

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра зоологии позвоночных

Утвенко Глеб Алексеевич

**ИЗУЧЕНИЕ МИГРАЦИОННОЙ ОРИЕНТАЦИИ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ
В КРУГОВОЙ АРЕНЕ НА ПРИМЕРЕ ЛЕСНОГО НЕТОПЫРЯ
*PIPISTRELLUS NATHUSII***

Выпускная квалификационная работа магистра
по основной образовательной программе
06.04.01 «Биология»

Научный руководитель:
профессор кафедры зоологии позвоночных, д.б.н.
Чернецов Никита Севирович

Научный консультант:
старший научный сотрудник
Биологической станции «Рыбачий»
Зоологического института РАН, к.б.н.
Пахомов Александр Филиппович

Рецензент:
старший преподаватель
Факультета наук о жизни Университета Кила, к.б.н.
Кишкинев Дмитрий Александрович

Санкт-Петербург — 2023 г.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
1. Предмет исследования	6
2. Цель и задачи работы	6
3. Научная новизна	6
4. Теоретическая значимость.....	7
5. Практическая значимость	7
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	8
§1. Ориентация млекопитающих по магнитному полю Земли	8
§2. Миграции летучих мышей	9
§3. Навигация и ориентация животных	11
§4. Виды сенсорных модальностей, участвующие в ориентации и навигации летучих мышей	12
4.1. Слух и эхолокация	12
4.2. Зрение	14
4.3. Обоняние.....	17
4.4. Магниторецепция.....	19
4.4.1. Механизмы магниторецепции.....	19
4.4.2. Магниторецепция у летучих мышей	20
§5. Социальное взаимодействие летучих мышей при кормодобывании	23
5.1. Функции социальных криков насекомоядных летучих мышей	26
5.2. Спаривание летучих мышей во время остановок на миграционных путях	27
5.3. Влияние погодных условий на миграцию летучих мышей	28
5.4. Воздействие источников света на поведенческие реакции летучих мышей в период миграций	29
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	31
§1. Место проведения и сроки исследования.....	31
1.1. Объект исследования.....	31
1.1.1. Методы отлова летучих мышей.....	32

§2. Конструкции круговых арен для ориентационных тестов с летучими мышами ...	33
2.1. Конструкция круговой арены в 2020 году.....	34
2.2. Конструкция круговой арены в 2021 году.....	35
2.3. Конструкция круговой арены в 2022 году.....	36
§3. Дизайн эксперимента.....	37
§4. Обработка данных	38
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	41
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ	47
ГЛАВА 5. ВЫВОДЫ	50
БЛАГОДАРНОСТИ.....	51
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	52
Приложение №1	64
Приложение №2	65

АННОТАЦИЯ

Летучие мыши являются единственными млекопитающими, которые полностью освоили воздушное пространство наряду с птицами. На данный момент магнитная ориентация и навигация летучих мышей является практически неизученной темой в хироптерологии. Мы поставили цель провести серию экспериментов с лесным нетопырем *Pipistrellus nathusii*, чтобы убедиться, что они могут использовать геомагнитное поле для ориентации. В рамках работы были проведены ориентационные тесты с использованием разных модификаций круговой арены для выпуска летучих мышей. Нами впервые была создана специальная экспериментальная установка, состоящая из двух частей: магнитных колец системы Гельмгольца для манипуляций с магнитным полем и помещенной внутрь колец модифицированной версией круговой арены для выпуска мышей. Также мы впервые использовали тепловизор для видеозаписи вылета летучих мышей из экспериментальной арены и построения трека их полета за пределами измененного магнитного поля. Всего за август и сентябрь 2021–2022 гг. было протестировано 53 летучих мыши. В течение второго года мы записывали поведение летучих мышей после выпуска с помощью тепловизионной камеры. Хотя результаты 2021 г. неоднозначны, данные, полученные в 2022 г., позволяют предположить, что в данных условиях летучие мыши, в отличие от птиц, могли предпочесть местные слышимые ориентиры и направление ветра глобальным сигналам. Однако по записям выпущенных летучих мышей отчетливо видно, что у них есть определенные предпочтения в направлении, соответствующие их миграционной направленности.

ВВЕДЕНИЕ

Ориентация и навигация животных — это одна из самых захватывающих областей знаний биологии XXI века. Каждый год миллионы животных совершают миграционные перемещения в поисках пищи, крова и возможностей для размножения. Лучше всего миграция изучена у птиц: на сегодняшний день ученые располагают большим массивом данных о сезонных перемещениях видов птиц из разных отрядов, что стало возможным благодаря методам кольцевания и спутникового слежения (Gill et al., 2008; Klaassen et al., 2011; Thorup et al., 2020).

Однако миграция хорошо развита и присутствует у представителей других классов позвоночных животных: рыб (Béguet-Pon et al., 2015; Guttridge et al., 2017), амфибий (Shakhparonov and Ogurtsov, 2016; Shakhparonov et al., 2022), рептилий (Mansfield et al., 2014) и млекопитающих (Horton et al., 2011; Mayaud et al., 2022). Среди млекопитающих важно отметить второй по численности отряд класса — рукокрылых (Burgin et al., 2018; Solari and Baker, 2007), совершающих дальние миграции (Hutterer et al., 2005; Alcalde et al., 2021). К сожалению, несмотря на большое разнообразие видов и широкое распространение летучих мышей и крыланов, их навигационные способности остаются малоизученными. Наши познания в этой области отстают на пять десятилетий по сравнению с данными о механизмах ориентации и навигации птиц.

На сегодняшний день воробьинообразные птицы являются наиболее изученной группой позвоночных животных, совершающих дальние миграции. Для ориентации в пространстве они могут пользоваться магнитной и астрономической информацией. Птицы используют магнитный, звездный и солнечный компаса для того, чтобы определять направление полета во время миграции. Открытие и дальнейшее изучение компасных систем стало возможным благодаря существованию поведенческой парадигмы — тестированию миграционной ориентации в неволе в круговой арене, что позволяет ставить эксперименты по миграционному поведению птиц в контролируемых условиях. Такой метод существовал для птиц десятилетиями; относительно недавно аналогичные методы были изобретены для бабочек и морских черепах (Lohmann, 1991; Mouritsen and Frost, 2002).

До 2019 года не существовало аналогичной поведенческой парадигмы и метода изучения магниторецепции у летучих мышей. Появление круговой арены для выпуска летучих мышей дало в руки исследователей мощный инструмент для изучения того, используют ли рукокрылые магнитное поле при ориентации и навигации во время миграций (Lindecke et al., 2019a). Однако, и сейчас о способности представителей данного

отряда использовать информацию от магнитного поля для ориентации и навигации свидетельствуют лишь косвенные доказательства. На данный момент магнитная ориентация и навигация летучих мышей является практически неизученной темой в хироптерологии¹.

До недавнего времени единственным доступным для исследователей методом изучения ориентации и навигации летучих мышей были их выпуски с радиопередатчиками (Holland, 2007; Holland et al., 2008; Lindecke et al., 2015). Данный метод не позволяет манипулировать доступными для мышей источниками ориентационной информации (звезды, Солнце и магнитное поле) во время их ночного миграционного полета.

В нашем исследовании мы стремились найти прямое свидетельство наличия магнитного компаса у мигрирующих летучих мышей, используя недавно предложенный лабораторный подход с круговыми аренами для ориентационных экспериментов.

1. Предмет исследования

Механизмы ориентации мигрирующих летучих мышей по магнитным источникам информации.

2. Цель и задачи работы

Цель работы: экспериментально изучить ориентацию лесного нетопыря *Pipistrellus nathusii* по магнитному полю, используя разные конструкции круговых арен для ориентационных экспериментов.

Задачи:

1. Определить естественное миграционное направление лесных нетопырей при вылете из разных конструкций экспериментальных арен в районе исследования.
2. Провести эксперименты по выпуску летучих мышей из экспериментальной арены, помещенной внутрь колец Гельмгольца с повернутым на 120° магнитным полем.
3. Проанализировать влияние измененного магнитного поля на направление вылета и трек полета летучих мышей после вылета из экспериментальной арены.

3. Научная новизна

В рамках работы были проведены ориентационные тесты с использованием разных модификаций круговой арены для выпуска летучих мышей. Для проверки гипотезы использования летучими мышами магнитного поля, как одного из источников

¹ Хироптерология — раздел зоологии (териологии), изучающий рукокрылых.

ориентационной информации, нами впервые была создана специальная экспериментальная установка, состоящая из двух частей: магнитных колец системы Гельмгольца для манипуляций с магнитным полем и помещенной внутрь колец модифицированной версией круговой арены для выпуска мышей. Также мы впервые использовали тепловизор для видеозаписи вылета летучих мышей из экспериментальной арены и построения трека их полета за пределами измененного с помощью колец Гельмгольца магнитного поля.

4. Теоретическая значимость

Теоретическая значимость проведенного нами исследования заключается в расширении эмпирических данных о способности к ориентации по магнитному полю Земли у мигрирующих летучих мышей. Кроме того, понимание механизмов ежегодных миграций летучих мышей, является одним из ключевых пунктов в контроле путей переноса инфекционных заболеваний опасных для человека, резервуаром которых являются данные животные.

5. Практическая значимость

Модификация круговой арены, апробация и усовершенствование методов проведения ориентационных экспериментов, а также опыт содержания летучих мышей в лабораторных условиях имеют практическую значимость в области изучения экологии, этологии, навигации и ориентации мигрирующих животных. Представленные в работе сведения могут быть полезны студентам вузов и колледжей при изучении зоологии и физиологии.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Для ориентирования даже в относительно небольших масштабах люди с древних времен используют магнитный компас или же спутниковые системы навигации, появившиеся в прошлом веке. Однако мысль о том, что животные могут использовать магнитное поле Земли для ориентации и навигации во время ежегодных миграций очень долгое время воспринималась научной общественностью скептически. Эта идея прошла путь от скептических насмешек до общепризнанного факта чуть более чем за одно поколение исследователей. Десятки экспериментов показали, что у самых разных видов животных, от пчел до саламандр, от морских черепах до птиц, есть внутренние компасные системы. Однако вопрос о том, как животные чувствуют магнитные поля, в значительной степени остается загадкой. В то время как физическая основа почти всех других органов чувств определена, сенсорный механизм восприятия магнитного поля в подробностях не выяснен ни для одного животного, а для млекопитающих остается полностью неизвестным.

§1. Ориентация млекопитающих по магнитному полю Земли

Сегодня известно, что представители большей части классов позвоночных животных обладают магнитным чувством (Wiltschko, 2012), но вопреки общим тенденциям, исследования млекопитающих в этой области недостаточно представлены. Большая часть работ о магниторецепции² млекопитающих связана с расположением тела животного относительно магнитных линий, рытьем нор в определенном направлении и расположением мест отдыха относительно сторон света, мышеванием вдоль оси север-юг у лис, с увеличением частоты выбросов мигрирующих китов на берег при магнитных возмущениях и так далее (Červený et al., 2011; Begall and Malkemper, 2013; Begall et al., 2014; Malewski et al., 2018; Caspar et al., 2020; Granger et al., 2020). Так, популяции горбатых китов *Megaptera novaeangliae*, совершающих самую продолжительную миграцию, кормятся в водах Антарктики летом, а зимой мигрируют в места размножения — тропические воды южной части Тихого океана (Zerbini et al., 2011). Во время таких сезонных миграции они демонстрируют поразительную точность навигации. В течение нескольких дней горбатые киты могут придерживаться постоянного курса движения протяженностью более двухсот километров, и, несмотря на влияние поверхностных течений (Mayaud et al., 2022) сохранять направление с точностью более 1° (Horton et al., 2011; Mayaud et al., 2022).

² **Магниторецепция** — сенсорная модальность, с помощью которой животные воспринимают магнитное поле и используют его для определения своей пространственной ориентации на местности (Wagant, 2021).

Наиболее популярным модельным объектом при изучении магниторецепции у млекопитающих на данный момент являются грызуны семейства землекоповые *Bathyergidae*, для которых показано, что в лабораторных условиях они строят свои гнезда в определенной части арены и меняют его расположение при повороте горизонтальной составляющей магнитного поля (Marhold et al., 1997). Это позволило исследователям проводить манипуляции с магнитным полем и исследовать различные аспекты магниторецепции у землекопов: было показано, что они реагируют на изменения магнитного поля в полной темноте (Marhold et al., 1997).

§2. Миграции летучих мышей

Летучие мыши относятся к отряду рукокрылых³ и являются единственными млекопитающими, которые полностью освоили воздушное пространство наряду с птицами. Существует примерно 1456 видов летучих мышей, что делает этих животных вторыми по видовому разнообразию млекопитающими после грызунов (Kunz et al., 2011; Simmons et al., 2022). Как и птицы, обитающие в умеренных и высоких широтах, летучие мыши совершают ежегодные миграции, которые обычно связаны с поиском пищи и перемещением в подходящие места для зимней спячки.

Есть летучие мыши, которые могут зимовать в холодном климате, они успешно используют пещеры, штольни, элементы фортификаций в качестве убежищ (Furey and Racey, 2016; Kovalyov, 2017; Markovets and Bushinskaya, 2017). Однако если летучие мыши, нуждаются в относительно теплой температуре окружающей среды во время спячки, то они преодолевают сотни и тысячи километров от мест размножения до мест зимовки в более низких широтах, где климат мягче и зимовка на деревьях менее опасна (Rodrigues and Palmeirim, 2008; Popa-Lisseanu and Voigt, 2009). В Европе к таким видам относятся вечерницы *Nyctalus* spp., нетопыри *Pipistrellus* spp. и двухцветные кожаны *Vespertilio murinus* (Dietz and Kiefer, 2016).

В тропическом климате летучие мыши могут быть вынуждены мигрировать, потому что доступность и географическое распределение их пищевых ресурсов меняется в зависимости от сезона. Так, мексиканские длинноносые летучие мыши *Leptonycteris nivalis*

³ **Рукокрылые (Chiroptera)** — отряд традиционно делят на два подотряда: крыланы (*Megachiroptera*), питающиеся преимущественно фруктами, и летучие мыши (*Microchiroptera*), питающиеся в основном насекомыми. Однако, на основе молекулярного анализа классические деления, основанные на морфологических признаках, оказались искусственными. Генеалогическое древо ныне живущих рукокрылых сегодня делится на два подотряда: ян-рукокрылые (*Yangochiroptera*) и инь-рукокрылые (или *Yinpterochiroptera*). К последнему подотряду относится семейство крыланов (*Pteropodidae*) и сборная группа подковоносообразных (*Rhinolophoidea*) — подковоносы, ложные вампиры, мышехвосты (Tsagkogeorga et al., 2013; Dietz and Kiefer, 2016; Teeling et al., 2016).

перемещаются по нектарным коридорам (Fleming, 1992; Moreno-Valdez et al., 2000), а пальмовые крыланы *Eidolon helvum*, питающиеся нектаром или плодами растений, сезонно мигрируют на расстояния до двух тысяч километров (Richter and Cumming, 2008).

Несколько исследований показывают, что при отсутствии сезонных факторов, инициирующих миграции, летучие мыши перестают мигрировать. Например, южная длинноносая летучая мышь *Leptonycteris curasoae* на юго-западе США и в северной Мексике мигрирует только там, где ресурсы сезонно ограничены, но ведет оседлый образ жизни в широтах, где ресурсы доступны в течение всего года, то есть постоянно (Rojas-Martinez et al., 1999).

В 1932 году немецкий исследователь Мартин Эйзентраут представил научному обществу метод маркировки летучих мышей посредством кольцевания: пластиковые или металлические кольца, закрепляются на предплечье животного (Dietz and Kiefer, 2016). Однако, несмотря на то, что миграции летучих мышей изучают давно, информация об этом явлении поступает и накапливается медленно (Hutterer et al., 2005; Vasenkov et al., 2022). В большинстве стран отсутствуют центры кольцевания рукокрылых, поэтому даже в разных частях Европы не хватает знаний об их перемещениях, а пути миграции до конца не установлены (Fleming, 2019).

Тем не менее есть несколько впечатляющих данных по миграциям летучих мышей, которые были получены благодаря кольцеванию.

- Самец лесного нетопыря, окольцованный на юго-западе Латвии в августе 2015 года, был найден мертвым в северной Испании в марте 2017 года, что говорит о перемещении животного на расстояние⁴ 2224 км в юго-западном направлении (рис. 1a) (Alcalde et al., 2020).
- Самка лесного нетопыря, окольцованная в Ярославской области, через 63 дня обнаружена мертвой в резервуаре для воды возле домов во Французских Альпах, то есть летучая мышь пролетела расстояние⁴ не менее 2486 км (рис. 1b) (Vasenkov et al., 2022).

⁴ **Расстояния 2224 и 2486 км** — кратчайшее расстояния между местом кольцевания и местом гибели животных. Очевидно, летучие мыши не летают по прямой: их миграции проходят по маршрутам, которые могут частично тянуться вдоль берегов крупных водоемов (Cortes and Gillam, 2020). Вероятно, побережье Балтийского моря может быть таким ориентиром для летучих мышей. Скопления летучих мышей наблюдались на полевом стационаре «Фрингилла» Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН (Markovets et al., 2004).

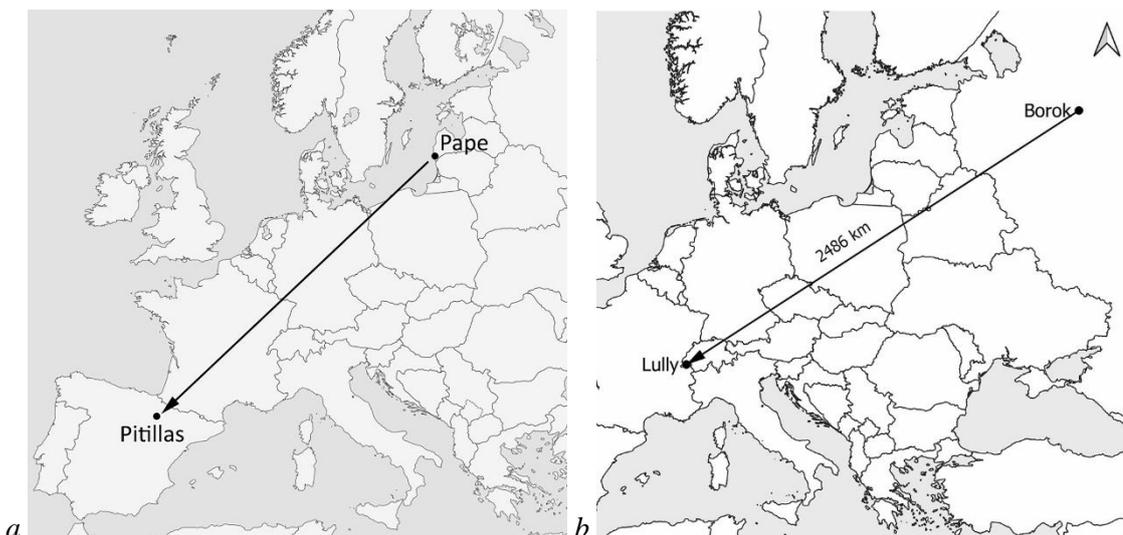


Рисунок 1. Дальнее перемещение лесного нетопыря: а — из Папе (Латвия) в Питиллас (Испания). б — из Борока (Россия) в Люлли (Франция). Источник: Alcalde et al., 2020; Vasenkov et al., 2022.

Такие миграции летучих мышей были бы невозможны без развитой способности к ориентации и навигации, что свидетельствует о наличии у них навигационных систем — карты и компаса.

§3. Навигация и ориентация животных

Способность к нахождению верного курса может проявляться в двух формах — ориентации и навигации (Perdeck, 1958). Общепринятой концепцией для изучения навигационных механизмов у птиц является концепция «компаса и карты». Она была предложена в 1953 году Густавом Крамером, немецким орнитологом, и получила широкое распространение в работах по навигации и ориентации птиц (Kramer, 1957). Согласно этой концепции, навигация животного во время миграции состоит из двух разных этапов: перед началом миграции животное должно определить собственное месторасположение относительно цели без прямого сенсорного контакта с ней (этап навигации, то есть карты), а затем выбрать и поддерживать направление на цель относительно сторон света (этап ориентации, то есть компаса).

Справедливо будет отметить, что концепция карты и компаса удобна на практике, однако не отражает действительность с точки зрения нейрофизиологических механизмов. Так, например, подразумевается, что при осуществлении ориентации животное способно использовать некий ориентир для поддержания определенного направления движения, без отсылок к конкретным механизмам, лежащим в основе этой способности.

§4. Виды сенсорных модальностей, участвующие в ориентации и навигации летучих мышей

Для ориентации и навигации в своей видоспецифичной среде обитания летучие мыши могут использовать различные источники информации, полагаясь при этом на разные сенсорные системы.

4.1. Слух и эхолокация

В 1793 году итальянский ученый Ладзаро Спалланцани обнаружил, что слепые летучие мыши избегают препятствий и летают так же искусно, как и зрячие. Но именно его современник Луи Жюрин из Женевы первым обнаружил, что если заткнуть летучим мышам уши с помощью воска, то это вызовет полную дезориентацию животного. При жизни Спалланцани и Жюрина ни они, ни кто-либо другой не могли понять тот факт, что уши и слух летучих мышей являются важными элементами при ориентации и кормодобывании во время полета в темноте. Жорж Кювье, весьма уважаемый анатом, так же отверг мнение о том, что слух может позволять летучим мышам избегать препятствий. Более 100 лет эксперименты Жюрина с затыканием ушей были забыты или игнорировались (Griffin, 2001).

