встречами разных птиц в данной местности (показатель, насколько близко друг к другу расположены возвраты колец); 2) концентрированность – число встреч птиц, которые располагаются друг от друга не более, чем на некотором выбранном «ключевом» расстоянии (показатель, показывающий каков размер групп возвратов у разных видов). Среди речных уток серая утка (*An. strepera*) оказалась наиболее агрегированной: возвраты этого вида располагаются на относительно меньшем расстоянии друг от друга, чем у других видов. Положение групп (кластеров) возвратов колец различной численности показывают, что среди речных уток наибольшие концентрации возвратов демонстрируют крякву (*An. platyrhynchos*) и чирок-свистунок (*An. crecca*). Концентрированность у этих видов наибольшая относительно других видов. Среди нырковых уток наиболее плотные агрегации возвратов образует белоглазый нырок (*Aythya nyroca*), что, видимо, связано с все большей фрагментацией ареала этого вида. Наибольшие концентрации возвратов среди нырковых образует хохлатая чернеть (*Ay. fuligula*).

Возвраты колец также позволили определить два экологических параметра распределения встреч: 1) среднее расстояние встреч уток от ближайшей реки или небольшого озера; 2) среднее расстояние встреч от ближайшего берега моря или большого озера. Например, кряквы в западной и центральной Европе сильнее приурочены к глубокой воде, чем в восточной Европе. В северной части Западной Сибири кряквы также имеют более сильную тенденцию концентрироваться около глубоких вод, чем в восточной Европе. Подобные картины экологической приуроченности были составлены для ряда видов речных и нырковых уток. Оказалось, что резко падающий в численности в Европе красноголовый нырок (*Ay. ferina*) именно в Европе на зимовках оказался наиболее «сухопутным» среди других нырковых уток, примерно в той же степени, как речные шилохвость и чирок-свистунок.

ОРИЕНТИРОВАНИЕ СЕРОГО ВАРАНА *VARANUS GRISEUS* В ПРЕДЕЛАХ ИНДИВИДУАЛЬНОГО УЧАСТКА

А.Ю. Целлариус

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
ale5386@yandex.ru

У серого варана постоянные убежища, кормовые участки, места социальных контактов и другие центры активности располагаются обычно на значительном удалении друг от друга, за пределами непосредственного восприятия. При этом варан, идущий из одного центра в другой, например с места кормежки к одной из ночных нор, часто передвигается практически по прямой. У части старых самцов основное место летнего пребывания находится в 5–10 км от места зимовки и весеннего кормового участка, который, однако, они периодически посещают. При таком переходе, занимающем несколько часов, варан весьма точно выдерживает направление, выходя прямо к одной из ночных нор. Самка Кусачая и самец Эс Девятый спаривались в течении нескольких лет подряд на одном и том же участке, поперечником около 300 м, расположенным вблизи границ индивидуального участка Эс Девятого. В период спаривания Кусачая приходила сюда со своего постоянного участка обитания, расположенного приблизительно в 2 км, на срок до трех дней, после чего возвращалась обратно.

Отловленных варанов мы приносили в лагерь, где их измеряли и метили, а на следующий день относили в место поимки и выпускали. Дважды, в силу обстоятельств, нам пришлось выпустить животных около лагеря. Самка, пойманная в трех километрах от лагеря, в течение нескольких дней бродила в его окрестностях и так и осталась в этом районе. Самец, пойманный в 3.5 км, также поначалу бродил в окрестностях лагеря, при этом траектория его перемещений напоминала расширяющиеся круги. На четвертый день, находясь в 650 м от лагеря, самец резко, более чем на 90°, изменил направление движения и прыжком ушел в район поимки. Сложилось полное впечатление, что самец наконец «зацепил» некий известный ему ориентир.

Вараны способны запоминать места «с первого предъявления». Самец, идущий по следу самки (такое следование может продолжаться несколько дней), при наступлении вечера оставляет ее след и направляется к ближайшему ночному убежищу, часто за несколько сотен метров. Утром, выйдя из норы, он прямо возвращается к месту, где был оставлен след самки, не придерживаясь своего вечернего следа. Когда самка приступает к устройству гнездовой норы, то в течение дней шести она роет до полутора десятков пробных нор, разбросанных на площади до 4–5 га. Затем в какой-то момент она возвращается к одной из пробных нор (иногда к одной из первых) и заканчивает на ее основе устройство полноценной гнездовой норы, т.е. самка помнит места расположения (и, по-видимому, качество!) пробных нор.