В 1912 году американско-британский изобретатель Хайрем Стивенс Максим предположил, что летучие мыши могут обнаруживать препятствия посредством улавливания отраженных от них низкочастотных звуков. В 1920 году английский физиолог Гамильтон Хартридж правильно предположил, что летучие мыши используют частоты выше диапазона человеческого слуха. Однако только после того, как гарвардский физик Джордж Вашингтон Пирс разработал аппарат, способный обнаруживать звуки выше частотного диапазона человеческого слуха, Роберт Галамбос и Дональд Гриффин впервые «услышали» ультразвук, который издают и с помощью которого ориентируются летучие мыши во время полета. В результате проведенных наблюдений Гриффин ввел термин «эхолокация» (Hartridge, 1920; Griffin, 2001).

Эхолокация — это акустический процесс, который используется для определения местоположения и идентификации цели путем отправки звуковых импульсов и приема эхосигналов, отраженных от цели (Kim, 2015). Эхолокационные животные испускают крики в окружающую среду и слушают эхо этих криков, которые отражаются от различных предметов рядом с ними (рис. 2). Так как эхо-сигнал возвращается к животному с задержкой, то по разнице во времени можно рассчитать расстояние до объекта, от которого этот сигнал отразился.

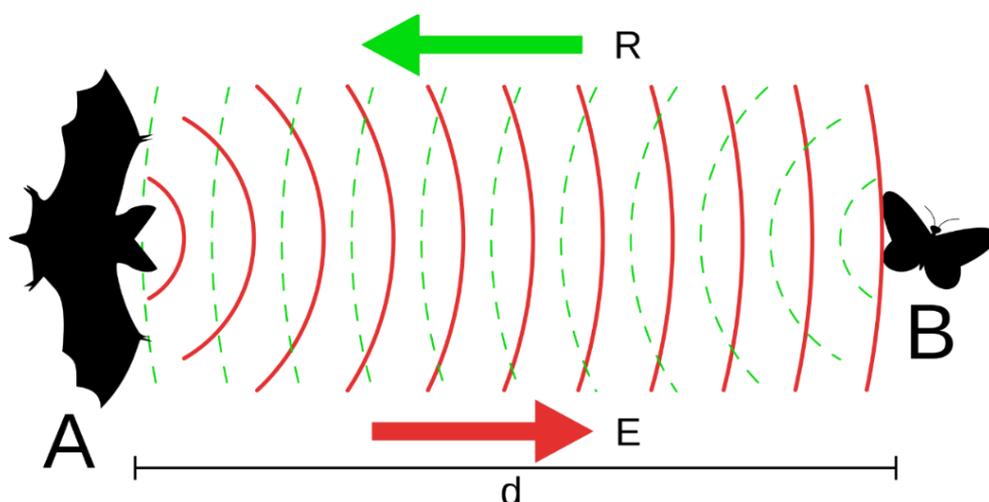


Рисунок 2. Принцип действия эхолокации рукокрылых: А — летучая мышь; В — жертва; d — расстояние от летучей мыши до жертвы; E — произведенные летучей мышью эхолокационные сигналы; R — волны, отраженные от жертвы (эхо). Источник: <https://en.wikibooks.org>.

Летучие мыши производят очень разнообразные голосовые сигналы для эхолокации и социального общения, которые охватывают впечатляющий частотный диапазон от 1 до 120 кГц или 7 октав. Этот огромный вокальный диапазон не имеет себе равных в воспроизведении звука млекопитающими и, как считается, производится специализированными голосовыми мембранами гортани поверх голосовых связок (Adams and Pedersen, 2013; Håkansson et al., 2022). Эти звуки обычно издаются через рот, но летучие мыши-подковоносы *Rhinolophidae* и листоносые летучие мыши Старого Света *Hipposideridae* издают свои эхолокационные крики через ноздри: там у них есть базальные мясистые подковообразные или листовидные структуры, которые хорошо приспособлены и работают как мегафоны. Такие сложно организованные системы эхолокации хорошо соответствуют экологической нише летучих мышей (Fenton, 1985, 1995): в разных условиях, они могут использовать серии криков, состоящие из частей с частотной модуляцией и/или постоянной частоты, длительность которых составляет от 1 до >50 миллисекунд (Neuweiler, 1983).

Не все рукокрылые используют эхолокацию. Так, некоторые представители семейства крылановые *Pteropodidae* опираются лишь на зрение, и только отдельные виды ночных крыланов *Rousettus* развили голосовую эхолокацию, производя сигналы щелчками языка. Эти сигналы имеют очень широкий частотный диапазон, они короткие и значительно отличаются от других таковых сигналов.

Среди летучих мышей, использующих гортань, есть две группы видов, принципиально отличающиеся по структуре эхолокационных сигналов: FM-локаторы и CF-локаторы (рис. 3).

- CF (constant frequency) — постоянно-частотная эхолокация, сигналы выходят через нос и используются для выявления неподвижных объектов на большом удалении от летучей мыши. Такой тип эхолокационных сигналов характерен для листоносов Старого Света: семейства Hipposideridae и Rhinolophidae; а также для голоспинного листоноса Парнелла *Pteronotus parnellii* из семейства Mormoopidae — Новый Свет.
- FM (frequency modulated) — частотно-модулируемая эхолокация, сигналы выпускаются через рот мыши; позволяют животному рассчитать расстояние до добычи, определить ее размеры и скорость, с которой та движется.

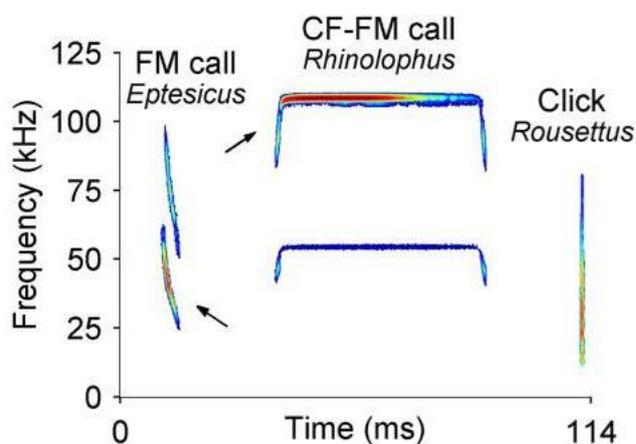


Рисунок 3. Сонограмма (частота × время) эхолокационных криков трех видов летучих мышей: (1) большого бурого кожана *Eptesicus fuscus*, который издает FM-эхолокационные крики; (2) малого подковоноса *Rhinolophus hipposideros*, который издает крики CF-FM; (3) нильского крылана *Rousettus aegyptiacus*, использующего щелчки для эхолокации. Красный цвет указывает на максимальную интенсивность. Стрелки указывают на доминирующую гармонику: первая гармоника у *Eptesicus* и вторая гармоника у *Rhinolophus*.
Источник: Ulanovsky and Moss, 2008.

Для ночных животных эхолокация имеет ряд преимуществ при поиске пищи. Однако пригодность эхолокации для навигации на дальние дистанции стоит под вопросом: звук сферически распространяется в пространстве от его источника, а энергия звуковой волны поглощается молекулами окружающей среды, что в свою очередь приводит к затуханию сигнала и накладывает серьезные ограничения на дальность эхолокации. Тем не менее эхолокационная система летучих мышей очень сложна, и они способны адаптировать ее под текущие задачи: в зависимости от расстояния до цели менять длительность и частоту сигнала (Holderied et al., 2006).

4.2. Зрение

Зрение является важным средством сенсорного восприятия даже у ночных летучих мышей, использующих эхолокацию. Большинство видов летучих мышей способно видеть как в ультрафиолетовом, так и в среднем диапазоне цветового спектра. Это подтвердила исследовательская группа, которая провела молекулярный анализ генов опсинов, кодирующих светочувствительные пигменты, лежащие в основе цветового зрения позвоночных (Simões et al., 2019). Ученые выполнили секвенирование ДНК и проанализировали ключевые гены зрения летучих мышей, в том числе SWS1

(чувствительный к короткой длине волны 360–430 нм: синий и ультрафиолетовый свет) и MWS/LWS (чувствительный к средней или длинной длине волны 555–560 нм: зеленый, желтый и красный свет). Авторы обнаружили, что у большинства пещерных летучих мышей Старого Света есть нефункциональный опсин SWS1, что свидетельствует об отсутствии способности видеть в коротковолновом видимом спектре света. Утрата опсина SWS1 широко распространена среди млекопитающих, особенно у видов, живущих в условиях низкой освещенности, поэтому полученные исследователями данные предполагают, что потеря опсина SWS1 может быть связана с освоением летучими мышами пещер для ночевки, однако, такая утрата является неадаптивной. Тем не менее чувствительный к УФ-излучению опсин SWS1 связан с ночным образом (Veilleux and Cummings, 2012) и считается особенно полезным на рассвете и в сумерках (Müller et al., 2009). Это может быть важно для видов, питающихся нектаром, таких как листоносые летучие мыши Phyllostomidae, использующих УФ-зрение для обнаружения цветков, отражающих УФ-излучение.

Стоит отметить, что многие летучие мыши сложным образом объединяют эхолокацию и зрение, чтобы облегчить навигацию, поиск пищи и избегание препятствий (Boonman et al., 2013; Danilovich et al., 2015; Danilovich and Yovel, 2019). Эхолокация, безусловно, имеет преимущество перед зрением в темных или слабо освещенных местах, таких как пещеры. Однако многие летучие мыши обычно выходят из своих убежищ сразу после захода солнца при уровнях освещенности от 1 до 10 люкс, когда численность насекомых достигает пика (Swift et al., 1985; Kon, 1989). У этих видов большая часть кормовой активности приходится на первые часы, поэтому многие летучие мыши проводят значительную часть своего кормового времени при сумеречном освещении — более 1 люкса (Kunz and Anthony, 1982). Степень, в которой летучие мыши полагаются на зрение или комбинацию зрения и эхолокации при поиске пищи при таких промежуточных уровнях освещенности, неизвестна. Было показано, что глаза эхолоцирующих летучих мышей приспособлены к ночному видению (табл. 1), и считается, что они лучше всего функционируют при освещении, характерном для сумерек (Bradbury and Nottebohm, 1969; Suthers and Wallis, 1970; Boonman et al., 2013). Так, собирающие корм с субстрата бурые ушаны *Plecotus auritus*, добывающие насекомых в основном с помощью пассивного прослушивания, легче обнаруживают добычу с помощью зрения, чем с помощью сонара. Противоположную стратегию, направленную на визуальное восприятие информации в дополнение к эхолокации, используют северные кожанки *Eptesicus nilssonii*, которые охотятся на насекомых в воздухе.

Таблица 1. Светочувствительность и острота зрения некоторых видов гладконосых насекомоядных летучих мышей. Источник: Eklöf, 2003; Eklöf et al., 2014.

Вид	Светочувствительность (люксы)	Острота зрения (минуты, градусы)
<i>Собирают насекомых с субстрата</i>		
Бурый ушан <i>Plecotus auritus</i>	0.1 – 0.7	30' – 2.5°
<i>Добывают пищу в воздухе</i>		
Северный кожанок <i>Eptesicus nilssonii</i>	1 – 10	0.8°
Усатая ночница <i>Myotis mystacinus</i>	0.1 – 0.6	5°
Ночница Брандта <i>Myotis brandti</i>	0.1 – 0.6	5°
Водяная ночница <i>Myotis daubentonii</i>	0.1 – 0.3	5°
Лесной нетопырь <i>Pipistrellus nathusii</i>	3 – 7	45' – 5°

Таким образом многие представители рукокрылых способны хорошо видеть, но лучше всего зрение развито у представителей семейства крылановых, часть из которых неспособна к эхолокации.

Летучие мыши также способны использовать зрение при навигации (Eklöf, 2003; Eklöf et al., 2014), так как разрешающая способность их глаз позволяет различать на большом расстоянии ландшафтные ориентиры, такие как горные хребты, реки или береговые линии в качестве навигационных ориентиров во время миграции. Так, например, обыкновенные длиннокрылы *Miniopterus schreibersii* могут использовать реки в качестве ориентиров (Serra-Cobo et al., 2000), а бурые ушаны в момент совершения хоминга при поиске и обнаружении дупел для ночлега могут полагаться на заметные визуальные сигналы (Ruczyński et al., 2011). В 2011 году польские исследователи провели серию экспериментов, где использовали стволы деревьев с «содранной» корой (заметная светлая область вокруг входа в дупло) и с «не содранной» корой (рис. 4), чтобы выяснить, есть ли различия в эффективности обнаружения входов при освещении или без него. Результаты показали, что численность летучих мышей, заселяющих дупла со снятой вокруг входа корой, увеличивалась при наличии света, когда вход в дупло был более заметен из-за высокого контраста между корой и древесиной. Таким образом, можно сделать вывод о том, что заметные визуальные подсказки помогают летучим мышам эффективнее находить дупла деревьев.

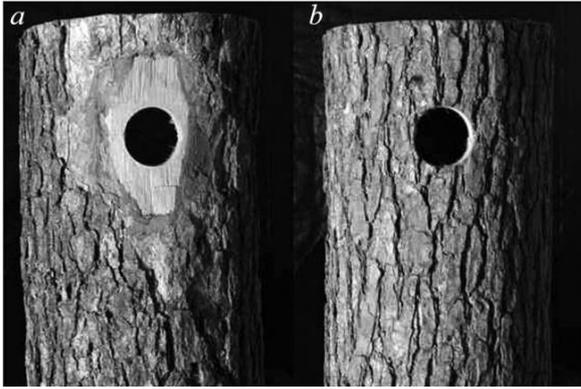


Рисунок 4. Стволы деревьев в эксперименте: а — со снятой вокруг входа в дупло корой (высокий цветовой контраст между корой и древесиной); б — с «не содранной» вокруг входа в дупло корой. Источник: Ruczyński et al., 2011.

Кроме этого, летучие мыши могут использовать астрономические ориентиры для ориентации (Greif et al., 2014). Так, большие ночницы могут ориентироваться с помощью поляризованного света. Они вылетают из своего укрытия на поиск и добычу пищи после того, как солнце заходит за горизонт (Audet, 1990). При заходе и восходе Солнца на небе появляется полоса максимальной поляризации света, проходящая через зенит и перпендикулярная линии горизонта. Во время весеннего и осеннего равноденствия полоса максимальной поляризации от закатного и от рассветного Солнца пересекает горизонт по оси север-юг, в остальное время — симметрично аналогичной полосе максимальной поляризации на закате относительно оси север-юг. В своем исследовании Стефан Грейф, Ричард Холланд и их коллеги продемонстрировали 70 взрослым самкам больших ночниц либо естественную полосу поляризации, либо повернутую на 90° . Затем ученые отвезли их на одно из двух мест выпуска в Болгарии, примерно в 20–25 км от их дома и выпустили ночью, когда не видно поляризации. Авторы отслеживали направление полета летучих мышей с помощью небольших радиопередатчиков, прикрепленных к их спинам. Они обнаружили, что летучие мыши, которым был показан смещенный рисунок поляризованного света, изменили направление хоминга соответствующим образом. Однако аналогичные результаты не удалось получить на мигрирующем виде — лесном нетопыре, что свидетельствует о неоднозначности роли поляризованного света в системе ориентации летучих мышей (Lindecke et al., 2015).

4.3. Обоняние

Эхолокация полезна для движущихся целей на открытом воздухе, но для обнаружения застоявшегося плода под листом растения требуется дополнительное чувство, поэтому запахи играют важную роль в поиске пищи летучими мышами, которые питаются фруктами или нектаром (Rieger and Jakob, 1988; Thies et al., 1998; Helversen et al., 2000; Korine and Kalko, 2005). Однако вопрос о том, насколько летучие мыши полагаются на обоняние для поиска пищи до сих пор остается малоизучен. В конце прошлого века исследователями было показано, что летучие мыши, питающиеся фруктами, могут

различать тип и концентрацию запаха. В серии поведенческих экспериментов с очковым листоносом *Carollia perspicillata*, четырех животных учили выбирать один из двух запахов, одновременно представленных в аппарате с тремя вариантами выбора. В тесте спонтанного выбора очковые листоносы предпочитали запах спелого банана запаху незрелого. При использовании того же метода летучие мыши предпочитали концентрированный запах банана разбавленному 1:10 запаху (Laska, 1990). Данные эксперименты демонстрируют способность фруктоядных летучих мышей распознавать градиент концентрации, что в свою очередь может играть роль при навигации. Предполагается, что для обнаружения объектов на больших расстояниях летучие мыши сначала используют ольфакторные сигналы, а затем для точной локализации на близких расстояниях — эхолокацию (Korine and Kalko, 2005). Однако если в среде есть сильный фоновый шум (как, например, в подлесе), то эхолокация может быть неэффективным механизмом для обнаружения объектов даже на близком расстоянии, что делает ольфакторные сигналы еще более важными для обнаружения и локализации пищевых ресурсов (Muchhala and Serrano, 2015).

Многие животные имеют морфологические преобразования в строении носа, улучшающие их способность обнаруживать и отслеживать запахи. Отбор проб запаха посредством двух ноздрей улучшает способность животных ориентироваться с помощью обоняния, а увеличенное расстояние между ноздрей облегчает локализацию источника запаха (Stoddart, 1979). Однако, некоторые исследователи считают, что эхолокационные крики через ноздри могут накладывать ограничение на способность листоносых летучих мышей использовать тропотаксис⁵ (Brokaw and Smotherman, 2020). Исследователи из Техасского университета А&М (США) измерили ширину ноздрей и расстояние между ними у 40 видов летучих мышей Нового Света. Исходя из полученных данных авторы опровергли высказанную ими же гипотезу и сделали вывод, что тип питания действительно оказывает значительное влияние на морфологическое строение носа, однако, насекомоядные летучие мыши имеют большее расстояние между ноздрями, по сравнению с видами, которые питаются нектаром. Кроме того, ноздри летучих мышей с назальной эхолокацией более узкие, чем у летучих мышей, производящих звуки через рот (Brokaw and Smotherman, 2020). Таким образом, до сих пор остаются неясными роль запахов в ориентации летучих мышей, а также экологические факторы, являющиеся причиной разнообразия их назальной морфологии.

⁵ **Тропотаксис** — направленное передвижение, во время которого животное все время изменяет свой курс, пока раздражение симметрично расположенных органов чувств не уравнивается.

4.4. Магниторецепция

Магниторецепция — это чувство, которое позволяет организму воспринимать и использовать в своих целях магнитное поле Земли.

4.4.1. Механизмы магниторецепции

Магнитное поле Земли могут ощущать различные позвоночные животные, однако мало что известно о физиологических механизмах, лежащих в основе этой сенсорной способности. На сегодняшний день существует три основные гипотезы обнаружения магнитного поля.

(1) Магниторецепция на основе соединений железа — эта идея возникла с открытием магнитотактических бактерий *Spirochaeta plicatillis*, способных выстраиваться и плавать вдоль силовых линий магнитного поля Земли (Blakemore, 1975; Lefèvre et al., 2014). Клетки этих бактерий содержат специализированные органеллы, известные как магнитосомы, состоящие из множества однодоменных кристаллов магнетита (оксид железа Fe_3O_4). Такой магниторецептор действует подобно компасу, которым мы пользуемся в повседневной жизни: при приложении внешнего магнитного поля частицы железа выстраиваются вдоль силовых линий, что в свою очередь вызывает рецепторный потенциал.

(2) Магниторецепция на основе бирадикальных реакций — данный механизм был впервые описан в начале XXI века Клаусом Шультенем (Schulten and Weller, 1978) и рассмотрен применительно к птицам научной группой Торстена Ритца (Ritz et al., 2000). В данном случае магниторецептор светозависимый и основан на восприятии наклона магнитного поля, то есть может показывать направление только на магнитный полюс или экватор. В восприятии магнитной информации участвует особый белок сетчатки глаза — криптохром (Möller et al., 2005). В сетчатке птиц найдено четыре формы молекулы криптохрома: CRY1a, CRY1b, CRY2 и CRY4 (Möller et al., 2005; Liedvogel and Mouritsen, 2010). В настоящее время наиболее многообещающим кандидатом на роль магниторецепторного белка является CRY4 (Астахова и др., 2019), хотя еще относительно недавно считалось, что это CRY1a (Кишкинев и Чернецов, 2014). Под воздействием магнитного поля криптохром выступает молекулой-донором возбужденных электронов, спиновое состояние которых взаимопревращается между антипараллельным $\uparrow\downarrow$ синглетным или параллельным $\downarrow\downarrow$ триплетным, в зависимости от местного магнитного окружения. Скорость перехода из одного состояния в другое и количественное содержание синглетных и триплетных пар зависит от направления и напряженности магнитного поля. Ритц предположил, что соотношение синглетных и триплетных состояний пар радикалов могут

вызывать некий паттерн активации на сетчатке, симметричный магнитному вектору и, следовательно, указывающий магнитные направления. Предполагается, что мигрирующая птица видит пространство под неким эффектом «виньетки», где светлая часть будет являться магнитным полюсом, а любое отклонение от него будет затемняться (Solov'yov and Greiner, 2013).

(3) Индукционная магниторецепция — описание механизма было предложено в конце XIX века Камиллом Вигье (Viguiet, 1882), но на сегодняшний день существует ограниченное количество поведенческих, анатомических, физиологических или экспериментальных данных, которые непосредственно подтверждают эту идею. Так как магнетизм и электричество неразделимы, Вигье предположил, что некая вторичная структура может преобразовывать информацию о магнитном поле Земли в электрический стимул. Это положение, отражающее закон электромагнитной индукции Фарадея, предсказывает, что движение животного в фиксированном магнитном поле индуцирует электродвижущую силу в проводнике. В этом случае рецептор воспринимает не магнитное поле, а электрический потенциал, возникающий в результате электромагнитной индукции. Механизм индукционной магниторецепции описан у птиц — магниторецептор располагается в полукружных каналах: индуцируемый в них ток воспринимается рецепторами во внутреннем ухе (Jungeman and Rosenblum, 1980; Nimpf et al., 2019), а также у акул — электрические потенциалы считываются ампулами Лоренцини (Kalmijn, 1982; Keller et al., 2021).

4.4.2. Магниторецепция у летучих мышей

Лишь несколько исследований посвящены способности летучих мышей использовать магнитное поле Земли для ориентации. Так в 2006 году научная группа Ричарда Холланда в экспериментах с бурым кожаном *Eptesicus fuscus* продемонстрировала влияние измененного магнитного поля на направление хоминга (Holland et al., 2006). В ходе этого исследования несколько летучих мышей были пойманы и перемещены на 20 км к северу. После перемещения одна группа животных (контрольная) подвергалась воздействию естественного магнитного поля, а остальные летучие мыши были разделены на две экспериментальные группы и подвергались воздействию поля, повернутого на 90° по часовой стрелке и против часовой стрелки (рис. 5с). Для отслеживания дальнейшего направления хоминга (рис. 5b-с) на бурых кожанов были надеты радиопередатчики, перемещение которых считывалось с помощью радиоприемника, установленного на легкомоторный однодвигательный многоцелевой самолет.

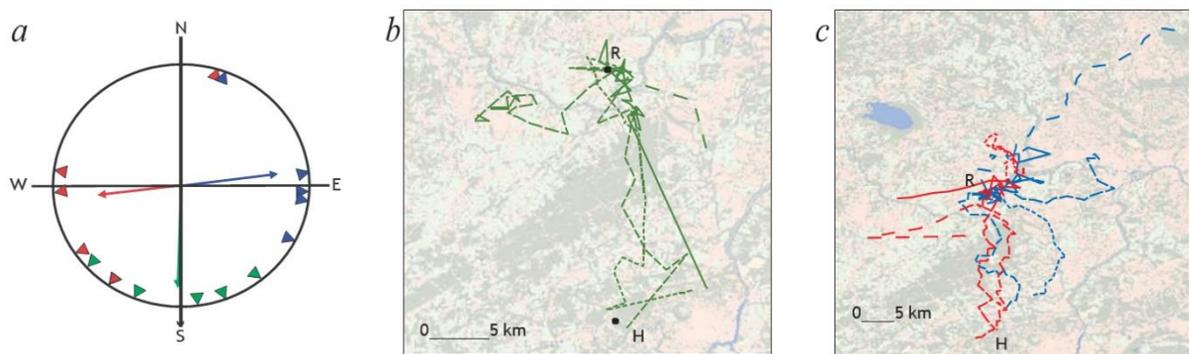


Рисунок 5. Курс и треки полета летучих мышей, перемещенных на 20 км от дома: R (release site) — место выпуска; H (home) — колония; ▲ — направления для отдельных летучих мышей; ↑ — направление группы. Разные экспериментальные условия обозначены цветами: красный — вращение магнитного поля против часовой стрелки на закате; синий — вращение магнитного поля по часовой стрелке на закате; зеленый — естественное магнитное поле (контрольные летучие мыши). Источник: Holland et al., 2006.

Результаты радиотелеметрии показали, что в измененном магнитном поле бурые кожаны изменили направление хоминга, соответственно повороту магнитного поля.

Позднее Ричардом Холландом с коллегами была опубликована еще одна работа (Holland et al., 2008), где авторы провели классический эксперимент по импульсному перемагничиванию⁶ (Kalmijn and Blakemore, 1978), сделали предположение, что бурый кожан использует однодоменный магнетит в качестве компаса для обнаружения магнитного поля Земли. Однако выборка в указанной работе — всего 10 особей в экспериментальной группе, поэтому полученный результат не дает однозначного свидетельства об использовании кожанам магнитного компаса.

В 2021 году появились новые данные о магниторецепции у летучих мышей, свидетельствующие в пользу гипотезы рецептора на основе соединений железа (Lindecke et al., 2021). Исследовательская группа выдвинула гипотезу, что в роговице мигрирующих летучих мышей, как и у пескороев Анселла *Fukomys anselli* (Thalau et al., 2006; Caspar et al., 2020), присутствуют кристаллы магнетита, поэтому десенсибилизация роговицы имеет решающее значение в изменении миграционного направления. Для экспериментов авторы поймали лесных нетопырей во время их миграции над Балтийским морем. На глаза некоторых летучих мышей был нанесен раствор местного анестетика для снижения чувствительности роговицы. Затем их переместили на 11 км вглубь суши и выпустили над открытым полем тремя отдельными группами:

- летучие мыши, прошедшие процедуру десенсибилизации роговицы обоих глаз;

⁶ Эксперимент был впервые поставлен Андрианусом Калмейном и Ричардом Блейкмором с целью доказательства ферромагнитной основы отклика магнитотактических бактерий, посредством изменения направления их движения на противоположное под действием внешнего магнитного поля.

- летучие мыши, прошедшие процедуру десенсибилизации роговицы одного глаза;
- летучие мыши, не прошедшие процедуру десенсибилизации роговицы (контрольная группа).

Группа с односторонней десенсибилизацией роговицы и контрольная группа продолжили мигрировать в южном направлении, в котором они летели, прежде чем были пойманы. Летучие мыши из группы с нарушением чувствительности роговицы обоих глаз разлетелись в случайных направлениях.

Описанные выше работы были выполнены на летучих мышах, находящихся в состоянии миграции, но также есть данные о магнитном чувстве у китайских вечерниц *Nyctalus plancyi*, которые собираются в колонии при дневках или на зимовке (Wang et al., 2007). Авторами было показано, что в лабораторных условиях ночницы, помещенные в пластиковые корзины, формируют небольшие колонии в одном из секторов такого искусственного убежища соответственно направлению магнитного поля: так, находясь в естественном магнитном поле летучие мыши предпочитали находиться на северном конце корзины для ночлега (рис. 6).

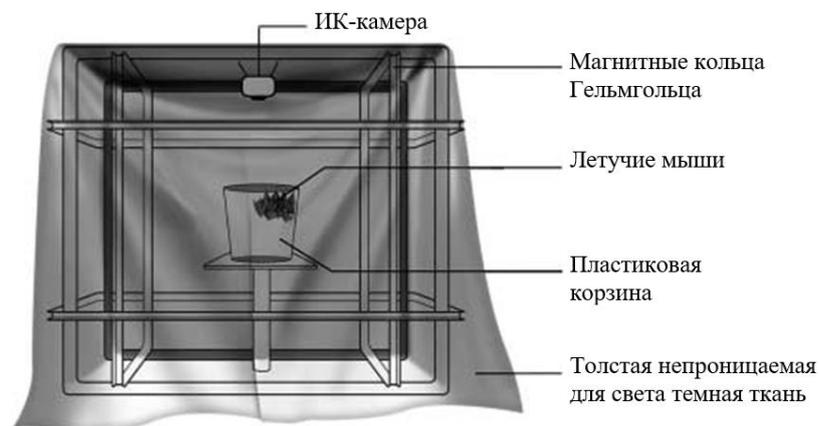


Рисунок 6. Экспериментальная установка, в которой находились летучие мыши подвергаясь воздействию измененного магнитного поля. Источник: Wang et al., 2007.

Когда вертикальная составляющая поля была изменена на противоположную, летучие мыши так же оставались в северном конце корзины. Однако при реверсировании горизонтальной составляющей поля вечерницы изменяли свое положение и зависали на южном конце корзины.

При ориентации в процессе дальних миграций летучие мыши в первую очередь должны полагаться на зрение и магниторецепции, так как эхолокация не подходит на эту роль из-за ограниченного радиуса действия, а обоняние в основном используется рукокрылыми, которые питаются фруктами или нектаром. Это, однако, не исключает

возможной роли обоняния для системы позиционирования (навигационной карты) летучих мышей, как это, согласно некоторым авторам, имеет место у птиц (Gagliardo, 2013).

§5. Социальное взаимодействие летучих мышей при кормодобывании

Многие летучие мыши — это социальные животные, они используют общие убежища как в качестве спальных мест, так и в качестве питомников, в которых они выкармливают и воспитывают своих детенышей. Теоретически летучие мыши могут извлечь выгоду из полученной в группе информации о еде или укрытиях. Многие из них имеют возможности для социального взаимодействия и обучения, и в последние годы было проведено множество исследований, посвященных изучению этих явлений у рукокрылых (Wright, 2016).

Так, если добыча неравномерно распределена по ландшафту и доступна только в течение короткого времени, то эта задача кажется поиском иголки в стоге сена. Поэтому некоторые летучие мыши, которые зависят от такой непредсказуемой добычи, часто вырабатывают социальные стратегии для поиска пищи: во время поиска добычи животные контактируют друг с другом и обмениваются информацией об окружающей среде (Roeleke et al., 2022).

Чтобы увидеть, как летучие мыши могут использовать этот факт в своих интересах, исследователи приклеили небольшие радиопередатчики к спинам 81 рыжей вечерницы *Nyctalus noctula*. Массив антенн в среде обитания летучих мышей принимал сигналы от этих передатчиков, что позволяло ученым отслеживать схемы полета каждого животного в течение пяти сеансов за трехлетний период. Выяснилось, что при охоте на насекомых большие группы летучих мышей расходились достаточно далеко, чтобы охватить как можно большую территорию, оставаясь при этом в пределах эхолокационного диапазона друг друга. Если какая-либо из этих летучих мышей встретит рой насекомых и начнет преследовать его, то соседние летучие мыши будут уведомлены обнаруженными изменениями в ее движениях полета и специальными эхолокационными сигналами, которые она начнет использовать, когда на самом деле атакует насекомых. Затем другие летучие мыши направлялись к местонахождению первой летучей мыши, ловя себе некоторых насекомых (Roeleke et al., 2022).

Социальное обучение описывает передачу информации между особями посредством наблюдения или прямого взаимодействия друг с другом. Некоторые виды летучих мышей могут жить и добывать пищу группами, состоящими из нескольких видов, которые взаимодействуют между собой. Так исследователи из Института Макса Планка (Германия)

нашли доказательства межвидовой передачи информации от большой ночницы *Myotis myotis* к остроухой ночнице *Myotis oxygnathus* (Clarín et al., 2014). Они обучили больших ночниц, которые играли в эксперименте роль демонстраторов, выбирать и приземляться на одну из двадцати случайно распределенных по комнате кормушек. Каждая из кормушек имела белый светодиод и отверстие для кормления, закрытое крышечкой. Светодиод светил на единственной кормушке с мучными червями, а на остальных девятнадцати был выключен. Когда летучая мышь садилась на кормушку со светящимся светодиодом, то экспериментатор открывал крышечку кормушки с помощью 60-канального коммутатора, расположенного за пределами комнаты, и мышь получала доступ к мучным червям.

Каждую ночь часть остроухих ночниц, которые согласно дизайну эксперимента являлись пассивными наблюдателями, помещалась в клетку, через решетку которой можно было определить местонахождение источника света в комнате. Клетка подвешивалась к потолку посреди комнаты. Пока большие ночницы выполняли свою обычную задачу, остроухие ночницы могли наблюдать, слушать и, возможно, запоминать, что демонстратор всегда приземлялся у освещенного ящика и всегда находил там еду. Другая часть остроухих ночниц, выполняла роль активных наблюдателей, им разрешалось летать и взаимодействовать с демонстратором, пока тот выполнял свою задачу.

В ходе экспериментов обе группы наблюдателей посредством демонстраторов научились определять место нахождения пищи с помощью светового сигнала. Авторы нашли доказательства межвидовой передачи информации от большой ночницы к малоухой ночнице, а также показали, что прямое взаимодействие с демонстратором более эффективно приводит к передаче информации, чем обучение только через наблюдение.

Наиболее известным примером социального взаимодействия среди рукокрылых являются самки летучих мышей-вампиров *Desmodus rotundus* из семейства листоносых летучих мышей Phyllostomidae. Представители данной группы питаются только кровью и в случае неудачной охоты могут умереть после 70 часов голодания (McNab, 1973). Однако, те летучие мыши, которые потерпели неудачу в ночь кормежки, часто получают пищу от своих товарищей по колонии путем срыгивания. Такой обмен едой происходит в основном между самками и никогда между взрослыми самцами. Вырученные в трудную минуту сородичи возвращали пищевые пожертвования своим бывшим донорам в четырех из шести возможных случаев. Также исследователь из Калифорнийского университета описал доказательства того, что пары мать-дочь могут кормиться вместе из одних и тех же ран на теле животного (Wilkinson, 1984).

Считается, что следование за своими матерями во время полетов за пищей — это ценный опыт для молодых особей, который помогает им научиться самостоятельному поиску пищи, а также запомнить богатые ресурсами участки. Однако, очень мало известно о процессах социального обучения в онтогенезе и о том, передается ли информация, связанная с поиском пищи, от родителей к потомству в социальном плане (Wright, 2016; Prat and Yovel, 2020). Так ученые из Ульмского университета (Германия) провели исследование в Коста-Рике (Центральная Америка), чтобы выяснить совершают ли недавно начавшие летать, но все еще находящиеся на грудном вскармливании детеныши длинноязыкого листоноса *Glossophaga soricina* из семейства листоносых летучих мышей Phyllostomidae полеты за пищей в одиночку, или же следуют за своими матерями (Rose et al., 2020). Для этого они обучили матерей и детенышей питаться нектаром из искусственных цветов, оборудованных системой считывания RFID-меток⁷, а затем провели полевой эксперимент, чтобы проверить, посещают ли матери и детеныши с RFID-метками эти цветы вместе или независимо друг от друга. В ходе исследования было установлено, что находящиеся на грудном вскармливании молодые особи совершают полеты за кормом отдельно от своих матерей и могут узнавать о пространственном распределении пищи, следуя за другими сородичам или применяя индивидуальные стратегии обучения. Первоначальное потенциальное отсутствие успеха в поиске пищи в этот период, вероятно, компенсируется продолжающимся со стороны матери кормлением грудным молоком и отрыгиваемым нектаром в дневное время.

В научной литературе также есть работы и по видам из семейства гладконосых летучих мышей Vespertilionidae, где использовались различные подходы к исследованию стратегий кормодобывания у молодых особей: от простых визуальных наблюдений до систем с беспроводными датчиками приближения.

Так исследователи из Абердинского университета (Великобритания) Пол Рейси и Сьюзан Свифт, изучающие экологию и размножение нетопыря карлика *Pipistrellus pipistrellus*, в 1985 году наблюдали полеты ювенильных особей рядом с колонией, и их удаление от нее течение трехнедельного периода (Racey and Swift, 1985). Эдвард Бухлер из Мэрилендского университета (США) в 1980 году опубликовал работу, где говорится, что ювенильные особи малой бурой ночницы *Myotis lucifugus* держаться довольно близко к колонии — в пределах 50–75 метров (Buchler, 1980). Аналогичным образом, Рик Адамс из

⁷ **RFID** (англ. **Radio Frequency Identification, радиочастотная идентификация**) — способ автоматической идентификации объектов, в котором посредством радиосигналов считываются или записываются данные, хранящиеся в так называемых транспондерах, или RFID-метках. Любая RFID-система состоит из считывающего устройства и транспондера.

Университета Колорадо (США) в 1997 году написал о разделении районов кормодобывания между возрастными группами у малой бурой ночницы (Adams, 1997), а Питер Дуайер в 1963 году сообщил, что ранние полеты за кормом ювенильных особей обыкновенного длиннокрыла *Miniopterus schreibersii* значительно короче, чем полеты взрослых (Dwyer, 1963).

Команда исследователей из Германии использовала беспроводные «датчики приближения», чтобы выяснить, используют ли молодые летучие мыши социальную информацию для получения доступа к двум важнейшим ресурсам: подходящим местам для сна, убежищам и участкам с едой (Ripperger et al., 2019). Так, отслеживая молодых и взрослых особей во время поиска пищи и убежищ, исследователи обнаружили доказательства передачи информации от матери к потомству при смене убежища. Такое поведение свидетельствует о форме материнской заботы, которая долгое время предполагалась, но никогда не документировалась у летучих мышей. Однако, авторы исследования не нашли свидетельств того, что матери направляют потомство к местам кормления.

Питающиеся летучие мыши могут общаться, подслушивая эхолокационные сигналы других летучих мышей или с помощью определенных социальных сигналов (Fenton, 1985). Подслушивание является широко распространенной стратегией оптимизации процесса принятия решений. Летучие мыши являются интересной моделью для исследования передачи акустической информации, так как обладают широким репертуаром вокализации эхолокации и социальных сигналов. Тем не менее, сведения о том, в какой степени подслушивание играет роль в общении летучих мышей, немногочисленны. Им часто приписывают агонистическую функцию, подразумевающую территориальность, но на это указывают лишь случайные наблюдения, истинных же подтверждающих доказательств мало (Fenton, 1985).

5.1. Функции социальных криков насекомоядных летучих мышей

Нетопырь-карлик *Pipistrellus pipistrellus* издает интенсивные социальные крики во время полета возле места ночлега или в местах кормежки (Ahlén, 1981). Крики также часто раздаются во время погони (Miller and Degn, 1981), а большинство погонь наблюдается при низкой плотности насекомых (Racey and Swift, 1985). В Великобритании есть нетопырь-карлики двух разных звуковых типов, их эхолокационные сигналы попадают в два разных частотных диапазона (Jones and Van Parijs, 1993). Эхолокационные звуки имеют преобладающую энергию около 55 кГц в одном звуковом типе и около 45 кГц в другом.

Крики в 45 кГц состоят из большего количества компонентов и имеют большую продолжительность и более низкую частоту, чем 55 кГц (Barlow and Jones, 1997). Два этих фонических типа встречаются в симпатрии на большей части Великобритании и, вероятно, являются родственными видами (Jones and Van Parijs, 1993; Barratt et al., 1995).

Кейт Барлоу и Гарет Джонс из Бристольского университета провели исследование, которое было направлено на то, чтобы определить, способны ли так называемые социальные крики, которые издают кормящиеся летучие мыши двух звуковых типов нетопыря-карлика выполнять социальную функцию (Barlow and Jones, 1997). Ученые в полевых условиях провели эксперименты с воспроизведением социальных криков двух фонических типов, чтобы определить реакцию летучих мышей, ищущих пищу, на эти крики, а также определить, используются ли крики для общения внутри звуковых типов или между ними. Когда социальные крики каждого фонического типа транслировались, произошло достоверное снижение активности летучих мышей этого же фонического типа. То есть воспроизведение социальных криков одного фонического типа не привело к изменению активности другого фонического типа. Результаты подтвердили гипотезу защиты пищевых участков, согласно которой социальные крики используются для предупреждения других летучих мышей того же звукового типа, когда насекомых мало. Исследователи также подтвердили гипотезу о том, что два звуковых типа являются родственными видами. Было показано, что социальные крики выполняют социальную функцию во внутривидовой коммуникации, но между фоническими типами коммуникации не было.

5.2. Спаривание летучих мышей во время остановок на миграционных путях

У многих летучих мышей в конце лета и осенью происходит спаривание, поэтому самцы имеют еще одну сильную мотивацию, кроме миграционной. В недавно опубликованной работе группа авторов исследовала акустическую реакцию лесных нетопырей на искусственное воспроизведение двух типов функциональной вокализации: призывы к поиску пищи и призывы к ухаживанию в период миграции в основном миграционном коридоре на побережье Балтийского моря в Латвии (Marggraf et al., 2022). В обсуждаемой работе ученые обнаружили, что общая активность эхолокационных криков лесных нетопырей снижалась при воспроизведении криков кормления и ухаживания, то есть нетопыри обходят места кормления и спаривания сородичей, возможно, чтобы сэкономить время или снизить риски, связанные с социальными взаимодействиями. Такое поведение избегания, по мнению авторов, может быть результатом стратегий оптимизации при выполнении дальних миграционных перелетов.

5.3. Влияние погодных условий на миграцию летучих мышей

Лесной нетопырь обитает в основном в равнинных районах восточной, северо-восточной и центральной Европы летом и зимует в западной и южной частях Европы (Strelkov, 1999). Данные кольцевания и повторной поимки показывают, что восточные и северо-восточные популяции этого вида ежегодно осенью мигрируют из мест гнездования в районы зимовки, расположенные в западной, центральной и южной Европе (Alcalde et al., 2020; Vasenkov et al., 2022). По данным орнитологической станции Папе (Латвия) пик осенней миграции лесного нетопыря на побережье Балтийского моря приходится на вторую половину августа и начало сентября. При этом соотношение полов ♂♂/♀♀ в отловах летучих мышей от 0,70 до 0,96, в среднем 0,85 значительно смещено по отношению к самкам, так как самцы мигрируют несколько позже. Последние мигрирующие летучие мыши были пойманы в середине октября (Pētersons, 2004).