Очевидно, что ориентирование в пределах индивидуального участка невозможно без представления о взаиморасположении неких конкретных объектов (ориентиров). При этом далеко не все эти объекты имеют непосредственное биологическое значение (убежища, места концентрации корма и т.п.). Иначе говоря, ориентирование предполагает существование когнитивной карты, включающей множество объектов, в том числе совершенно нейтральных, каковая складывается на основе индивидуального опыта, при этом система ориентиров у каждой особи тоже индивидуальна. Т.о. изучение ориентирования в пределах индивидуального участка, в отличие от навигации при миграциях, ставит перед исследователем в первую очередь вопросы не из области врожденных реакций на астрономические и/или электромагнитные сигналы, а из области когнитивной психологии.

МАГНИТНАЯ КАРТА У МИГРИРУЮЩИХ ПТИЦ И ДРУГИХ ЖИВОТНЫХ

Н.С. Чернцов^{1,2,3}

¹Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН

²Санкт-Петербургский государственный университет

³Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

e-mail nikita.chernetsov@gmail.com

Животные, совершающие дальние перемещения, должны пользоваться двумя связанными между собой, но разными системами: компасной системой (компасом), которая позволяет выбирать и поддерживать определённое направление относительно сторон света, и системой позиционирования (карты), которая позволяет понять, где животное находится относительно цели своих перемещений. Концепция карты и компаса, которая была сформулирована в середине XX в. (Kramer, 1957, 1961), не привязана к конкретным механизмам ориентации и навигации: компасная система и навигационная система (карта) могут быть основаны на разных физических принципах и на разных сенсорных модальностях.

У мигрирующих птиц известны три компасные системы (солнечная, звёздная и магнитная). Физическая природа системы позиционирования является предметом интенсивных исследований; в настоящее время наиболее многообещающие выглядят концепции геомагнитной и ольфакторной карты (Чернцов, 2016). В ходе серии экспериментов нам удалось показать, что у мигрирующих тростниковых камышевок (*Acrocephalus scirpaceus*) навигационная карта основана на параметрах геомагнитного поля, которые воспринимаются неизвестным рецептором, иннервируемым глазничной ветвью тройничного нерва (V1, Chernetsov et al., 2008; Kishkinev et al., 2013, 2015; Pakhotov et al., 2018). Виртуальное магнитное смещение во время весенней миграции с побережья Балтийского моря на 1000 км к востоку в Московскую область приводит к ре-ориентации в круговых аренах (конусах Эмлена) в сторону районов размножения на СЗ России и в южной Финляндии, только если V1 является интактным; при билатеральном пересечении нерва птицы сохраняют базовую СВ ориентацию, как до смещения. Виртуальное магнитное смещение в магнитных кольцах приводит к такому же результату, как и реальное физическое смещение; для ре-ориентации в таком случае также необходим интактный V1.

Магнитная карта обнаружена также у амфибий, морских ракообразных, морских черепах, костистых рыб и других животных. При этом пространственное разрешение магнитной карты недостаточно, чтобы полностью объяснить точность навигации у птиц и других животных, мигрирующих на значительные расстояния (Komolkin et al., 2017). Необходимо наличие иных систем позиционирования, оперирующих на меньшем пространственном масштабе.

Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ 17-14-01147.

ОРИЕНТАЦИЯ ПО МАГНИТНОМУ ПОЛЮ У ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ *RANA TEMPORARIA* L., 1758

В.В. Шахпаронов, А.А. Большаякова, А.П. Головлёв, Е.Е. Грицышина, С.В. Огурцов

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

Ориентация животных по магнитному полю Земли до сих пор остаётся довольно загадочной для человека, который сам этим чувством не обладает. Среди позвоночных животных наиболее изучены в этом отношении птицы, морские черепахи и хвостатые земноводные. По бесхвостым земноводным на данный момент известно всего несколько исследований, проведенных на головастиках и взрослых животных, однако поиск оптимального дизайна эксперимента и модельного объекта для него продолжается. В наших работах в качестве объекта выбрана травяная лягушка и исследована её реакция на изменение направления магнитного поля в разных конструкциях Т-образного лабиринта.