Однако время миграции может изменяться от сезона к сезону, так как зависит от погодных условий. Как правило, штилевой или слабый ветер с суши или против хода движения (с востока на юг) благоприятствует маловысотному массовому пролету нетопыря в пиковый период осенней миграции. Напротив, сильные ветры с моря 8–10 м/с (с юго-запада на запад) могут полностью остановить видимую миграцию (Pētersons, 2004).

В 2019 году группа исследователей из Бельгии изучила взаимосвязь погодных условий и пролет летучих мышей в период осенней миграции в районе ветряной электростанции «Торнтонбанк» в бельгийской части Северного моря (Brabant et al., 2019). Ученые отслеживали акустическую активность летучих мышей с помощью ультразвуковых регистраторов (Batcorder-EcoObs GmbH), которые регистрировали эхолокационные крики летучих мышей, на семи различных ветряных турбинах. Всего за весь период исследования было зарегистрировано и записано 142 эхолокационных сигнала летучих мышей в течение 23 ночей. В дальнейшем все записи были идентифицированы как крики лесного нетопыря.

По полученным авторами данным можно сделать выводы, что скорость ветра, по-видимому, оказывает большое влияние на интенсивность миграции нетопырей. Так 66% летучих мышей было зарегистрировано, когда скорость ветра была ниже или равна 3 м/с, 72% — когда скорость ветра была ниже или равна 3–4 м/с и 87% при скорости ветра не выше 5 м/с. Анализ направления ветра показал, что пиковая активность летучих мышей в море, приходится на период, когда ветер исходит с востока и юго-востока. Это совпадает с выводами коллег с орнитологической станции Паппе в Латвии (Pētersons, 2004), а также с данными (Lagerveld et al., 2017).

Кроме того, летучие мыши, как и многие другие млекопитающие, могут чувствовать изменения атмосферного давления, и известно, что они используют эти сигналы во многих обстоятельствах (Cryan and Brown, 2007; Czenze and Willis, 2015). Однако большинство попыток исследовать влияния атмосферного давления на активность летучих мышей дали противоречивые результаты: в некоторых исследованиях описывается увеличение активности при падении или низком атмосферном давлении (Paige, 1995; Czenze and Willis, 2015), а в других исследованиях сообщается о положительной корреляции между активностью летучих мышей и атмосферным давлением (Berková and Zukal, 2010; Bender and Hartman, 2015). Различные результаты, вероятно, связаны с методологическими различиями, а также с географическими и сезонными факторами, влияющими как на экологию летучих мышей, так и на взаимосвязь между погодными условиями и атмосферным давлением.

5.4. Воздействие источников света на поведенческие реакции летучих мышей в период миграций

Световое загрязнение может сильно влиять на естественную ориентацию летучих мышей (Voigt et al., 2018), поскольку многие виды мигрирующих рукокрылых привлекаются источниками света. Так, например, в работе американских исследователей по изучению влияния искусственного света на летучих мышей мигрантов, было запечатлено ответное поведение серых волосохвостов *Lasiurus cinereus* на свет морского маяка (Cryan and Brown, 2007). Авторы наблюдали за летучими мышами в свете прожектора, однако, не смогли с уверенностью сделать вывод, привлекались летучие мыши положительным фототаксисом или же охотились за насекомыми.

В более поздней работе другая научная группа провела полевой эксперимент, чтобы оценить, влияет ли искусственное освещение на миграцию летучих мышей в ночное время (Voigt et al., 2017). В конце лета исследователи установили на экспериментальной площадке столб, на вершине которого на высоте 4,9 м над землей находилось оптоволокно, прикрепленное к горизонтальной рейке длиной 4 м. Таким образом на площадке излучался зеленый свет (длина волны 520 нм), видимый летучим мышам, мигрирующим на юг вдоль береговой линии Балтийского моря. В течение 14 экспериментальных ночей свет включался и выключался с 10-минутными интервалами; темный период — контроль. Вокруг столба с подсветкой были установлены дополнительные столбы, на которых на высоте около 6,2 м над землей для акустического учета находились ультразвуковые микрофоны, направленные на север, откуда летят мигрирующие летучие мыши. Проанализировав зарегистрированные таким способом ночные эхолокационные крики летучих мышей в период освещения и

темноты, авторы сделали вывод, что активность двух самых многочисленных мигрирующих через экспериментальную площадку видов: лесного нетопыря и малого нетопыря увеличились более чем на 50% при включенном свете по сравнению с периодом без света. Исследователи также зарегистрировали повышенное количество звуков кормления во время включения света по сравнению с темным периодом для лесного нетопыря. Однако авторы отмечают, что пищевая активность по отношению к общей эхолокационной активности летучих мышей была низкой и не увеличивалась в период работы подсветки. Таким образом, можно сделать вывод, что мигрирующих летучих мышей привлекал не искусственный зеленый свет из-за высокой плотности насекомых, а положительный фототаксис.

В 2018 году вышла работа, где те же исследователи с помощью аналогичной методики изучали влияние красного и белого светодиодного света на том же экспериментальном участке (Voigt et al., 2018). В ходе экспериментов было показано, что во время работы красных светодиодов у малого нетопыря наблюдалась повышенная активность эхолокационных криков, в то время как у лесного нетопыря была зарегистрирована лишь тенденция к более высокой активности. Для белого светодиодного света авторы не наблюдали повышенной эхолокационной активности ни для одного из видов. Тем не менее, результаты этого эксперимента подтверждают более раннее исследование с зеленым светом. Отсутствие охоты насекомых при красных и зеленых источниках света указывает на то, что привлечение мигрирующих летучих мышей к источникам света этих спектров не было вызвано поиском пищи. Авторы считают, что наиболее вероятным объяснением наблюдаемой повышенной активности миграции летучих мышей при красных и зеленых источниках света является светозависимая реакция «фиксированного направления» (Wiltschko and Wiltschko, 2009; Wiltschko et al., 2010). В качестве альтернативы, мигрирующие летучие мыши используют сенсорную модальность для навигации на большие расстояния, которая уязвима для света определенных длин волн, однако лежащие в ее основе механизмы, особенно светозависимое магнитное чувство, нуждаются в подтверждении для летучих мышей в частности и млекопитающих в целом.

Таким образом, при постановке ориентационных экспериментов с летучими мышами необходимо учитывать факторы, перечисленные в §5, что делает изучение миграций летучих мышей весьма специфичной и нетривиальной задачей.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

§1. Место проведения и сроки исследования

Исследование проводилось в августе и сентябре 2020–2022 годах на экспериментальной площадке (№3 на рис. 7) рядом с полевым стационаром «Фрингилла», находящемся в 11 км к югу от основного здания Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН (Калининградская область, Россия; 55°09′ с.ш., 20°52′ в.д.). Полевой стационар и экспериментальная площадка расположены вдали от ближайшего крупного города — Зеленоградска, и других населенных пунктов, что позволило свести к минимуму возможное воздействие электромагнитного шума и искусственных источников света на ориентацию летучих мышей в экспериментах. Однако в 2022 году нами было решено изменить место проведения эксперимента по двум причинам: (1) предыдущее место расположения экспериментальной установки (№3 на рис. 7) находится близко к месту поимки нетопырей (№1 и №2 на рис. 7) и теоретически внутри миграционного коридора, где проходит миграция не только лесных нетопырей (на издаваемые звуки которых мыши, участвующие в наших экспериментах, могут реагировать), но и представители других видов летучих мышей, например, ночницы, которые представляют опасность для небольших нетопырей; (2) на предыдущем месте выпуска мышей стало более видным световое загрязнение от ближайшего города Зеленоградск, находящегося у основания косы, и международного аэропорта «Храброво», что теоретически может повлиять на выбор южного направления у мышей при вылете из экспериментальной установки вне зависимости от экспериментальных условий (у многих мигрирующих животных есть так называемый положительный фототаксис, когда они в круговых аренах проявляют направленную активность в сторону источника света). Новая точка проведения экспериментов (№4 на рис. 7) лишена вышеперечисленных недостатков: (1) менее выражен миграционный пролет других мышей, согласно данным ручного детектора сигналов летучих мышей (настроенного на частоту сигналов лесных нетопырей и ночниц), появившегося у нас уже после окончания экспериментов первого года проекта; (2) нет видимого светового загрязнения неба ввиду того, что данная площадка находится в низменности и окружена холмами (до которых как минимум 200 м и в ночное время они не выделяются в виде ландшафтных ориентиров).

1.1. Объект исследования

В качестве модельного объекта для данного исследования нами был выбран один из видов мигрирующих летучих мышей — лесной нетопырь *Pipistrellus nathusii*. Данный вид

летучих мышей относится дальним мигрантам: максимальная продолжительность миграции превышает две тысячи километров (Alcalde et al., 2020; Vasenkov et al., 2022), а также является одним из типичных модельных животных для изучения ориентации и навигации у мигрирующих летучих мышей (Lindecke et al., 2021, 2015). Популяция лесного нетопыря в районе исследований достигает большой численности, что позволяет сформировать выборку достаточного объема.

1.1.1. Методы отлова летучих мышей

Все летучие мыши были отловлены и окольцованы во время осенней миграции с середины августа до конца сентября. Отлов производился посредством паутинных сетей, которые устанавливались в экотонных местах (граница леса и дюны, леса и поляны) (№1 и №2 на рис. 7). Отловленные животные по 7–8 особей помещались в небольшие пластиковые клетки, которые подвешивались на телескопически поднимающиеся стойки, так как своими криками рукокрылые способствуют привлечению сородичей в область паутинной сети.

В момент кольцевания мы измеряли вес животного (для экспериментов отбирались летучие мыши с массой тела $\geq 7,0$ г, по (Voigt et al., 2012; Lindecke et al., 2021) определяли пол, а также возраст по строению сустава между метакарпалиями и фалангами пальцев (Kunz and Anthony, 1982). Лесные нетопыри после процедуры кольцевания были сразу же протестированы в экспериментальной установке и после тестов выпущены в природу (без каких-либо инвазивных процедур) и могли продолжить свою миграцию. Если же мы оставляли животное до следующей ночи (ввиду ухудшения погоды), то его помещали в специальную пластиковую клетку в прохладном сухом и темном лабораторном домике недалеко от места проведения экспериментов. Перед выпуском летучую мышь кормили личинками муравьиной львинки и поили, поэтому вес мыши перед выпуском в природу не отличался от ее веса в момент поимки в высокие паутинные сети.

Настоящее исследование проводилось в соответствии с рекомендациями ARRIVE (<https://arriveguidelines.org>), все процедуры были одобрены Этическим комитетом Зоологического института РАН (разрешение № 5–15/10-08-2021).



Рисунок 7. Расположение мест отлова (красные точки) и выпуска (синие точки) в 2021 и 2022 годах на Куршской косе, Калининградская область, Россия.

§2. Конструкции круговых арен для ориентационных тестов с летучими мышами

Первая круговая арена для определения ориентационного направления мигрирующих летучих мышей была разработана относительно недавно немецким исследователем Оливером Линдеке (Lindecke et al., 2019a) и может служить своеобразным аналогом конусов Эмлена для птиц (Emlen, 1967a, 1967b).

Круговая арена для выпуска летучих мышей — это низкая пластиковая воронка с плоским дном и пологими возвышающимися стенками, чтобы экранировать тестируемое животное от внешних источников информации, таких как звезды и Луна (рис 8). Крышка круговой арены выходит за ее пределы на 60 мм для того, чтобы летучая мышь не могла видеть ночное небо над головой, а также ограничивает любые эхолокационные сигналы, исходящие от других особей. Вся конструкция располагается на высоте 1 м над землей, чтобы повысить вероятность взлета летучих мышей после выползания за пределы экспериментальной арены.

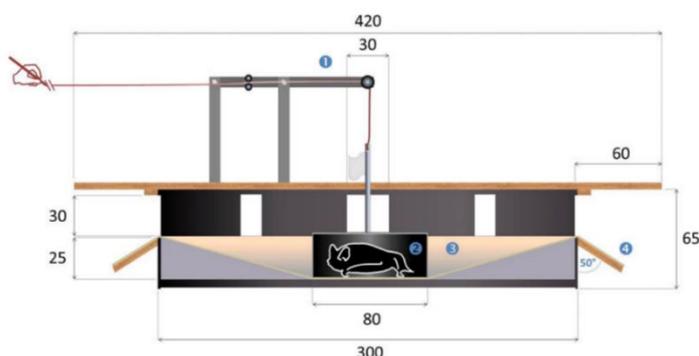


Рисунок 8. Схема круговой арены в поперечном сечении с размерами (в мм) для ориентационных тестов с летучими мышами: 1 — механизм поднимающий акклиматизационный бокс; 2 — акклиматизационный бокс; 3 — экспериментальная арена; 4 — площадка для взлета животного. Источник: Lindecke et al., 2019a.

Тестируемое животное помещается в центр воронки, в самую нижнюю ее часть и накрывается сверху небольшим колпаком, под которым проводит 5 минут, чтобы привыкнуть и не подвергаться воздействию экспериментаторов при выпуске. Через некоторое время этот колпак убирается при помощи удаленного подъемного механизма, и чтобы покинуть арену, летучая мышь должна проползти вверх ~ 12 см. Таким образом, животное не сразу оказывается в области экспериментальной арены, где может получить информацию от источников внешних ориентационных сигналов — звезды и Луна, а какое-то время проводит внутри воронки, где из доступных для ориентации источников информации лишь магнитное поле Земли. Направление вылета с площадки для взлета животного — считается за выбранное животным миграционное направление.

2.1. Конструкция круговой арены в 2020 году

В 2020 году мы изучали естественное миграционное направление лесных нетопырей в районе исследования, поэтому использовали ориентационную установку с конструкцией круговой арены (см. схемы на рис. 9 и 10), аналогичной той, которую Оливер Линдеке использовал в работах 2019 года (Lindecke et al., 2019a, 2019b). Отличие заключалось только в том, что для фиксации направления вылета, нами использовалась ИК-камера, установленная под штативом, на котором была закреплена арена.

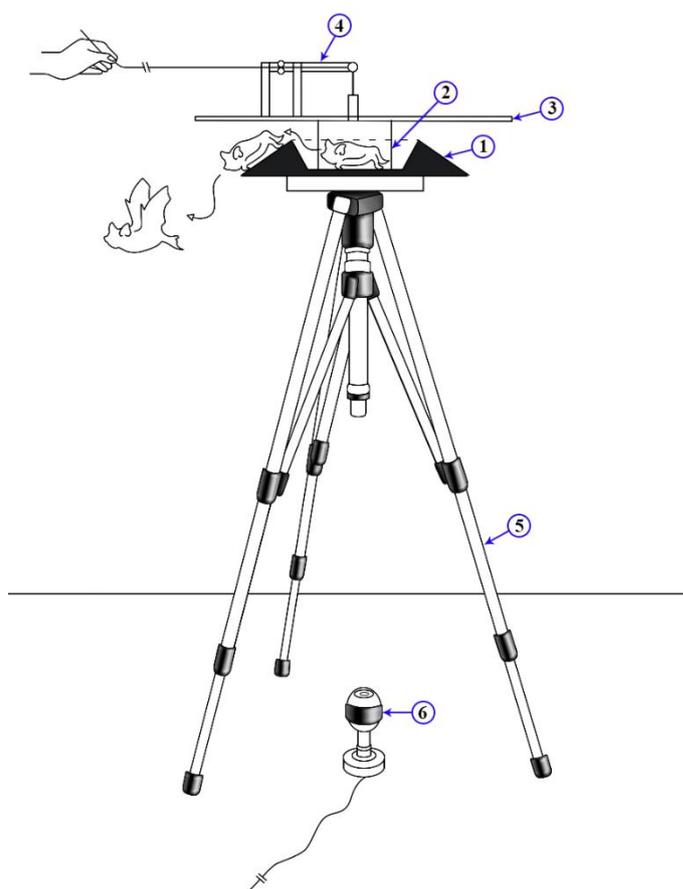


Рисунок 9. Схема ориентационной установки и круговой экспериментальной арены (вид сбоку): 1 — круговая экспериментальная арена; 2 — акклиматизационный бокс; 3 — крышка круговой экспериментальной арены; 4 — механизм поднимающий акклиматизационный бокс; 5 — штатив; 6 — ИК-камера.

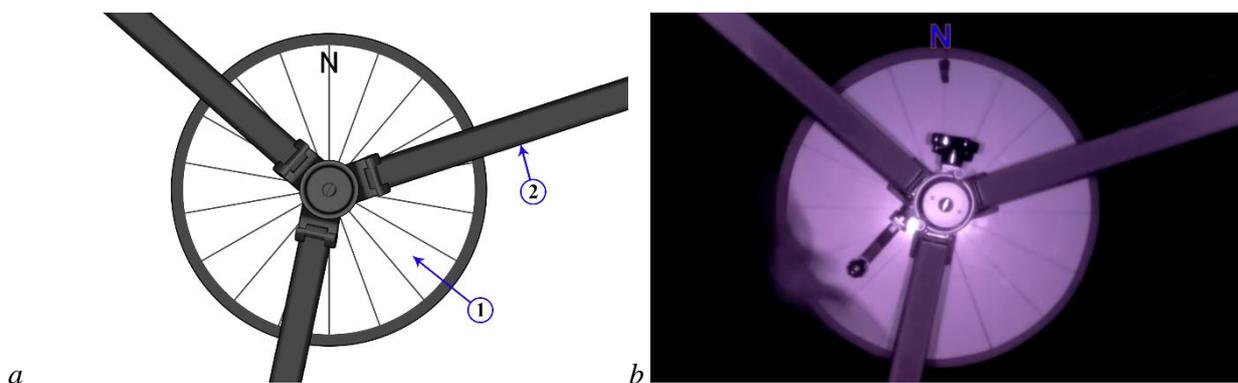


Рисунок 10. Схема (а) и фотография (b) ориентационной установки (вид снизу): 1 — круговая экспериментальная арена; 2 — штатив. N (north) — край арены ориентированный на географический север. На фотографии запечатлена летучая мышь, вылетающая в юго-западном направлении.

2.2. Конструкция круговой арены в 2021 году

В 2021 году мы тестировали лесных нетопырей в разных магнитных условиях: в естественном магнитном поле и в магнитном поле, повернутом в горизонтальной плоскости на 120° по часовой стрелке. Нами использовалась модифицированная версия ориентационной установки с круговой экспериментальной ареной (рис. 11а), которая состояла из двух частей: круглой арены (диаметр 40 см; №4 на рис. 11а) и пластикового цилиндра (диаметр 42 см, высота 54 см; №1 на рис. 11а). Цилиндр был изготовлен из тонкого ПВХ (2 мм) и закреплен на двух круглых деревянных рамах сверху и снизу. Мы покрыли внутреннюю стенку цилиндра черной бархатной тканью, чтобы уменьшить отражение от ИК-светодиодов внутри установки. Черный круглый обруч из ПВХ (диаметр 55 см; №5 на рис. 11а) не позволяет летучим мышам видеть звезды и ночное небо над головой, когда они достигают края арены. Верхняя часть цилиндра закрыта белой акриловой крышкой (№9 на рис. 11а), пропускающей 60% света, а также оборудована системой дистанционной видеозаписи (№6 и №8 на рис. 11а), которая была помещена в алюминиевый бокс и подключена к персональному компьютеру экспериментатора через 30-метровый FTP-кабель. Для поднятия акклиматизационного бокса (№2 на рис. 11а) использовался шаговый двигатель (№7 на рис. 11а), который приводился в действие с помощью управляемого одноплатного компьютера Arduino. И камера, и Arduino управлялись с мини-компьютера Raspberry Pi 4. Все электронные компоненты были помещены внутрь заземленного алюминиевого ящика, для экранирования создаваемого ими электромагнитного излучения. Несмотря на то, что на данный момент нет данных о том, каков механизм работы магнитного компаса мышей, мы решили перестраховаться и экранировать все электронные компоненты, потому что известно, что электромагнитное

излучение оказывает деструктивное воздействие на магнитный компас мигрирующих птиц (Engels et al., 2014; Schwarze et al., 2016; Pakhomov et al., 2017).

Манипуляции с магнитным полем осуществлялись с использованием 3-х осевой системы колец Гельмгольца (далее — магнитные кольца) (№10 на рис 11b), внутри которых располагалась установка для ориентационных тестов. Для поворота поля на 120° в горизонтальной плоскости использовали матрицу поворота для правосторонней системы координат. Магнитные кольца питались от автомобильного аккумулятора, экранированного алюминиевым ящиком.