Были проведены две серии опытов. В первой, проведенной осенью 2016–2018 гг в НИИЯФ МГУ (поле моделировали в трёхосевой системе колец Гельмгольца диаметром 3 м) и на Биологическом факультете МГУ в лаборатории ориентации животных (магнитное поле моделировали в системе кольца Меррита со стороной 2 м) исследовали реакцию травяных лягушек (74 самца и 32 самки), стимулированных к размножению посредством изменения температурно-светового режима, а также введения гормонов (хорионический гонадотропин и гонадорелин). В ходе опытов изменяли как горизонтальную, так и вертикальную компоненты магнитного поля.

Во второй серии опытов, проведенной на Звенигородской Биологической станции МГУ весной 2019 г, участвовали самцы травяной лягушки ($N=32$), отловленные среди кладок икры и сразу после того протестированные в системе кольца Меррита. Была исследована реакция на изменение горизонтальной составляющей магнитного поля.

Были опробованы две конструкции Т-образного лабиринта: с впускной камерой, находящейся сверху от рукавов, и с горизонтальной впускной камерой длиной 25 см. Общая длина рукавов составляла 127 см, а сами они располагались вдоль оси миграции лягушек из реки Москва (место зимовки) в нерестовый водоём. Из двух конструкций лабиринтов более удачной оказалась модель с горизонтальной впускной камерой. Также лягушки были более активны в предварительно смоченном водой лабиринте. Среди способов стимуляции брачного поведения хорошо себя зарекомендовала комплексная стимуляция посредством изменения температурного и светового режима и введения гонадорелина. Хорионический гонадотропин практически не оказывал эффекта на поведение лягушек.

Хороших результатов удалось достичь в экспериментах с лягушками, которых отлавливали весной среди икры и тестировали сразу, при этом самцы статистически значимо чаще выбирали рукав, который в соответствии с направлением магнитного поля вёл в сторону нерестового пруда. При искусственной стимуляции результат не был устойчив и в разные годы и колебался от статистически значимого до близкого к таковому.

По предварительной оценке, травяные лягушки реагируют на горизонтальную, а не на вертикальную составляющую магнитного поля Земли.

В целом, травяная лягушка оказалась достаточно сложным объектом, и причины флюктуации её поведения требуют дальнейшего исследования.

Работа была выполнена в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег”. Авторы также выражают признательность сотрудникам НИИЯФ МГУ А.В. Спасскому и В.М. Лебедеву за помощь при проведении опытов в НИИЯФ.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВИБРАЦИОННОЙ ОРИЕНТАЦИИ ПЕСЧАНОГО УДАВЧИКА (*ERYX MILIARIS*)

Л.С. Шестаков

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
zicrona@yandex.ru

Песчаный удавчик может проявлять активность как на поверхности, так и в субстрате, где ориентация при помощи зрительной, химической или термо чувствительности затруднена. Тем не менее, животному необходимо решать задачи поиска пищевого объекта, избегания потенциальной угрозы и т.д. Мы использовали несколько вибрационных стимулов, имитирующих перемещение по субстрату потенциальной жертвы или хищника. Для генерации стимулов использовали вибростенд 4810 (Bruel & Kjaer) и металлические грузы массой 60 и 200 г. Для регистрации сигналов – лазерный виброметр PDV 100 (Polytec). Для исключения влияния остаточных химических стимулов эксперимент каждый раз проводился на новом чистом субстрате. Оценивали общее изменение активности животного. В нескольких случаях была отмечена пищевая реакция на стимул, имитирующий кормовой объект. Это позволяет предположить, что *Eryx miliaris* может использовать вибрации субстрата для ориентации.

ОРИЕНТИРОВАНИЕ В СОЦИАЛЬНОМ ПРОСТРАНСТВЕ. КОММУНИКАБЕЛЬНОСТЬ ОБЫКНОВЕННЫХ БУРОЗУБОК (*SOREX ARANEUS* L.) В БЕСКОНТАКТНОМ ТЕСТЕ ВЫБОРА

Н.А. Щипанов

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

Обыкновенная бурозубка способна возвращаться с 1200 и 1600 м, вероятность возврата соответствует модели случайного обнаружения пространства радиусом около 400 м (Купцов, 2013). Замечу, что для бурозубок первого года жизни характерны экскурсии, в результате обыкновенные бурозубки знакомы с пространством радиусе около 200 м (Щипанов и др., 2008; 2011). Среднее время отсутствия зверьков перемещенных до 400 м – 1–2, а далее – 4–6 дней. Увеличение времени возврата может быть связано со скоростью перемещения, непроницаемостью заселенной территории, задержками в поисках подходящего нового участка. Результаты теста выбора в открытом поле: оценка дистанции, скорости перемещения и времени присутствия в зонах, примыкающих к сетчатым контейнерам (один со стимулирующим животным другой пустой), позволяют детализировать эти аспекты. Серии испытаний включали зверьков, содержавшихся поодиночке (несоциализированных), или в парах (социализированных). Коммуникабельность, которая в случае бурозубки соответствует склонности к агрессии против конспецифика – более 70% взаимодействий в контактном тесте у этого вида агрессивны (Щипанов и др., 1998), оценена как активность в зонах контакта в долях от активности, ожидаемой для свободного перемещения на соответствующей площа-ди и относительная активность в выделенных зонах. Средняя скорость перемещения в тесте у несоциализированных особей составляла: при отсутствии стимулятора 648 м/час; в присутствии стимулятора у несоциализированных 792, у социализированных до 1296 м/час. С учетом того, что землеройки активны около 10 часов в сутки (Хляп и др., 1977; Хляп, 1980) можно заключить, что при перемещении в нужном направлении зверьки способны преодолеть дистанции 1200 и 1600 м в переделах одних суток, т.о. исключить ориентирование по направлению. Обнаружена достоверная корреляция переменных с общей длиной пробега в тесте и массой тела особи. Коммуникабельность социализированных землероек была достоверно выше. Выявлена хорошая повторяемость ($r>0.5$) основных характеристик поведения и индексов выбора. На основании корреляции с массой тела можно ожидать, что различия в индивидуальном поведении (behavioral personality) связаны с уровнем метаболизма. Различия в поведении, связанные с массой тела, позволяют предполагать вклад эффекта Chitty (1958, 1967) в динамику численности вида. Большая коммуникабельность социализированных особей соответствует большей активности в контактных тестах оседлых по сравнению с нерезидентными землеройками (Щипанов и др., 1998; Shchipanov et al., 2005). Этот эффект может способствовать поддержанию эксклюзивного пространства, и препятствует оседанию на занятой территории, но не влияет на ее проницаемость для транзитной особи. Таким образом, перемещения зверьков можно моделировать без учета ограничений, связанных с социальной средой. Зверьки демонстрировали тенденцию ($p<0.1$) снижения скорости перемещения в тестах со знакомыми особями. Это может свидетельствовать о способности распознавания соседей. Удвоенный радиус знакомого пространства, равный 400 м в модели Купцова (2013), может объясняться ориентированием в социальной среде.

Работа поддержана грантом РФФИ 19-04-00985.

КОГНИТИВНЫЕ КАРТЫ ЖИВОТНЫХ: КОНЦЕПТУАЛЬНЫЙ АСПЕКТ

А.В. Якимчук

Российский государственный гидрометеорологический университет
eufrainu@gmail.com

Навигация по когнитивной карте остаётся наиболее оспариваемой стратегией из четырёх общепринятых (Rescorla, 2018). Дело даже не в реализме или элиминативизме относительно самих ментальных репрезентаций (Иванов, 2018). Прямое наблюдение приватных состояний, вернее, его невозможность, – пока также не вызывает вопросов. На наш взгляд, дискуссия, в первую очередь, вызвана тем, что термин «когнитивная карта» в своём изначальном смысле (Tolman, 1948) теряет актуальность (разумеется, в определённых областях знания – *animal cognition*).

С одной стороны альтернативные выражения понятия (“map-in-the-head metaphor”, “map-like mental representation”, “inner GPS in the brain”, “Innenwelt”, “мысленный план”), с другой стороны – те дополнения в содержание этого термина, которые были вызваны появлением ряда ключевых работ (O’Keefe, Nadel, 1978; Gallistel, 1990; Wallraff, 2005), привели к тому, что «когнитивная карта животного» лишилась чётких границ определения и, соответственно, применения. Не совсем ясно, что стали со временем подразумевать: навигацию по карте, навигацию по тому, что скорее похоже на карту, или навигацию таким образом, как если бы при этом использовалась карта (Kitchin, 1994). Отсюда – избыточность термина “карта” очевидна. К тому же, когнитивная карта вовсе и не должна являться именно «картой» в привычном понимании, если допустить, что она попросту может выступать как её функциональный аналог. Другими словами – не обладая картографической структурой, «когнитивная карта», тем не менее, будет исполнять роль и назначение карты.