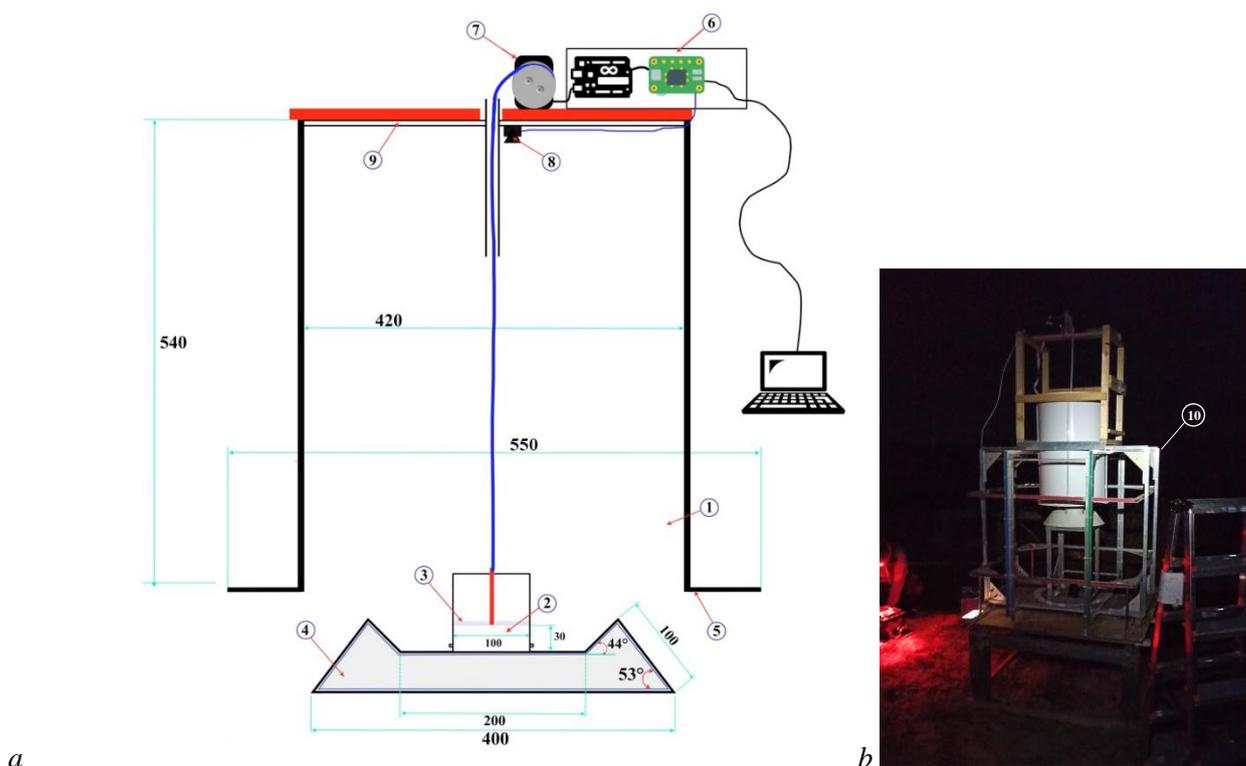


Рисунок 11. Схема (а) и фотография (b) ориентационной установки и круговой экспериментальной арены в поперечном сечении с размерами (в мм): 1 — пластиковый ПВХ цилиндр; 2 — акклиматизационный бокс; 3 — прозрачная плексигласовая крышка акклиматизационного бокса; 4 — круговая экспериментальная арена; 5 — черный круглый обруч из ПВХ; 6 — алюминиевый бокс с Raspberry Pi 4 и Arduino; 7 — шаговый двигатель; 8 — миниатюрная видеокамера с ИК-подсветкой; 9 — белая акриловая крышка; 10 — 3-х осевая система колец Гельмгольца.

2.3. Конструкция круговой арены в 2022 году

Прототипом для ориентационной установки 2022 года (рис. 12) стала установка 2021 года (рис. 11). Мы модифицировали ее, заменив черный круглый обруч из ПВХ (диаметр 55 см; №5 на рис. 11a) на прозрачную круглую крышку из плексигласа (диаметр 58 см; №5 на рис. 12b) с 11-сантиметровым отверстием по центру, в которое проходил

акклиматизационный бокс, под которым находилась летучая мышь. Это позволило нам более плавно и практически бесшумно поднимать сам колпак, снизив таким образом стрессовое воздействие на находящегося под ним лесного нетопыря. Крышка выступает за пределы арены на 9 см, ее выступающая часть была покрыта черной краской, что создавало однородную среду внутри круговой ориентационной арены и не позволяло летучим мышам видеть звезды и ночное небо над головой, когда они достигли края арены.

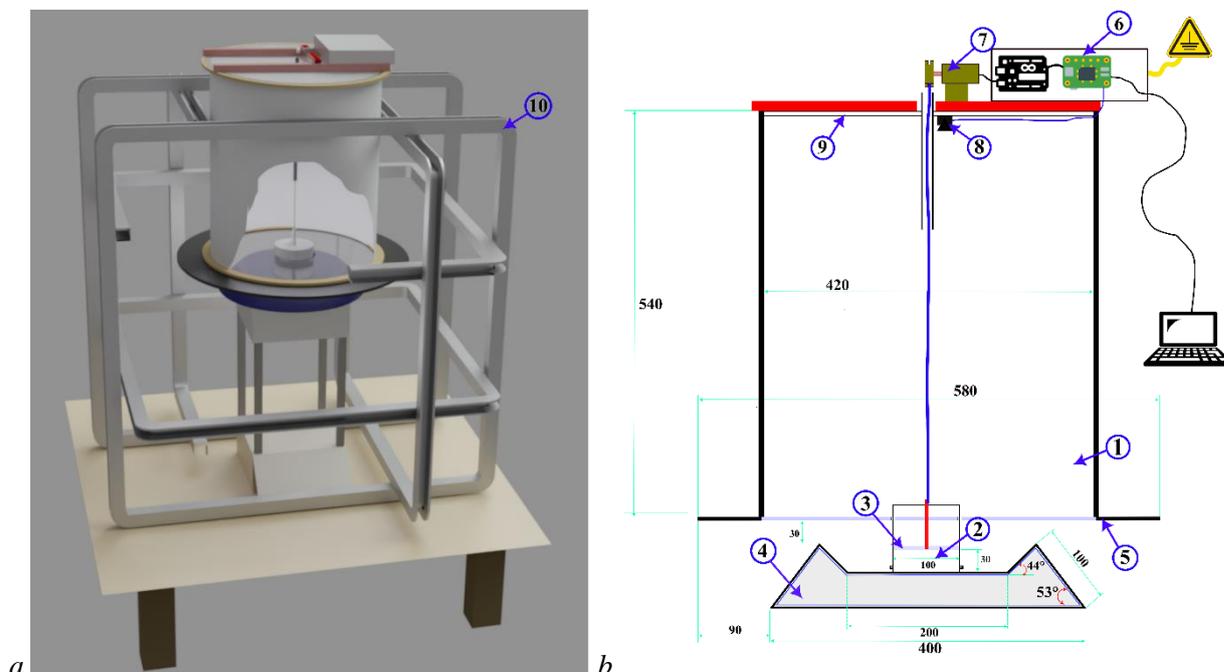


Рисунок 12. 3D-модель (а) и схема (б) ориентационной установки и круговой экспериментальной арены в поперечном сечении с размерами (в мм): 1 — пластиковый ПВХ цилиндр; 2 — акклиматизационный бокс; 3 — прозрачная плексигласовая крышка акклиматизационного бокса; 4 — круговая экспериментальная арена; 5 — прозрачная крышка из плексигласа с покрытыми черной краской выступающими краями; 6 — алюминиевый бокс с Raspberry Pi 4 и Arduino; 7 — шаговый двигатель; 8 — миниатюрная видеокамера с ИК-подсветкой; 9 — белая акриловая крышка; 10 — 3-х осевая система колец Гельмгольца.

Также в 2022 году нами были проведены измерения уровня электромагнитных шумов на экспериментальной площадке при помощи анализатора спектра Rigol DSA-815A и активной антенны FMZB 1512 (Schwarzbeck Mess-Elektronik, Germany). Полученные нами данные измерений указывают на то, что на месте проведения экспериментов нет никаких источников электромагнитного шума и электронные компоненты установки надежно экранированы.

§3. Дизайн эксперимента

Тесты проводились ночью при отсутствии Луны, дождя и сильного ветра ≥ 8 —10 м/с. Летучих мышей выпускали как в естественном, так и в повернутом магнитном поле (см. схему дизайна эксперимента на рис. 13). Перед каждым новым животным арену

протирали 70% этанолом, чтобы смыть запаховые метки и исключить влияние предыдущего животного. После этой процедуры мы выжидали 10–20 секунд, помещали окольцованную летучую мышь в акклиматизационный бокс внутри ориентационной установки, и с помощью миниатюрной камеры начинали запись видео (1). Через 5 минут акклиматизации скрипт автоматически останавливал запись видео (1) и начинал запись видео (2), одновременно поднимая акклиматизационный бокс для выпуска летучей мыши на экспериментальную арену. Фаза выпуска длилась 5 минут, и если летучая мышь не покидала арену в течение этого времени, то испытание отменялось. В 2022 году мы с помощью тепловизионной камеры записывали поведение летучей мыши за пределами ориентационной установки — видео (3).

В течение ночи животных выпускали по очереди из естественного и измененного магнитного поля, сперва проводили пять тестов в естественном, а затем столько же в повернутом магнитном поле.

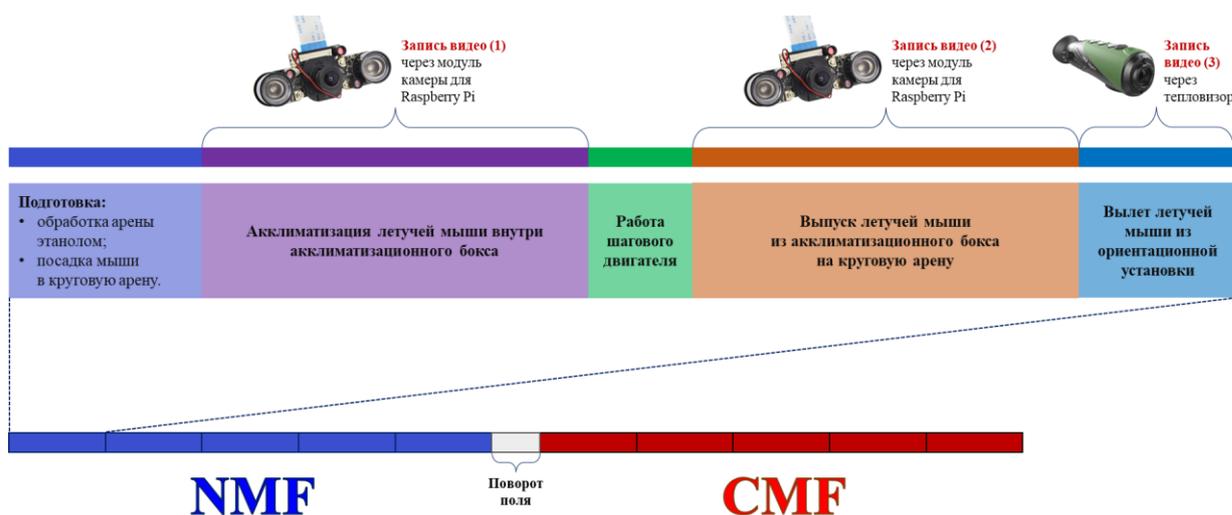


Рисунок 13. Схема, иллюстрирующая дизайн эксперимента. Цветные отрезки сверху — отображают все манипуляции, проводимые с одним животным (посадка в арену, акклиматизация, выпуск и запись траектории полета через тепловизионную камеру). Отдельные синие и красные отрезки внизу — блоки работы с одним животным: пять летучих мышей протестированы в естественном магнитном поле (NMF, контроль) и пять — в измененном (CMF, опыт).

§4. Обработка данных

Видеозаписи (1–2) на которых была запечатлена круговая арену сверху после поднятия акклиматизационного бокса, записанные миниатюрной видеокамерой с ИК-подсветкой внутри ориентационной установки (рис. 14) анализировали вручную (без использования специализированных программ для трекинга животных в экспериментальных аренах). На каждой видеозаписи определяли три параметра: время вылета (сколько времени понадобилось животному, чтобы покинуть арену), направление

выползания относительно магнитного севера в естественном магнитном поле (направление от центра арены на точку, где животное пересекло наибольшую высоту арены единственных источник информации — магнитное поле, мыши не видят окружающий ландшафт, только в 2021 году) и направление вылета (то, в каком направлении животное вылетело, покидая арену; в данном случае, нетопыри могут использовать не только магнитное поля для выбора направление, но теоретически и окружающие ориентиры, если их видят). Для получения этих параметров просматривали видео до момента, когда летучая мышь пересекла наибольшую высоту арены или покидала ее вовсе (см. приложение №2).

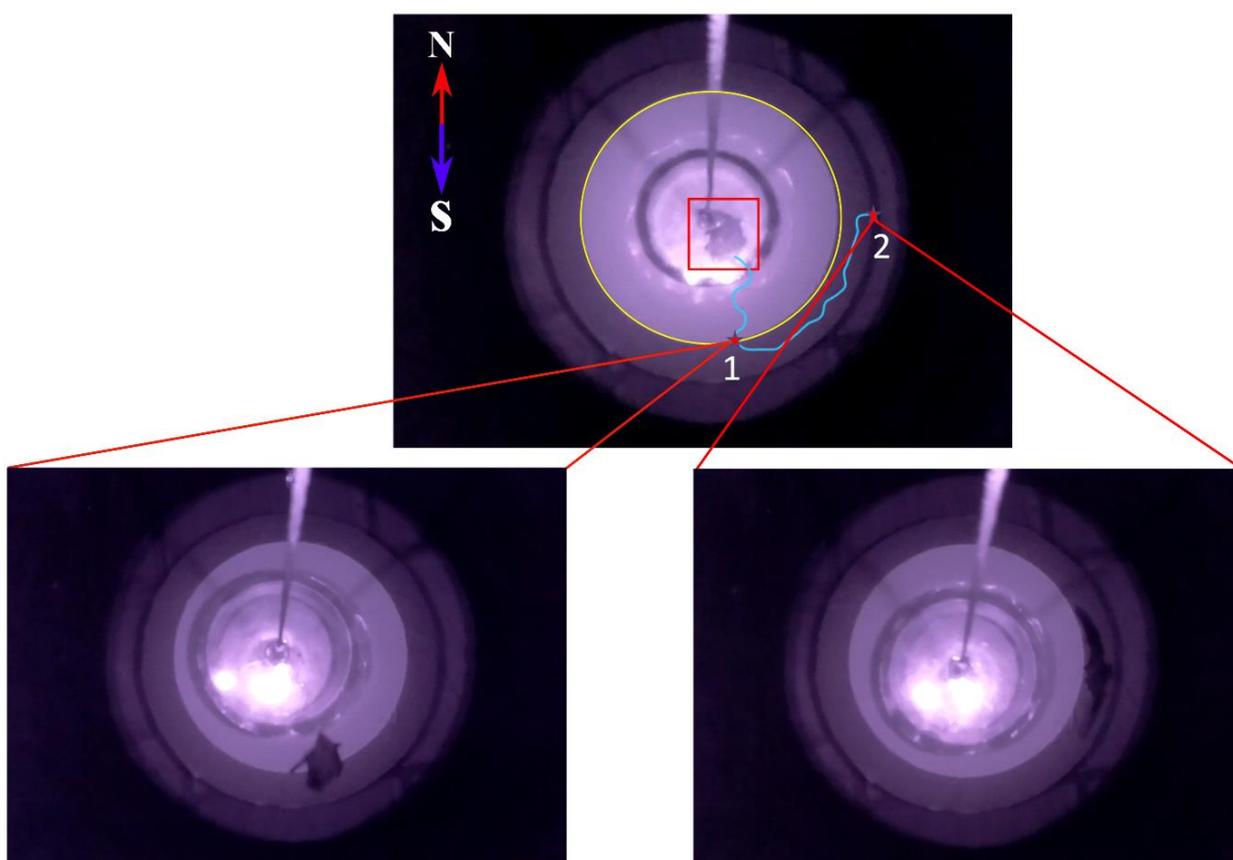


Рисунок 14. Кадры из видеозаписи после поднятия акклиматизационного бокса. Параметры, определяемые по такой видеозаписи: время вылета, направление вылета и направление выполза. Желтая окружность — изолиния, показывающая наибольшую высоту стенок арены, летучая мышь выделена красным прямоугольником. Голубая линия символизирует гипотетический маршрут животного, которому оно следовало, покидая арену. Две звездочки (★) на маршруте — точки, по которым определяли направление выполза (1) и направление вылета (2) (они могли не совпадать).

Видеозаписи (3), снятые с помощью тепловизионной камеры, позволяют сделать вывод о *траектории полета животного* после вылета из ориентационной установки. Для анализа данных этих данных была написана на языке Python небольшая нейронная сеть, которая анализировала трек мышей по записанным видеофайлам и определяла направление, в котором улетала мышь с экспериментальной площадки (см. приложение №1).

Для анализа уровня значимости направлений вылета и выполза в контрольной и экспериментальной группах мы использовали критерий Рейли (Batschelet, 1981), тот же тест использовался в случаях с бимодальными результатами. Для сравнения и проверки достоверных различий в распределении направлений вылета и выполза в контрольной и экспериментальной группах летучих мышей, использовался непараметрический критерий Мардия-Уотсона-Уилера (MWW) (Batschelet, 1981), а также тест концентрации направлений (Mardia and Jupp, 2000). Непараметрический U-критерий Манна-Уитни использовался для сравнения линейных данных, таких как скорость ветра и задержка вылета животного с круговой экспериментальной арены.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2020 году с помощью круговой экспериментальной арены мы протестировали 9 лесных нетопырей. Установка была расположена на площадке рядом с основным зданием Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН, поэтому мы не исключаем влияния электромагнитного излучения, исходящего от станции на результаты тестов. Среднее направление вылета летучих мышей не достигало уровня статистической значимости ($\alpha = 227^\circ$, $r = 0,49$, $p = 0,12$, $n = 9$), однако животные проявляли тенденцию ориентироваться в юго-западном направлении (рис. 15). На основе этих результатов мы решили провести эксперименты по выпуску лесных нетопырей из специальных круговых арен, помещенных в искусственно измененное магнитное поле.

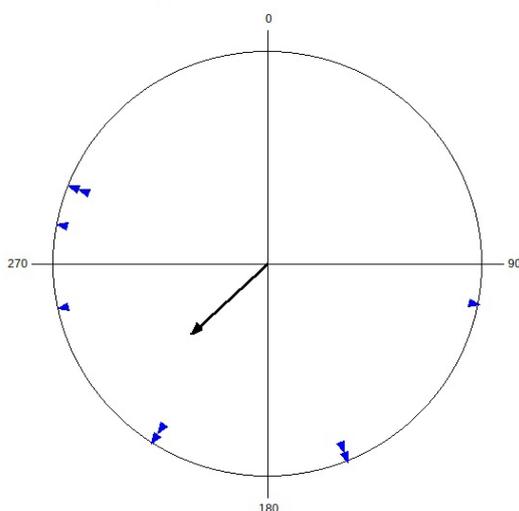


Рисунок 15. Ориентация лесных нетопырей в 2020 году в естественном магнитном поле. На диаграмме север расположен сверху, синие треугольники (▲) на периферии круга указывают ориентацию одного отдельного животного, стрелка обозначает средний вектор ориентации группы.

В общей сложности было проведено 59 тестов в 2021 году и 31 тест в 2022 году в экспериментальные ночи с хорошими погодными условиями (без дождя, сильного ветра, тумана). В финальный анализ были включены данные 53 взрослых лесных нетопырей в хорошем состоянии для совершения миграции (средняя масса тела⁸ $9,2 \pm 1,1$ г). Для анализа мы использовали данные только от тех животных, которые были достаточно активны, чтобы покинуть арену в течение 5 минут.

В 2022 году у летучих мышей не наблюдалось значимой одномодальной ориентации относительно географического севера ни в контрольной ($\alpha = 36^\circ$, $r = 0,32$, $p = 0,23$, $n = 14$; рис. 16а), ни в экспериментальной группе ($\alpha = 193^\circ$, $r = 0,22$, $p = 0,59$, $n = 11$; рис. 16б). Однако животные в естественном магнитном поле показали бимодальную ориентацию, соответствующую оси, перпендикулярной Куршской косе (результаты для удвоенных

⁸ Есть опубликованные данные, что перед миграцией летучие мыши могут усиливать жиронакопление. Вероятно, у них меняется гормональный фон, но настолько специализированных и глубоких перестроек метаболизма как, скажем, у птиц, не происходит (Adams, Pedersen, 2014).

углов: $\alpha = 109^\circ/289^\circ$, $r = 0,56$, $p = 0,01$, $n = 14$), в отличие от летучих мышей, которые были выпущены в измененном магнитном поле (удвоенные углы: $r = 0,23$, $p = 0,55$, $n = 11$).

В дополнение к направлению относительно географического севера мы также проанализировали направления вылета, нормализованные к направлению источника ветра. В контрольной группе животные выходили на арену в основном против ветра ($\alpha = 24^\circ$, $r = 0,52$, $p = 0,02$, $n = 14$; рис. 16с), тогда как у экспериментальных животных значимой ориентации не наблюдалось ($\alpha = 99^\circ$, $r = 0,25$, $p = 0,51$, $n = 11$; рис.16d).

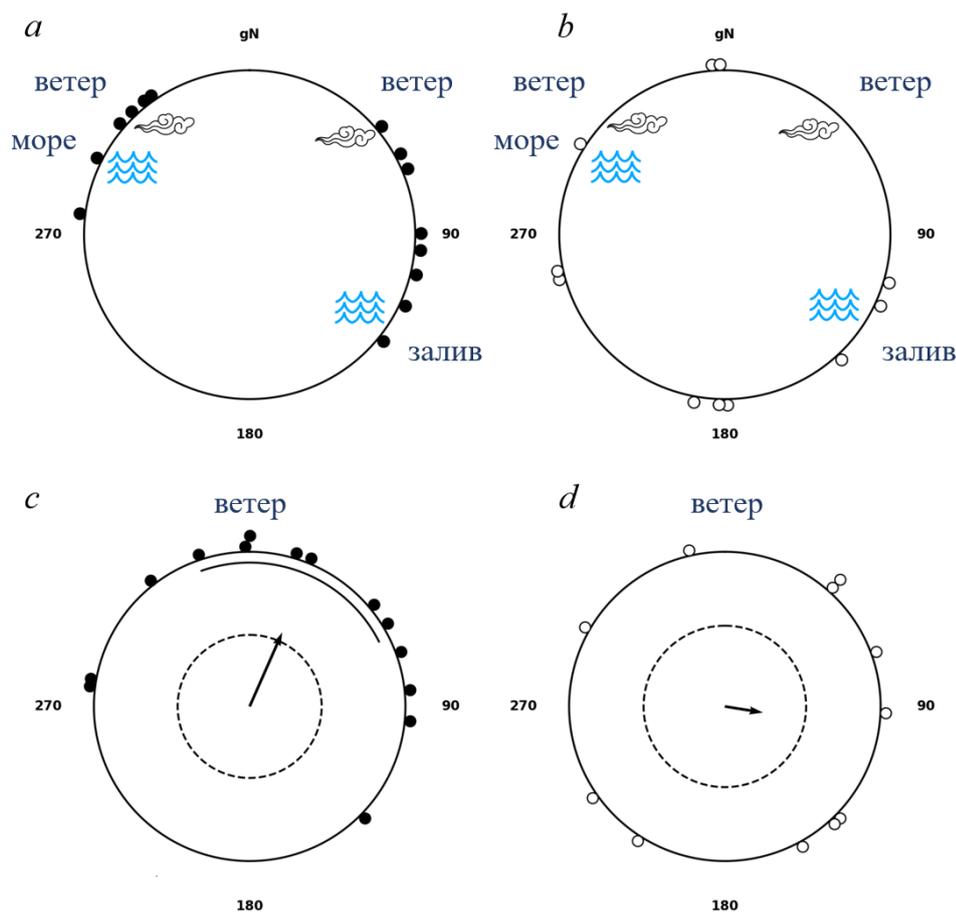


Рисунок 16. Ориентация лесных нетопырей в 2022 году при различных экспериментальных условиях относительно географического севера и ветра: а — в условиях естественного магнитного поля относительно географического севера; б — измененное магнитное поле (повернуто на 120° против часовой стрелки) относительно географического севера; с — в условиях естественного магнитного поля относительно ветра; д — измененное магнитное поле (повернуто на 120° против часовой стрелки) относительно ветра. Каждая точка на периферии круга указывает ориентацию одной отдельной летучей мыши. Черные точки (●) соответствуют животным в условиях естественного магнитного поля, а белые точки (○) — животным в условиях измененного магнитного поля. Внутренний пунктирный круг представляет 5% уровень значимости критерия Рэля. Географический север (gN) соответствует 0° на верхних графиках (а, б); направление источника ветра соответствует 0° на нижних графиках (с, д). Направление источника ветра обозначено на верхних графиках как «ветер»; направления в сторону моря или залива как «морем» и «залив». Внутренняя дуга на нижнем левом графике (с) указывает 95% доверительный интервал для среднего направления ориентации.

В 2021 году лесные нетопыри не были значительно ориентированы (униmodalно или бимodalно) ни в экспериментальной ($\alpha = 109^\circ$, $r = 0,24$, $p = 0,43$, $n = 15$, удвоенные углы: $r = 0,33$, $p = 0,19$; рис. 17a), ни в контрольной группе ($\alpha = 179^\circ$, $r = 0,39$, $p = 0,14$, $n = 13$; удвоенные углы: $r = 0,33$, $p = 0,23$; рис. 17b).

Однако, если мы рассмотрим животных с весом ≥ 8 г, то контрольные летучие мыши были ориентированы (бимodalно), как и в 2022 году (удвоенные углы: $\alpha = 142^\circ / 322^\circ$, $r = 0,55$, $p = 0,03$, $n = 11$; рис. 17c), а летучие мыши опытной группы проявляли тенденцию ориентироваться в южном направлении ($\alpha = 180^\circ$, $r = 0,50$, $p = 0,048$, $n = 12$; рис. 17d).

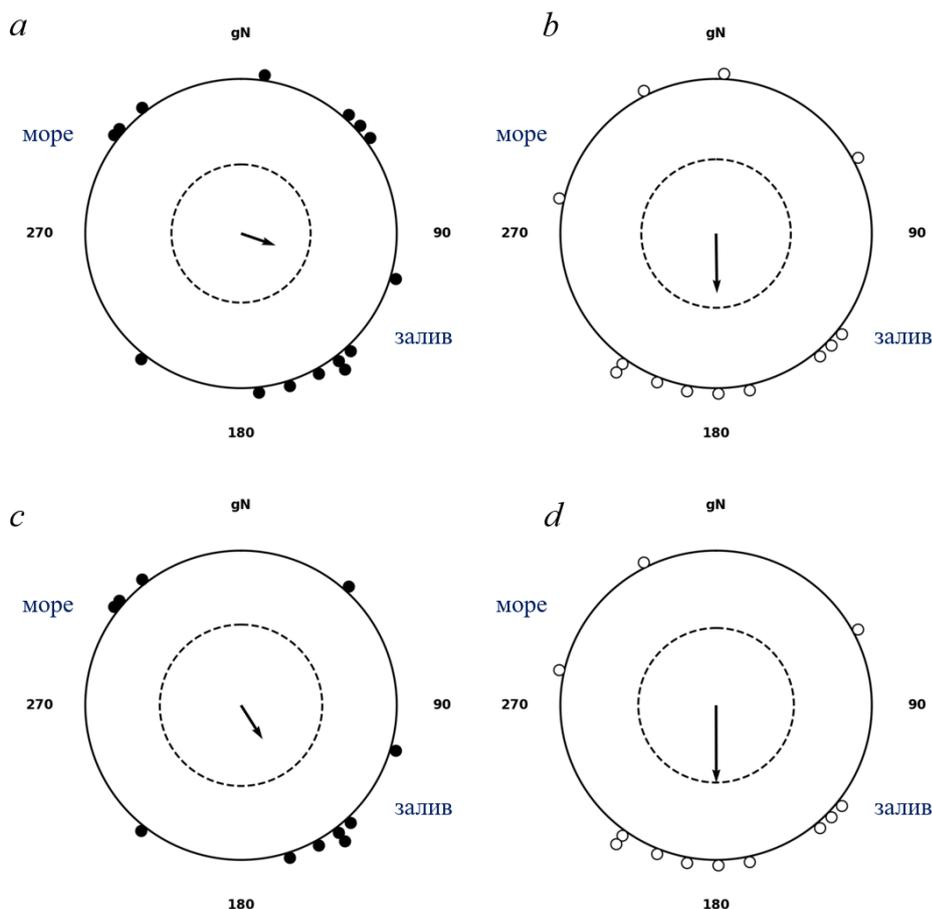


Рисунок 17. Ориентация лесных нетопырей в 2021 году при различных экспериментальных условиях относительно географического севера: а — в условиях естественного магнитного поля; б — измененное магнитное поле (повернуто на 120° против часовой стрелки); с — в условиях естественного магнитного поля, только летучие мыши массой ≥ 8 г; д — измененное магнитное поле (повернуто на 120° против часовой стрелки), только летучие мыши массой ≥ 8 г. Каждая точка на периферии круга указывает ориентацию одной отдельной летучей мыши. Черные точки (●) соответствуют животным в условиях естественного магнитного поля, а белые точки (○) — животным в условиях измененного магнитного поля. Внутренний пунктирный круг представляет 5% уровень значимости критерия Рэлея. Географический север (gN) соответствует 0° .
 Направления в сторону моря или залива обозначены как «море» и «залив».

К сожалению, мы не записывали направление ветра в 2021 году, поэтому нет возможности проанализировать его влияние на направление вылета. Кроме того, результаты наших экспериментов 2021 года не могут считаться достоверными и использоваться для дальнейшего обсуждения по ряду причин:

- круговая ориентационная арена не имела крышки и стопоров для акклиматизационного бокса, поэтому после подъема он какое-то время продолжает свободно висеть над ареной и немного раскачиваться в разные стороны — это могло вызвать дополнительный стресс у животных;
- в южном направлении из-за светового загрязнения от ближайшего города наблюдался засвет неба, который был виден с места выпуска (№3 на рис. 7).

Закрытость арены играет важную роль в подобных экспериментах, поскольку создает иллюзию убежища для животного внутри (О. Lindecke, устное сообщение). Световое загрязнение могло восприниматься летучими мышами так же, как это происходит у птиц, которые во время испытаний в круговых аренах реагируют на заходящее Солнце или самую яркую часть неба (Muheim and Jenni, 1999).

В 2022 году мы с помощью тепловизионной камеры записывали поведение животных после вылета из экспериментальной установки. К сожалению, мы можем оперировать только проекцией треков животных и их азимутами исчезновения в плоскостях «Северо-Восток» и «Юго-Запад». Однако, согласно этим данным, животные выбирают в большей степени юго-западный сектор ($n_{\text{Юго-Запад}} = 23$, $n_{\text{Северо-Восток}} = 8$, биномиальный тест для $P = 0,5$: $p = 0,01$; рис. 18a), что соответствует их естественному направлению миграции. В момент ориентации при вылете из ориентационной установки таких предпочтений не наблюдалось ($n_{\text{Юго-Запад}} = 10$, $n_{\text{Северо-Восток}} = 15$, биномиальный тест для $P = 0,5$: $p = 0,4$; рис. 18b—c).

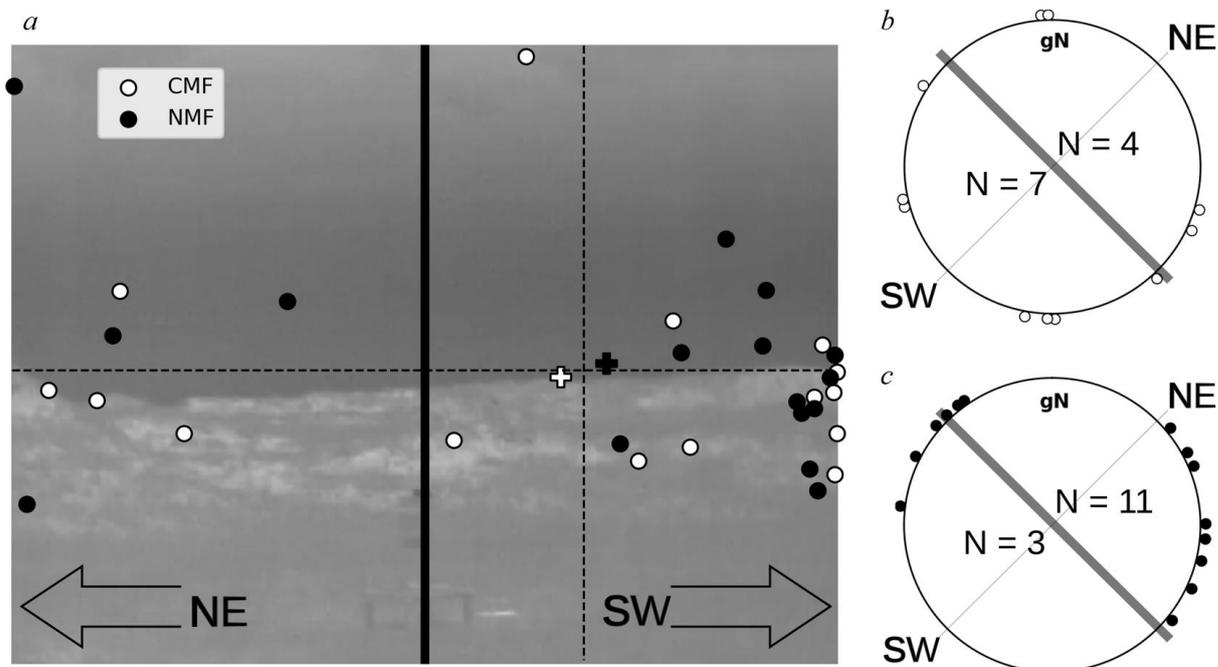


Рисунок 18. Проекция исчезающих треков лесных нетопырей в 2022 году при различных экспериментальных условиях в плоскостях «Северо-Восток» (NE) и «Юго-Запад» (SW) по данным тепловизионной камеры (a) и ориентации летучих мышей при вылете из круговой ориентационной арены (b, c). Белые точки (○) на изображении представляют собой исчезающие треки отдельных летучих мышей, вылетевших из измененного магнитного поля; черные точки (●) соответствуют летучим мышам, выпущенным из естественного магнитного поля. Эти же цвета на круговых диаграммах соответствуют индивидуальной ориентации летучих мышей при измененном магнитном поле (b) и естественном магнитном поле (c). Жирная черная линия на изображении и жирные серые линии на круговых диаграммах обозначают границу между Северо-Восточным (NE) и Юго-Западным (SW) секторами. Жирная черная линия пересекает центр нашей экспериментальной установки. Белые и черные знаки плюс (+; +) на изображении показывают центры масс исчезающих треков летучих мышей, выпущенных из измененного магнитного поля и естественного магнитного поля. Пересечение пунктирных линий показывает центр масс всех животных.

Мы также не обнаружили различий во времени между подъемом акклиматизационного ящика и вылетом летучей мыши с круговой арены у контрольной и экспериментальной группами (U-критерий Манна-Уитни: $U = 67,5$, $p = 0,6$; рис. 19). Однако, исходя из полученных нами данных, можно предположить, что резкое изменение магнитного поля нарушает ориентацию летучих мышей в круговой экспериментальной арене.

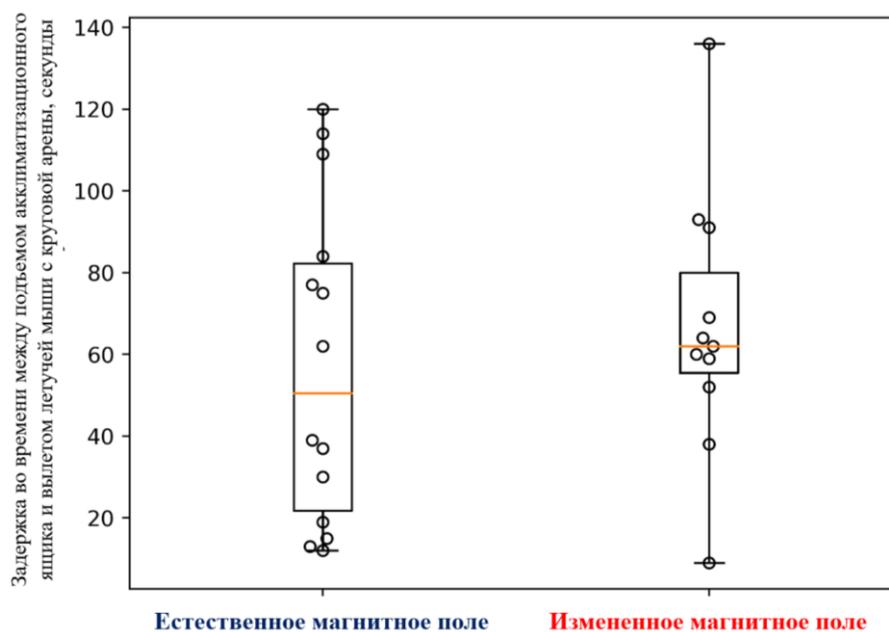


Рисунок 19. Задержка взлета (время между подъемом акклиматизационного ящика и вылетом летучей мыши с круговой ориентационной арены, в секундах) для животных в естественном и измененном (повернутом на 120° против часовой стрелки) магнитном поле и поле. Каждая точка (○) соответствует задержке взлета у отдельной летучей мыши. Усы показывают диапазоны выборки, прямоугольники представляют Q1 (25%) и Q3 (75%), а медиана показана оранжевой линией.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время большая часть работ по изучению ориентации мигрирующих летучих мышей сводится к изучению воздействия сильных магнитных пульсов (Holland et al., 2006, 2008) и иерархии между источниками ориентационной информации (магнитное поле, звезды и Солнце) путем создания конфликта между ними. Так, посредством экспериментов, было показано, что на закате во время хоминга большие ночницы *Myotis myotis* после экспозиции в измененном магнитном поле (с повернутым на 90° по часовой стрелке направлением на магнитный север) изменили направление полета после выпуска. В то же время мыши, содержащиеся в магнитном поле после заката, никак не изменили свое направление (Holland et al., 2010). Это указывает на калибровку магнитного компаса по Солнцу, аналогично тому, что показано на некоторых видах мигрирующих птиц (Muheim et al., 2006), но, в отличие от них, данный процесс не требует доступа к поляризованному свету, важно лишь наличие доступа к Солнцу на закате (Lindecke et al., 2015). При этом у малых нетопырей *Pipistrellus pygmaeus* ответ на конфликт компасов наблюдается только у взрослых особей, а молодые показали дезориентацию в ориентационных тестах (Lindecke et al., 2019b). Это может указывать на то, что молодые особи во время первой миграции летят вместе со взрослыми, как некоторые виды птиц (Chernetsov et al., 2004).

Предварительные тесты 2020 году, выполненные в круговой ориентационной арене, показали тенденцию к ориентации лесных нетопырей в юго-западном направлении.

Данные 2022 года, где лесных нетопырей выпускали из модифицированной версии круговой установки, показали, что в присутствии двух очевидных локальных ориентиров, таких как шум прибоя со стороны моря и залива, и направление ветра, при вылете из установки животные руководствовались, в первую очередь, ими. Это согласуется с литературными данными о том, что нетопыри предпочитают слабый встречный ветер во время миграции (Petersons, 2004). Полученные нами результаты позволяют предположить, что локальные ориентиры и направление ветра играют роль в миграционной ориентации рукокрылых, и в определенных случаях важнее для животных, чем предполагаемые глобальные ориентиры, такие как магнитное поле. Результаты анализа треков показывают, что после вылета из установки нетопыри демонстрируют круговой полет по спирали (см. приложение №1). Такое же поведение иногда наблюдалось и в предыдущем исследовании (Lindecke et al., 2019a). Однако это явление не было постоянной закономерностью, в отличие от нашего исследования: в 2022 году лишь несколько выпущенных летучих мышей улетели сразу после выпуска, но большинство из них показали по крайней мере несколько

круговых оборотов. Эти результаты соответствуют данным радиотелеметрии (Lindecke et al., 2015), которые показывают, что некоторые летучие мыши перед отлетом проводят некоторое время вблизи места выпуска.

Тем не менее, лесные нетопыри после вылета из экспериментальной установки все же выбирают миграционное направление, соответствующее естественному миграционному направлению животных на Куршской косе. Это может натолкнуть на мысли о том, что круговая ориентационная арена, предложенных немецкими учеными (Lindecke et al., 2019a), для рукокрылых не работает. Тем не менее, наши данные не позволяют делать таких заключений по нескольким важным причинам: (1) Данные 2020 года показывают тенденцию ориентации рукокрылых в естественном юго-западном направлении. (2) В 2022 году было показано, что ветер, вероятнее всего, играет важную роль в выборе животными направления вылета из круговой арены. Однако в нашем случае ветер был значительно сильнее (критерий Манна-Уитни: $U = 1248$, $p \ll 0,01$), чем в работе (Lindecke et al., 2019a), где данная методика была впервые представлена. (2) Другим важным фактором, который может влиять на поведение и направление взлета летучих мышей, является наличие магнитных колец на пути их вылета. Несмотря на то, что магнитные кольца представляют собой симметричный объект и имеют 8 симметричных окон (4 больших окна 46×46 см; 4 малых окна 35×46 см), животные могут воспринимать их как препятствие. В такой гипотетической ситуации летучие мыши могут сначала попытаться покинуть такое стрессовое место, используя сигналы окружающей среды (например, ветер или шум моря), а затем используют другие источники компасной информации (звезды или магнитное поле), чтобы определить направление миграции.

Также важно учитывать, что свободный пролет летучих мышей в окрестностях места выпуска тоже может повлиять на результаты, так как социальные взаимодействия могут играть важную роль в жизни летучих мышей, а в случае лесных нетопырей время миграции совпадает с периодом спаривания: есть данные, что лесные нетопыри избегают социальных взаимодействий во время миграционных перелетов, стараясь избегать скоплений конспецификов (Marggraf et al., 2022).

Таким образом, результаты всех наших экспериментов по ориентации летучих мышей в 2020–2022 годах могут свидетельствовать о том, что мигрирующих летучих мышей не так легко «обмануть», то есть заставить демонстрировать ориентационное поведение в экспериментальных условиях, если тестировать их в тех же экспериментальных условиях, что и перелетных птиц. Полученные нами результаты указывают на то, что классический метод выявления наличия у мигрирующих животных

магнитного компаса (поворот направления на магнитный север внутри магнитных колец) не работает на мигрирующих летучих мышах. Это связано с влиянием многочисленных факторов на их поведение (звуковые ориентиры от моря и залива, направления ветра, наличия магнитного кольца как препятствия). Для изучения магниторецепции у мигрирующих летучих мышей необходима разработка принципиально иной поведенческой парадигмы, в которой необходимо разработать новую экспериментальную установку для выпуска мышей, учитывающая влияние всех вышеперечисленных факторов.