При интерпретации поведения животного «когнитивная карта» может иметь несколько значений. В обыденном смысле – это любой ментальный или нейронный механизм, лежащий в основе способности к навигации (здесь явная тавтология: наличие когнитивной карты равнозначно возможности навигации в пространстве, и наоборот). В широком смысле «когнитивная карта» – ментальное представление, отображающее геометрические аспекты окружающего пространства: топологические (подобно карте-метро), метрические (подобно карте города) и др. Если говорить о «когнитивной карте» в строгом смысле, то она должна удовлетворять следующим требованиям: репрезентировать геометрические аспекты среды, иметь геометрическую структуру, соответствовать критериям истинности (Rescorla, 2009, 2018).

«Когнитивная карта» может оказаться впоследствии не более чем метафорой, основанной на интроспекции (Shettleworth, 2010). Таким образом, если эвристический потенциал модели признать исчерпанным, мы должны либо избегать употребления термина (Bennett, 1996), либо попытаться модифицировать его («*the parallel map theory*», Jacobs, Schenk, 2003). Либо считать этот конструкт гипотетическим, как обозначение некоего процесса по своей сути, а не результата. Процесса, который ещё только предстоит исследовать.

ИЗУЧЕНИЕ МАГНИТОРЕЦЕПЦИИ У СЕРЫХ ТЮЛЕНЕЙ (*HALICHOERUS GRYPUS*)

А.П. Яковлев

Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН
xloroplast@mail.ru

Магнитные поля, в том числе и геомагнитное поле, являются важным абиотическим фактором, оказывающим различные влияния на поведение и состояние живых объектов. Геомагнитное поле используется некоторыми животными для ориентации в пространстве и при осуществлении миграций.

Отдельный интерес для исследования магниторецепции представляют ластоногие, обитающие в арктическом регионе. Из-за близости к северному магнитному полюсу, интенсивность глобальных магнитных бурь и естественных колебаний геомагнитного поля в этом регионе на порядок превосходит показатели экваториальных областей. Вопрос о магниторецепции и магнитонавигации у настоящих тюленей до сих пор остается дискуссионным. С одной стороны, например, анализ траектории миграции гренландского тюленя в открытых водах Баренцева моря показывает наличие протяженных прямых участков пути, при фактическом отсутствии визуальных ориентиров, что позволяет логично предположить наличие магнитонавигационной системы у этих животных. С другой стороны, ряд эпизодических исследований, представленный в научной литературе, отражает лишь воздействие магнитных полей на отдельные физиологические или поведенческие показатели.

В ходе исследовательских работ были задействованы две половозрелые самки серого тюленя (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791). Источник электромагнитного поля включал в себя: задающий генератор с возможностью установления несущей частоты в диапазоне 0,01–36 Гц; излучающую антенну в форме горизонтальной рамки. Напряженность искусственного электромагнитного поля синусоидальной формы, подаваемого на излучающую антенну, составляла 45–50 А/м. В работе использованы методы: сплошного протоколирования, регистрации отдельных поведенческих актов и условных рефлексов.

Проведенные эксперименты показали, что при экспозиции серых тюленей в ЭМП с частотами 2–8 Гц, 16–20 Гц, 34–36 Гц в течение 20 минут наблюдается возбуждение животных, рост количества актов всплытий за 1 минуту, возникают специфические поведенческие акты.

При воздействии на животных ЭМП длительностью 1–4 часа, эффект его влияния на двигательную активность носит разнонаправленный характер (снижение или повышение) и зависит от продолжительности экспозиции и генерируемой частоты.

Изучая влияние ЭМП в области частот первой моды Шумановских резонансов (7,62 Гц) были выявлены магнитные биологические эффекты, возникающие в ответ на экспозицию серого тюленя в ЭМП с частотой 8 Гц, выраженные в росте двигательной активности животного и избегании им выходов на сушу. Анализ полученных результатов может свидетельствовать о том, что естественные электромагнитные поля в области частот Шумановских резонансов, возбуждаемые при многих опасных гидрометеорологических процессах, способны восприниматься серыми тюленями.