ГЛАВА 5. ВЫВОДЫ

1. В экспериментах с круговой ориентационной установкой 2020 года лесные нетопыри не показали значимого направления миграции, но показали тенденцию к ориентации в юго-западном направлении. В ориентационных тестах с модифицированной версией экспериментальной установки летучие мыши не показали значимого направления ориентации в естественном магнитном поле.
2. В ориентационных тестах в измененном магнитном поле, как и в тестах в естественном магнитном поле, лесные нетопыри не показали ориентационного направления. Есть вероятность, что данные результаты могут быть связаны как с несовершенством экспериментальной установки, так отсутствием у животных мотивации к миграции.
3. Записи вылета лесных нетопырей из экспериментальной установки, полученные посредством тепловизионной камеры зафиксировали их склонность демонстрировать круговой полет по спирали, который можно интерпретировать как попытку животных к получению компасной информации из различных доступных для них источников. Также важно отметить, что после спиралевидного полета животные проявляют тенденцию к тому, чтобы улетать в юго-западном направлении, которое соответствует их естественному миграционному направлению в данной местности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н., профессору кафедры зоологии позвоночных Никите Севировичу Чернецову и научному консультанту к.б.н., старшему научному сотруднику Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН Александру Филипповичу Пахомову за бесценные советы, неоценимое руководство, поддержку и наставничество во время моего обучения в магистратуре, а также в период проведения экспериментов и написания текста магистерской диссертации. Я получил большую пользу общения с этими людьми: их богатство знаний, научный и жизненный опыт оказали активное содействие на развитие и формирование моего исследовательского интереса в течение нескольких лет. Искренне признателен, что они взяли меня в ученики и продолжали верить в меня на протяжении всего времени нашего знакомства.

От всего сердца я хотел бы сказать большое спасибо всем членам научной группы MagBBB (Magnetoreception in Birds, Bats and Butterflies) за их энергию, понимание и помощь на протяжении всего проекта. Особенно я благодарен Федору Алексеевичу Целлариусу (МГУ имени М.В. Ломоносова) и Надежде Ильиничне Романовой за их энтузиазм, поддержку и сотрудничество. Мы вместе прошли через то, что начиналось как пугающий лабиринт, который в итоге превратился в путь интересных интеллектуальных открытий.

Я также благодарен своим одногруппникам по кафедре и моей семье. Их вера в меня поддерживала мой дух и мотивацию во время написания этой работы. Было бы упущением не упомянуть Староверову Марину Олеговну (СПбГУ), которая помогла мне с графическим оформлением некоторых рисунков для данной работы. Понимание отдельных параграфов было бы значительно затруднено без них. Спасибо!

Наконец, я хотел бы поблагодарить весь коллектив Биологической станции «Рыбачий», в особенности — Михаила Юрьевича Марковца за предоставленное оборудование и ценные советы по отлову, определению и кольцеванию летучих мышей.

*Работа выполнена при финансовой поддержке
гранта Российского научного фонда №21-74-00093 (руководитель А.Ф. Пахомов).*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астахова Л.А., Ротов А.Ю., Кавокин К.В., Чернецов Н.С., Фирсов М.Л. Связь магнитного компаса и магниторецепции у птиц: гипотезы и нерешенные вопросы // Журнал общей биологии. – 2019. – Т. 80. – № 2. – С. 83–94.
2. Кишкинев Д.А., Чернецов Н.С. Магниторецепторные системы птиц: обзор современных исследований // Журнал общей биологии. – 2014. – Т. 75. – № 2. – С. 104–123.
3. Aber J., Neilson R.P., McNulty S., Lenihan J.M., Bachelet D., Drapek R.J. Forest processes and global environmental change: predicting the effects of individual and multiple stressors: we review the effects of several rapidly changing environmental drivers on ecosystem function, discuss interactions among them, and summarize predicted changes in productivity, carbon storage, and water balance // *BioScience*. – 2001. – V. 51. – №. 9. – P. 735-751.
4. Adams R.A. Onset of volancy and foraging patterns of juvenile little brown bats, *Myotis lucifugus* // *Journal of Mammalogy*. – 1997. – V. 78. – №. 1. – P. 239-246.
5. Adams R.A., Pedersen S.C. *Bat Evolution, Ecology, and Conservation* // Springer New York. – 2014. – 547 p.
6. Ahlén I. Identification of Scandinavian bats by their sounds. // Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Wildlife Ecology. – 1981. – V. 6. – 58 p.
7. Alcalde J.T., Jimenez M., Brila I., Vintulis V., Voigt C.C., Petersons G. Trans-continental 2,200 km migration of a *Nathusius pipistrelle* (*Pipistrellus nathusii*) across Europe // *Mammalia*. – 2020. – V. 85. – №. 2. – P. 161-163.
8. Audet D. Foraging behavior and habitat use by a gleaning bat, *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Journal of Mammalogy*. – 1990. – V. 71. – №. 3. – P. 420-427.
9. Bar N.S., Skogestad S., Marçal J.M., Ulanovsky N., Yovel Y. A sensory-motor control model of animal flight explains why bats fly differently in light versus dark // *PLoS biology*. – 2015. – V. 13. – №. 1. – P. e1002046.
10. Barlow K.E., Jones G. Differences in songflight calls and social calls between two phonic types of the vespertilionid bat *Pipistrellus pipistrellus* // *Journal of Zoology*. – 1997. – V. 241. – №. 2. – P. 315-324.
11. Barlow K.E., Jones G. Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment // *Animal behaviour*. – 1997. – V. 53. – №. 5. – P. 991-999.
12. Barratt E.M., Bruford M.W., Burland T.M., Jones G., Racey P.A., Wayne R.K. Characterization of mitochondrial DNA variability within the microchiropteran genus

- Pipistrellus: approaches and applications // Symposium of the Zoological Society of London. – 1995. – V. 67. – P. 377-386.
13. Batschelet E. Circular statistics in biology // Academic Press, London – 1981. – 388 p.
 14. Begall S., Burda H., Malkemper E.P. Magnetoreception in mammals // *Advances in the Study of Behavior*. – 2014. – V. 46. – P. 45-88.
 15. Begall S., Malkemper E.P., Červený J., Němec P., Burda H. Magnetic alignment in mammals and other animals // *Mammalian Biology*. – 2013. – V. 78. – P. 10-20.
 16. Bender M.J., Hartman G.D. Bat activity increases with barometric pressure and temperature during autumn in central Georgia // *Southeastern naturalist*. – 2015. – V. 14. – №. 2. – P. 231-242.
 17. Berková H., Zukal J. Cave visitation by temperate zone bats: effects of climatic factors // *Journal of Zoology*. – 2010. – V. 280. – №. 4. – P. 387-395.
 18. Blakemore R. Magnetotactic bacteria // *Science*. – 1975. – V. 190. – №. 4212. – P. 377-379.
 19. Brabant R., Laurent Y., Muteti J., Poerink B., Degraer S. The influence of meteorological conditions on the presence of Nathusius' pipistrelle (*Pipistrellus nathusii*) at sea // *Environmental Impacts of Offshore Wind Farms in the Belgian Part of the North Sea: Marking a Decade of Monitoring, Research and Innovation*. Brussels: Royal Belgian Institute of Natural Sciences, OD Natural Environment, Marine Ecology and Management. – 2019. – P. 117-124.
 20. Bradbury J.W., Nottebohm F. The use of vision by the little brown bat, *Myotis lucifugus*, under controlled conditions // *Animal Behaviour*. – 1969. – V. 17. – P. 480-485.
 21. Brokaw A.F., Smotherman M. Role of ecology in shaping external nasal morphology in bats and implications for olfactory tracking // *PLoS One*. – 2020. – V. 15. – №. 1. – P. e0226689.
 22. Buchler E.R. The development of flight, foraging, and echolocation in the little brown bat (*Myotis lucifugus*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 1980. – V. 6. – P. 211-218.
 23. Burgin C.J., Colella J.P., Kahn P.L., Upham N.S. How many species of mammals are there? // *Journal of Mammalogy*. – 2018. – V. 99. – №. 1. – P. 1-14.
 24. Caspar K.R., Moldenhauer K., Moritz R.E., Němec P., Malkemper E.P., Begall S. Eyes are essential for magnetoreception in a mammal // *Journal of the Royal Society Interface*. – 2020. – V. 17. – №. 170. – P. 20200513.
 25. Červený J., Begall S., Koubek P., Nováková P., Burda H. Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes // *Biology Letters*. – 2011. – V. 7. – №. 3. – P. 355-357.

26. Chernetsov N., Berthold P., Querner U. Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*): inherited information and social interactions // *Journal of Experimental Biology*. – 2004. – V. 207. – №. 6. – P. 937-943.
27. Clarin T.M., Borisso I., Page R.A., Ratcliffe J.M., Siemers B.M. Social learning within and across species: information transfer in mouse-eared bats // *Canadian journal of zoology*. – 2014. – V. 92. – №. 2. – P. 129-139.
28. Cortes K.M., Gillam E.H. Assessing the use of rivers as migratory corridors for temperate bats // *Journal of Mammalogy*. – 2020. – V. 101. – №. 2. – P. 448-454.
29. Cryan P.M., Brown A.C. Migration of bats past a remote island offers clues toward the problem of bat fatalities at wind turbines // *Biological conservation*. – 2007. – V. 139. – №. 1-2. – P. 1-11.
30. Czenze Z. J., Willis C.K.R. Warming up and shipping out: arousal and emergence timing in hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*) // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2015. – V. 185. – P. 575-586.
31. Danilovich S., Krishnan A., Lee W.J., Borrisov I., Eitan O., Kosa G., Moss C.F., Yovel Y. Bats regulate biosonar based on the availability of visual information // *Current Biology*. – 2015. – V. 25. – №. 23. – P. R1124-R1125.
32. Danilovich S., Yovel Y. Integrating vision and echolocation for navigation and perception in bats // *Science Advances*. – 2019. – V. 5. – №. 6. – P. eaaw6503.
33. Dietz C., Kiefer A. *Bats of Britain and Europe* // Bloomsbury Publishing. – 2016. – 400 p.
34. Dwyer P.D. The breeding biology of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Termminck)(Chiroptera) in north-eastern NSW // *Australian Journal of Zoology*. – 1963. – V. 11. – №. 2. – P. 219-240.
35. Eklöf J. *Vision in echolocating bats* // Göteborg University. – 2003. – 47 p.
36. Eklöf J., Šuba J., Petersons G., Rydell J. Visual acuity and eye size in five European bat species in relation to foraging and migration strategies // *Environmental and Experimental Biology*. – 2014. – V. 12. – №. 1. – P. 01-06.
37. Emlen S.T. Migratory orientation in the indigo bunting, *passerina cyanea*: Part I: Evidence for use of celestial cues // *The Auk*. – 1967a. – V. 84. – №. 3. – P. 309-342.
38. Emlen S.T. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of celestial orientation // *The Auk*. – 1967b. – V. 84. – №. 4. – P. 463-489.
39. Engels S., Schneider N.L., Lefeldt N., Hein C.M., Zapka M., Michalik A., Elbers D., Kittel A., Hore P.J., Mouritsen H. Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird // *Nature*. – 2014. – V. 509. – №. 7500. – P. 353-356.

40. Fenton M.B. Communication in the Chiroptera // Indiana University Press. – 1985. – P. 161.
41. Fenton M.B. Natural history and biosonar signals // Hearing by bats. Springer-Verlag. – 1995. – P. 37-86.
42. Fleming T.H. Bat migration // Encyclopedia of animal behavior. – 2019. – P. 605.
43. Fleming T.H. How do fruit-and nectarfeeding birds track their food resources? // Effects of resource distributions on plant-animal interactions. Academic Press. – 1992. – P. 355-391.
44. Furey N.M., Racey P.A. Conservation ecology of cave bats // Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world. Springer International Publishing. – 2016. – P. 463-500.
45. Gagliardo A. Forty years of olfactory navigation in birds // Journal of Experimental Biology. – 2013. – V. 218. – P. 2165-2171.
46. Gill R.E., Tibbitts T.L., Douglas D.C., Handel C.M., Mulcahy D.M., Gottschalck J.C., Warnock N., McCaffery B.J., Battley P.F., Piersma T. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2009. – V. 276. – №. 1656. – P. 447-457.
47. Granger J., Walkowicz L., Fitak R., Johnsen S. Gray whales strand more often on days with increased levels of atmospheric radio-frequency noise // Current Biology. – 2020. – V. 30. – №. 4. – P. R155-R156.
48. Greif S., Borissov I., Yovel Y., Holland R.A. A functional role of the sky's polarization pattern for orientation in the greater mouse-eared bat // Nature communications. – 2014. – V. 5. – №. 1. – P. 4488.
49. Håkansson J., Mikkelsen C., Jakobsen L., Elemans C.P. Bats expand their vocal range by recruiting different laryngeal structures for echolocation and social communication // Plos Biology. – 2022. – V. 20. – №. 11. – P. e3001881.
50. Hartridge H. The avoidance of objects by bats in their flight // The Journal of Physiology. – 1920. – V. 54. – №. 1-2. – P. 54.
51. Holderied M.W., Jones G., Helvesen O. Flight and echolocation behaviour of whiskered bats commuting along a hedgerow: range-dependent sonar signal design, Doppler tolerance and evidence for acoustic focussing // Journal of Experimental Biology. – 2006. – V. 209. – №. 10. – P. 1816-1826.
52. Holland R.A. Orientation and navigation in bats: known unknowns or unknown unknowns? // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2007. – V. 61. – P. 653-660.

53. Holland R.A., Borissov I., Siemers B.M. A nocturnal mammal, the greater mouse-eared bat, calibrates a magnetic compass by the sun // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2010. – V. 107. – №. 15. – P. 6941-6945.
54. Holland R.A., Kirschvink J.L., Doak T.G., Wikelski M. Bats use magnetite to detect the earth's magnetic field // *PLoS One*. – 2008. – V. 3. – №. 2. – P. e1676.
55. Holland R.A., Thorup K., Vonhof M.J., Cochran W.W., Wikelski M. Bat orientation using Earth's magnetic field // *Nature*. – 2006. – V. 444. – №. 7120. – P. 702-702.
56. Horton T.W., Holdaway R.N., Zerbini A.N., Hauser N., Garrigue C., Andriolo A., Clapham P.J. Straight as an arrow: humpback whales swim constant course tracks during long-distance migration // *Biology letters*. – 2011. – V. 7. – №. 5. – P. 674-679.
57. Hutterer R., Ivanova T., Meyer-Cords C., Rodrigues L. Bat migrations in Europe: a review of banding data and literature // *Naturschutz Biologie Vielfalt*. – 2005. – 162 p.
58. Jones G., Van Parijs S.M. Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 1993. – V. 251. – №. 1331. – P. 119-125.
59. Jungerman R.L., Rosenblum B. Magnetic induction for the sensing of magnetic fields by animals — an analysis // *Journal of theoretical biology*. – 1980. – V. 87. – №. 1. – P. 25-32.
60. Kalmijn A.J. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes // *Science*. – 1982. – V. 218. – №. 4575. – P. 916-918.
61. Kalmijn A.J., Blakemore R.P. The magnetic behavior of mud bacteria // *Animal Migration, Navigation, and Homing: Symposium Held at the University of Tübingen, August 17–20, 1977*. – Springer Berlin Heidelberg, 1978. – P. 354-355.
62. Keller B.A., Putman N.F., Grubbs R.D., Portnoy D.S., Murphy T.P. Map-like use of Earth's magnetic field in sharks // *Current Biology*. – 2021. – V. 31. – №. 13. – P. 2881-2886.e3.
63. Kim S. Bio-inspired engineered sonar systems based on the understanding of bat echolocation // *Biomimetic Technologies*. Woodhead Publishing. – 2015. – P. 141-160.
64. Klaassen R.H., Alerstam T., Carlsson P., Fox J.W., Lindström Å. Great flights by great snipes: long and fast non-stop migration over benign habitats // *Biology letters*. – 2011. – V. 7. – №. 6. – P. 833-835.
65. Kon M. Swarming and mating behaviour of *Chironomus flaviplumus* (Diptera: Chironomidae), compared with a sympatric congeneric species, *C. yoshimatsui* // *Journal of Ethology*. – 1989. – V. 7. – №. 2. – P. 125-131.

66. Korine C., Kalko E.K.V. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2005. – V. 59. – P. 12-23.
67. Kovalyov D.N. Hibernacula of Myotis bats in artificial caves in the Leningrad Region // *Russian Journal of Theriology*. – 2017. – V. 16. – №. 1. – P. 94-109.
68. Kramer G. Experiments on bird orientation and their interpretation // *Ibis*. – 1957. – V. 99. – №. 2. – P. 196-227.
69. Kunz T.H., Anthony E.L.P. Age estimation and post-natal growth in the bat *Myotis lucifugus* // *Journal of Mammalogy*. – 1982. – V. 63. – №. 1. – P. 23-32.
70. Kunz T.H., Braun de Torrez E., Bauer D., Lobo T., Fleming T.H. Ecosystem services provided by bats // *Annals of the New York academy of sciences*. – 2011. – V. 1223. – №. 1. – P. 1-38.
71. Lagerveld S., Gerla D., Van der Wal J.T., De Vries P., Brabant R., Stienen E., Deneudt K., Manshanden J., Scholl M. Spatial and temporal occurrence of bats in the southern North Sea area // *Wageningen Marine Research*. – 2017. – №. C090/17. – 52 p.
72. Laska M. Olfactory discrimination ability in short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomatidae) // *Journal of chemical ecology*. – 1990. – V. 16. – P. 3291-3299.
73. Lefèvre C.T., Bennet M., Landau L., Vach P., Pignol D., Bazylinski D.A., Frankel R.B., Klumpp S., Faivre D. Diversity of magneto-aerotactic behaviors and oxygen sensing mechanisms in cultured magnetotactic bacteria // *Biophysical journal*. – 2014. – V. 107. – №. 2. – P. 527-538.
74. Liedvogel M., Mouritsen H. Cryptochromes — a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? // *Journal of the Royal Society Interface*. – 2010. – V. 7. – №. suppl_2. – P. S147-S162.
75. Lindecke O., Elksne A., Holland R.A., Pētersons G., Voigt C.C. Orientation and flight behaviour identify the Soprano pipistrelle as a migratory bat species at the Baltic Sea coast // *Journal of Zoology*. – 2019a. – V. 308. – №. 1. – P. 56-65.
76. Lindecke O., Elksne A., Holland R.A., Pētersons G., Voigt C.C. Experienced migratory bats integrate the sun's position at dusk for navigation at night // *Current Biology*. – 2019b. – V. 29. – №. 8. – P. 1369-1373.e3.
77. Lindecke O., Holland R.A., Pētersons G., Voigt C.C. Corneal sensitivity is required for orientation in free-flying migratory bats // *Communications Biology*. – 2021. – V. 4. – №. 1. – P. 522.

78. Lindecke O., Voigt C.C., Pētersons G., Holland R.A. Polarized skylight does not calibrate the compass system of a migratory bat // *Biology Letters*. – 2015. – V. 11. – №. 9. – P. 20150525.
79. Lohmann K.J. Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) // *Journal of Experimental Biology*. – 1991. – V. 155. – №. 1. – P. 37-49.
80. Malewski S., Begall S., Schleich C.E., Antenucci C.D., Burda H. Do subterranean mammals use the Earth's magnetic field as a heading indicator to dig straight tunnels? // *PeerJ*. – 2018. – V. 6. – P. e5819.
81. Mansfield K.L., Wyneken J., Porter W.P., Luo J. First satellite tracks of neonate sea turtles redefine the 'lost years' oceanic niche // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2014. – V. 281. – №. 1781. – P. 20133039.
82. Mardia K.V., Jupp P.E. *Directional statistics* // Chichester: Wiley. – 2000. – V. 2. – 429 p.
83. Marggraf L.C., Lindecke O., Voigt C.C., Pētersons G., Voigt-Heucke S.L. A playback paradox? *Nathusius' bats, Pipistrellus nathusii*, bypass mating and fueling opportunities on migratory transit flights // *bioRxiv*. – 2022. – P. 2022.04.02.486838.
84. Marhold S., Wiltschko W., Burda H. A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal // *Naturwissenschaften*. – 1997. – V. 84. – P. 421-423.
85. Markovets M.J., Zelenova N.P., Shapoval A.P. Beringung von Fledermäusen in der Biologischen station Rybachy, 1957–2001 // *Nyctalus (NF)*. – 2004. – V. 9. – P. 259-268.
86. Markovets M.Y., Bushinskaya V.A. First record of a greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*) in Kaliningrad, Russia // *Russian Journal of Theriology*. – 2017. – V. 16. – №. 1. – P. 114-116.
87. Mayaud R., Castrillon J., Wilson C., Peel D., Smith J.N., Luche G.D., Allen J., Nash S.B. Traffic in a nursery: Ship strike risk from commercial vessels to migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in a rapidly developing Australian urban embayment // *Marine Policy*. – 2022. – V. 146. – P. 105332.
88. McNab B.K. Energetics and the distribution of vampires // *Journal of Mammalogy*. – 1973. – V. 54. – №. 1. – P. 131-144.
89. McNaughton B.L., Battaglia F.P., Jensen O., Moser E.I., Moser M.B. Path integration and the neural basis of the 'cognitive map' // *Nature Reviews Neuroscience*. – 2006. – V. 7. – №. 8. – P. 663-678.
90. Miller L.A., Degn H.J. The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field // *Journal of comparative physiology*. – 1981. – V. 142. – №. 1. – P. 67-74.