Изучение влияние искусственного ЭМП с частотой 8 Гц на работоспособность серых тюленей показало, что экспозиция в нем животных оказывает раздражающее, вызывающее чувство тревоги воздействие, проявляющееся в снижении эффективности реализации инструментальных условных рефлексов, что приводит к снижению работоспособности серых тюленей.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

Александров Ю.И.	3	Жуковская М.И.	28, 52
Анашина А.Д.	11, 66	Зайцев В.А.	29, 30
Андрейчев А.В.	4, 5	Запруднова Р.А.	31
Анисимов В.Н.	6	Зворыкин Д.Д.	32
Анохин К.В.	34, 69	Зотов В.А.	33
Антипов В.А.	53	Ивашкин Д.И.	69
Астахова Л.А.	66	Ивашкина О.И.	34, 69
Барабанов В.М.	7	Извеков Е.И.	35
Бастаков В.А.	59	Исаева О.М.	36, 54
Белотелов Н.В.	30	Ищенко И.С.	37
Бердиев Р.К.	7	Кавокин К.В.	11, 28, 38, 66
Большаков К.В.	12	Калинин А.А.	39
Большакова А.А.	8, 20, 24, 74	Карпов В.Э.	40
Бондаренко Н.А.	9	Карпова И.П.	40
Борисенко Э.С.	10	Карцев В.М.	41
Бояринова Ю.Г.	11, 28	Касумян А.О.	63
Булюк В.Н.	12	Кириллов П.И.	60
Бурский О.В.	13	Кириллова Е.А.	60
Ванисова Е.А.	14	Киселева Е.И.	59
Васильева Н.Ю.	15	Кияйкина О.С.	5
Веснина Л.В.	16	Клочкова А.Д.	42
Власова А.А.	23	Ковех А.Р.	36
Воронцов Д.Д.	49	Кондрашев С.Л.	43
Воротков М.В.	12	Корнеева Е.В.	21
Вострецова Е.В.	17	Крылов А.К.	44
Высоцкий А.Л.	6	Кузишин К.В.	10
Гаврилов Вад.В.	17	Купцов А.В.	45
Гаврилов Вал.М.	17	Купцов П.А.	64
Гаврилов Вл.В.	18	Лапшин Д.Н.	25, 46
Гвоздева А.П.	67	Латанов А.В.	6
Головлёв А.П.	19, 20, 74	Литвин К.Е.	71
Голубева Т.Б.	21	Лях Ю.Г.	47
Григоркина Е.Б.	22	Максимова Е.М.	48
Грицышин В.А.	8, 23, 24	Маттес Г.	13
Грицышина Е.Е.	8, 20, 23, 24, 74	Межерицкий М.И.	49
Груздева А.М.	34	Михеев В.Н.	50
Гуликова В.И.	7	Найденко С.В.	65
Девицина Г.В.	25	Нечаев Д.И.	67
Демидова Е.Ю.	13	Никодимов С.С.	23
Демьянец С.С.	26	Никольский А.А.	51
Дубровская А.С.	53	Новикова Е.С.	52
Дьяконова В.Е.	49	Оань Л.Т.К.	63
Желанкин Р.В.	27	Огурцов С.В.	19, 23, 42, 53, 74

Окrestина Н.Ф.	36, 54	Строкач Н.Н.	23
Оленев Г.В.	22	Сысуева Е.В.	67
Ольшанский В.М.	50, 55	Сытов А.М.	68
Орлов А.М.	56, 68	Тараканов М.Б.	67
Орлов О.Ю.	57, 58, 59	Торопова К.А.	34, 69
Павлов Д.С.	10, 60	Труш Е.Б.	20
Панкова Н.А.	35	Тяглик А.Б.	34
Панов И.Н.	37, 61	Федорова М.А.	70
Пахомов А.Ф.	11	Фирсов М.Л.	66
Пахомов М.В.	62	Харитонов С. П.	26, 71
Пашенко Н.И.	63	Харитонова И.А.	71
Петров Е.А.	23	Хрущова А.М.	15
Плескачева М.Г.	64	Целлариус А.Ю.	72
Рогова Н.В.	26	Чербунин Р.В.	11, 66
Рожнов В.В.	65	Чернецов Н.С.	11, 37, 66, 73
Розенфельд С.Б.	26	Чистополова М.Д.	65
Ротов А.Ю.	66	Шахпаронов В.В.	8, 19, 20, 24, 74
Рыжов В.А.	28	Шестаков Л.С.	75
Савельев С.В.	7	Щипанов Н.А.	76
Синельщикова А.Ю.	12	Эрнандес-Бланко Х.А.	65
Смирнов Ю.В.	30	Якимчук А. В.	77
Созинов А.А.	3	Яковлев А.П.	78
Соловьев М.Ю.	26	Ячменникова А.А.	65
Сорокин П.А.	65		

Научное издание

Тезисы II научной конференции

«Ориентация и навигация животных»

Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 80 с.

Отпечатано в типографии “Галлея-Принт”

Объем 6,7 уч.изд.л. Тираж 130 экз.