91. Möller A., Sagasser S., Wiltschko W., Schierwater B. Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass // *Naturwissenschaften*. – 2004. – V. 91. – P. 585-588.
92. Moreno-Valdez A., Grant W.E., Honeycutt R.L. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration // *Ecological Modelling*. – 2000. – V. 134. – №. 2-3. – P. 117-127.
93. Mouritsen H., Frost B.J. Virtual migration in tethered flying monarch butterflies reveals their orientation mechanisms // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2002. – V. 99. – №. 15. – P. 10162-10166.
94. Muchhala N., Serrano D. The complexity of background clutter affects nectar bat use of flower odor and shape cues // *PLoS One*. – 2015. – V. 10. – №. 10. – P. e0136657.
95. Muheim R., Jenni L. Nocturnal orientation of robins, *Erithacus rubecula*: birds caught during migratory flight are disoriented // *Acta ethologica*. – 1999. – V. 2. – №. 1. – P. 43-50.
96. Muheim R., Moore F.R., Phillips J.B. Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds—a review of cue-conflict experiments // *Journal of Experimental Biology*. – 2006. – V. 209. – №. 1. – P. 2-17.
97. Muheim R., Phillips J.B., Akesson S. Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds // *Science*. – 2006. – V. 313. – №. 5788. – P. 837-839.
98. Müller B., Glösmann M., Peichl L., Knop G.C., Hagemann C., Ammermüller J. Bat Eyes Have Ultraviolet-Sensitive Cone Photoreceptors // *PLoS One*. – 2009. – V. 4. – №. 7. – P. e6390.
99. Neuweiler G. Echolocation and adaptivity to ecological constraints // *Neuroethology and behavioral physiology: Roots and growing points*. Springer Berlin Heidelberg. – 1983. – P. 280-302.
100. Nimpf S., Nordmann G.C., Kagerbauer D., Malkemper E.P., Landler L., Papadaki-Anastasopoulou A., Ushakova L., Wenninger-Weinzierl A., Novatchkova M., Vincent P., Lendl T., Colombini M., Mason M.J., Keays D.A. A putative mechanism for magnetoreception by electromagnetic induction in the pigeon inner ear // *Current Biology*. – 2019. – V. 29. – №. 23. – P. 4052-4059.e4.
101. Paige K.N. Bats and barometric pressure: conserving limited energy and tracking insects from the roost // *Functional Ecology*. – 1995. – P. 463-467.
102. Pakhomov A., Chernetsov N., Bojarinova J., Cherbunin R., Kavokin K., Chetverikova R., Grigoryev P.S., Lubkovskaja R., Kobylkov D. Very weak oscillating

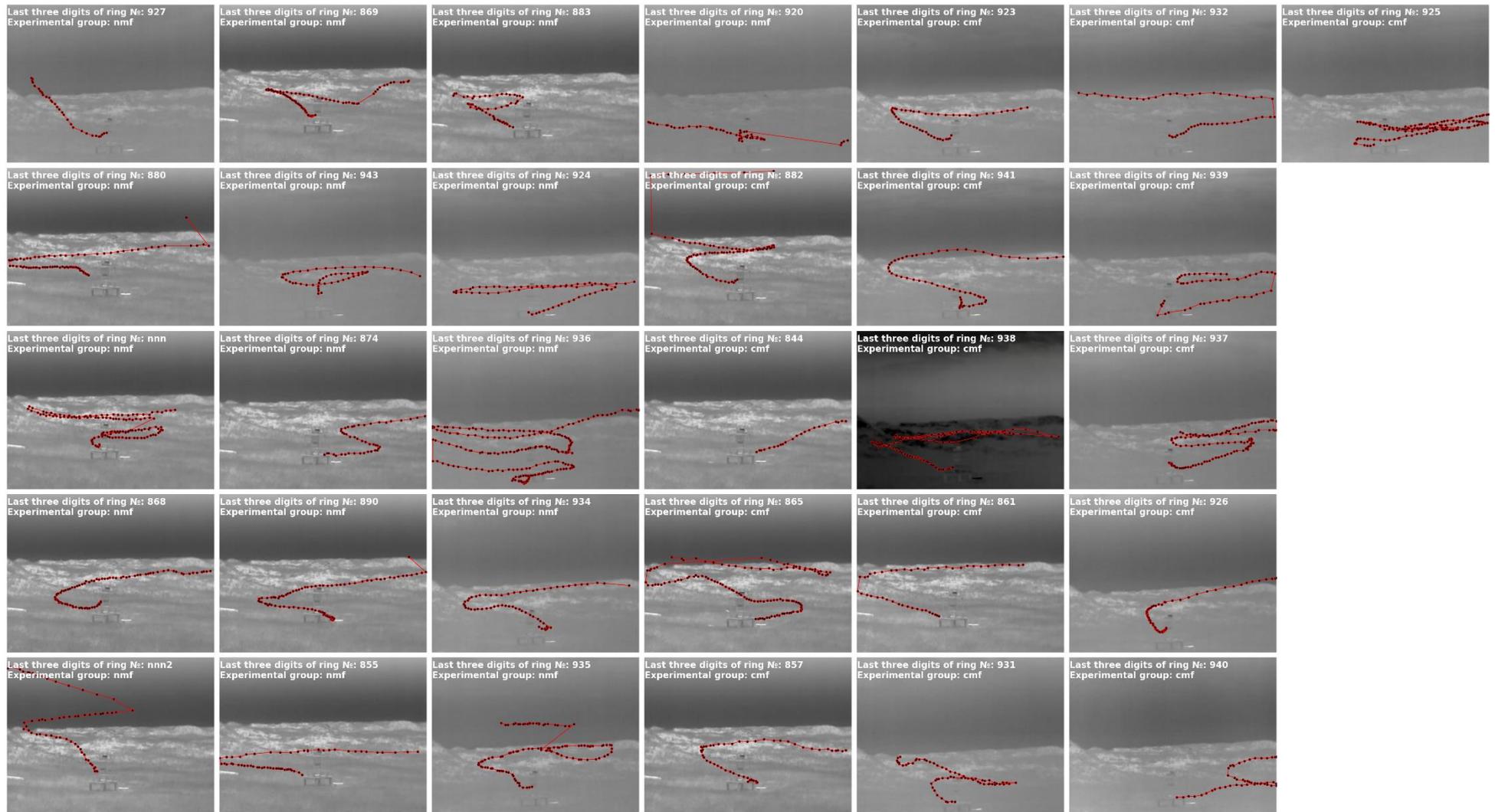
- magnetic field disrupts the magnetic compass of songbird migrants // *Journal of The Royal Society Interface*. – 2017. – V. 14. – №. 133. – P. 20170364.
103. Perdeck A.C. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and Chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as Revealed by Displacement Experiments // *Ardea*. – 1958. – V. 55. – №. 1–2. – P. 1-2.
 104. Pētersons G. Seasonal migrations of north-eastern populations of Nathusius' bat *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera) // *Myotis*. – 2004. – V. 41. – №. 42. – P. 29-56.
 105. Popa-Lisseanu A.G., Voigt C.C. Bats on the move // *Journal of Mammalogy*. – 2009. – V. 90. – №. 6. – P. 1283-1289.
 106. Prat Y., Yovel Y. Decision making in foraging bats // *Current Opinion in Neurobiology*. – 2020. – V. 60. – P. 169-175.
 107. Racey P.A., Swift S.M. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation I // *The Journal of Animal Ecology*. – 1985. – P. 205-215.
 108. Richter H.V., Cumming G.S. First application of satellite telemetry to track African straw-coloured fruit bat migration // *Journal of Zoology*. – 2008. – V. 275. – №. 2. – P. 172-176.
 109. Rieger J.F., Jakob E.M. The use of olfaction in food location by frugivorous bats // *Biotropica*. – 1988. – V. 20. – №. 2. – P. 161-164.
 110. Ripperger S., Günther L., Wieser H., Duda N., Hierold M., Cassens B., Kapitza R., Koelpin A., Mayer F. Proximity sensors on common noctule bats reveal evidence that mothers guide juveniles to roosts but not food // *Biology letters*. – 2019. – V. 15. – №. 2. – P. 20180884.
 111. Ritz T., Adem S., Schulten K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // *Biophysical journal*. – 2000. – V. 78. – №. 2. – P. 707-718.
 112. Rodrigues L., Palmeirim J.M. Migratory behaviour of the Schreiber's bat: when, where and why do cave bats migrate in a Mediterranean region? // *Journal of Zoology*. – 2008. – V. 274. – №. 2. – P. 116-125.
 113. Roeleke M., Schlägel U., Gallagher C., Pufelski J., Blohm T., Nathan R., Toledo S., Jeltsch F., Voigt C.C. Insectivorous bats form mobile sensory networks to optimize prey localization: The case of the common noctule bat // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2022. – V. 119. – №. 33. – P. e2203663119.
 114. Rojas-Martinez A., Valiente-Banuet A., Coro Arizmendi M., Alcantara-Eguren A., Arita H.T. Patches, gradients and spatial scales-Seasonal distribution of the long-nosed bat

- (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? // *Journal of Biogeography*. – 1999. – V. 26. – №. 5. – P. 1065-1078.
115. Rose A., Tschapka M., Knörnschild M. Visits at artificial RFID flowers demonstrate that juvenile flower-visiting bats perform foraging flights apart from their mothers // *Mammalian Biology*. – 2020. – V. 100. – P. 463-471.
116. Ruczyski I., Szarlik A., Siemers B.M. Conspicuous visual cues can help bats to find tree cavities // *Acta Chiropterologica*. – 2011. – V. 14. – №. 2. – P. 385-389.
117. Schulten K., Weller A. Exploring fast electron transfer processes by magnetic fields // *Biophysical Journal*. – 1978. – V. 24. – №. 1. – P. 295-305.
118. Schwartz J.J., Mazie A.A.B. Taxis bold as love: the influence of aggressive calls on acoustic attraction of female gray treefrogs, *Hyla versicolor* // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2020. – V. 74. – P. 1-17.
119. Schwarze S., Steenken F., Thiele N., Kobylkov D., Lefeldt N., Dreyer D., Schneider N.L., Mouritsen H. Migratory blackcaps can use their magnetic compass at 5 degrees inclination, but are completely random at 0 degrees inclination // *Scientific Reports*. – 2016. – V. 6. – №. 1. – P. 33805.
120. Serra-Cobo J., Lopez-Roig M., Marques-Bonet T., Lahuerta E. Rivers as possible landmarks in the orientation flight of *Miniopterus schreibersii* // *Acta Theriologica*. – 2000. – V. 45. – №. 3. – P. 347-352.
121. Shakhparonov V.V, Golovlev A.P., Grytsyshina E.E., Bolshakova A.A. Orientation in the European common frog *Rana temporaria* during the first wintering migration // *Journal of Experimental Biology*. – 2022. – V. 225. – №. 17. – P. jeb243761.
122. Shakhparonov V.V., Ogurtsov S.V. Marsh frogs, *Pelophylax ridibundus*, determine migratory direction by magnetic field // *Journal of Comparative Physiology A*. – 2017. – V. 203. – P. 35-43.
123. Simmons N.B., Cirranello A.L. Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database [WWW Document] // Bat Species World A Taxon. Geogr. database. URL <https://batnames-org.translate.google>. – 2022.
124. Simões B.F., Foley N.M., Hughes G.M., Zhao H., Zhang S., Rossiter S.J., Teeling E.C. As blind as a bat? Opsin phylogenetics illuminates the evolution of color vision in bats // *Molecular biology and evolution*. – 2019. – V. 36. – №. 1. – P. 54-68.
125. Solari S., Baker R.J. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference by DE Wilson; DM Reeder // *Journal of Mammalogy*. – V. 88. – №. P. – 2007.

126. Solov'yov I.A., Greiner W. Light-activated magnetic compass in birds // *Exciting Interdisciplinary Physics: Quarks and Gluons/Atomic Nuclei/Relativity and Cosmology/Biological Systems*. – 2013. – P. 481-492.
127. Stangl M., Wolbers T., Shine J.P. Population-Level Analysis of Human Grid Cell Activation // *Spatial Learning and Attention Guidance*. – 2020. – P. 257-279.
128. Stoddart D.M. External nares and olfactory perception // *Experientia*. – 1979. – V. 35. – P. 1456-1457.
129. Strelkov P.P. Seasonal distribution of migratory bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) in eastern Europe and adjacent territories: nursing area // *Myotis*. – 2000. – V. 37. – №. 1999. – P. 7-25.
130. Suthers R.A., Wallis N.E. Optics of the eyes of echolocating bats // *Vision Research*. – 1970. – V. 10. – №. 11. – P. 1165-1173.
131. Swift S.M., Racey P.A., Avery M.I. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae) during pregnancy and lactation II // *Diet. J. Anim. Ecol.* – 1985. – V. 54. – P. 217-225.
132. Thalau P., Ritz T., Burda H., Wegner R.E., Wiltschko R. The magnetic compass mechanisms of birds and rodents are based on different physical principles // *Journal of the royal Society Interface*. – 2006. – V. 3. – №. 9. – P. 583-587.
133. Thorup K., Vega M.L., Snell K.R.S., Lubkovskaia R., Willemoes M., Sjöberg S., Sokolov L.V., Bulyuk V. Flying on their own wings: young and adult cuckoos respond similarly to long-distance displacement during migration // *Scientific Reports*. – 2020. – V. 10. – №. 1. – P. 1-8.
134. Ulanovsky N., Moss C.F. What the bat's voice tells the bat's brain // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2008. – V. 105. – №. 25. – P. 8491-8498.
135. Vasenkov D., Desmet J.F., Popov I., Sidorchuk N. Bats can migrate farther than it was previously known: a new longest migration record by Nathusius' pipistrelle *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Mammalia*. – 2022. – V. 86. – №. 5. – P. 524-526.
136. Veilleux C.C., Cummings M.E. Nocturnal light environments and species ecology: implications for nocturnal color vision in forests // *Journal of Experimental Biology*. – 2012. – V. 215. – №. 23. – P. 4085-4096.
137. Viguiet C. Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme // *Revue Philosophique de la France et de l'Étranger*. – 1882. – P. 1-36.

138. Voigt C.C., Rehnig K., Lindecke O., Pētersons G. Migratory bats are attracted by red light but not by warm-white light: Implications for the protection of nocturnal migrants // *Ecology and evolution*. – 2018. – V. 8. – №. 18. – P. 9353-9361.
139. Voigt C.C., Roeleke M., Marggraf L., Pētersons G., Voigt-Heucke S.L. Migratory bats respond to artificial green light with positive phototaxis // *PLoS One*. – 2017. – V. 12. – №. 5. – P. e0177748.
140. Voigt C.C., Sörgel K., Šuba J., Keišs O., Pētersons G., The insectivorous bat *Pipistrellus nathusii* uses a mixed-fuel strategy to power autumn migration // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2012. – V. 279. – №. 1743. – P. 3772-3778.
141. Von Helversen O., Winkler L., Bestmann H.J. Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats // *Journal of Comparative Physiology A*. – 2000. – V. 186. – P. 143-153.
142. Wang Y., Pan Y., Parsons S., Walker M., Zhang S. Bats respond to polarity of a magnetic field // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2007. – V. 274. – №. 1627. – P. 2901-2905.
143. Warrant E.J. Unravelling the enigma of bird magnetoreception // *Nature*. – 2021. – V. 594. – P. 497-498.
144. Wilkenson G.S. Reciprocal Food Sharing in Vampire Bats // *Nature*. – 1984. – V. 308. – P. 181-184.
145. Wiltschko R., Stapput K., Thalau P., Wiltschko W. Directional orientation of birds by the magnetic field under different light conditions // *Journal of the Royal Society Interface*. – 2010. – V. 7. – №. suppl_2. – P. S163-S177.
146. Wiltschko R., Wiltschko W. ‘Fixed direction’-responses of birds in the geomagnetic field // *Communicative & Integrative Biology*. – 2009. – V. 2. – №. 2. – P. 100-103.
147. Wiltschko R., Wiltschko W. Magnetic orientation in animals // *Springer Science & Business Media*. – 2012. – V. 33. – 297 p.
148. Wright G.S. Social learning and information transfer in bats: conspecific influence regarding roosts, calls, and food // *Sociality in bats*. – 2016. – P. 211-230.
149. Zerbini A.N., Andriolo A., Heide-Jorgensen M.P., Moreira S.C., Pizzorno J.L., Maia Y.G., Vanblaricom G.R., Demaster D.P. Migration and summer destinations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean // *J. Cetacean Res. Manage.* – 2020. – P. 113-118.

Приложение №1 «Примеры треков лесных нетопырей, вылетевших их установки, на кадре из видеофайлов, записанных термокамерой. Проанализированы при помощи нейронной сети и библиотеки opencv для языка Python. Видео с термокамеры размещено на YouTube-канале нашей научной группы — <https://www.youtube.com/watch?v=WeFR9P7BX38>».



Приложение №2 «Дополнительные материалы: результаты ориентационных экспериментов».

№ п/п	Год	Дата	Магнитное поле ⁹	Номер кольца	Пол ¹⁰	Вес (граммы)	Время (задержка) вылета после поднятия акклиматизационного бокса (секунды)	Направление вылета (градусы)	Направление вылета (градусы)	Направление ветра (градусы)	Скорость ветра (м/с)	Направление вылета относительно ветра (градусы)	Направление вылета относительно ветра (градусы)
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)
1	2022	18,08	NMF	855	M	9,9	30	104	104	45	3	59	59
2	2022	18,08	CMF	857	F	9,9	136	259	259	45	3	214	214
3	2022	18,08	CMF	861	F	10,4	59	181	137	45	3	136	92
4	2022	18,08	CMF	865	F	10,4	64	8	180	45	3	-37	135
5	2022	18,08	NMF	868	F	9,7	84	51	66	45	3	6	21
6	2022	18,08	NMF	869	F	9,2	37	181	130	45	3	136	85
7	2022	18,08	NMF	874	M	9,2	19	289	322	45	3	244	277
8	2022	18,08	CMF	882	F	8,9	62	115	115	45	3	70	70
9	2022	18,08	NMF	883	M	8,7	13	94	94	45	3	49	49
10	2022	18,08	CMF	884	F	11,5	9	261	181	45	3	216	136
11	2022	18,08	NMF	890	F	9,8	15	285	324	45	3	240	279
12	2022	24,08	NMF	920	F	8,5	109	31	50	315	0,5	-284	-265
13	2022	24,08	NMF	921	F	8,5	120	301	312	315	1,5	-14	-3
14	2022	24,08	CMF	923	M	7,6	60	107	107	315	2	-208	-208
15	2022	24,08	CMF	925	F	9,9	38	320	358	315	1,75	5	43
16	2022	24,08	CMF	926	F	10,7	91	8	356	315	1,75	-307	41

⁹ NMF — (англ. natural magnetic field) естественное магнитное поле; CMF — (англ. changed magnetic field) измененное магнитное поле.

¹⁰ M — (англ. male) самец; F (англ. female) самка.

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)
17	2022	24,08	CMF	932	F	8,5	93	326	303	315	2	11	-12
18	2022	24,08	NMF	934	M	8,4	39	276	276	315	1,75	-39	-39
19	2022	24,08	NMF	935	M	9,4	114	272	90	315	0,5	-43	-225
20	2022	24,08	NMF	936	M	9,2	12	330	297	315	1,5	15	-18
21	2022	24,08	CMF	940	F	8,7	52	231	190	315	1,75	-84	-125
22	2022	24,08	NMF	943	F	8,6	62	338	315	315	1,5	23	0
23	2022	18,08	NMF	NA	NA	NA	75	115	115	45	3	70	70
24	2022	18,08	NMF	NA	NA	NA	77	80	62	45	3	35	17
25	2022	24,08	CMF	941		9,2	69	232	255	315	2	-83	-60
26	2021	27,08	NMF	515	F	8,1	91	216,43	151,99				
27	2021	27,08	CMF	516	F	9	96	332,02	332,02				
28	2021	27,08	NMF	517	F	9	46	107,8	107,8				
29	2021	27,08	CMF	519	M	8,5	7	60,25	60,25				
30	2021	27,08	CMF	521	M	7,1	19	3,15	3,15				
31	2021	28,08	CMF	524	M	10	69	102,32	215,51				
32	2021	28,08	CMF	529	M	11	105	166,01	215,77				
33	2021	28,08	NMF	531	M	9,7	11	337,46	308,97				
34	2021	28,08	NMF	535	M	8	88	128,74	141,49				
35	2021	28,08	NMF	538	F	8,8	41	161,63	161,63				
36	2021	29,08	CMF	544	F	9	14	202,95	202,95		7		
37	2021	29,08	NMF	548	F	8,6	64	138,44	138,44		3,5		
38	2021	29,08	CMF	550	F	11,8	57	171,65	282,1		3,5		
39	2021	8,09	NMF	644	M	8,5	33	223,74	218,7		2		
40	2021	8,09	CMF	645	M	10	94	115,65	135,41		2		
41	2021	8,09	NMF	649	F	10,4	12	311,94	311,94		2		
42	2021	8,09	CMF	652	M	9,5	44	105,38	129,72		2		
43	2021	8,09	NMF	654	M	10,1	268	42,06	42,06		2		
44	2021	8,09	NMF	655	M	7,9	90	7,91	7,91		2		
45	2021	8,09	CMF	656	F	8,9	135	178,26	178,26		2		
46	2021	8,09	CMF	657	F	11,2	29	168,15	168,15		2		

<i>(1)</i>	<i>(2)</i>	<i>(3)</i>	<i>(4)</i>	<i>(5)</i>	<i>(6)</i>	<i>(7)</i>	<i>(8)</i>	<i>(9)</i>	<i>(10)</i>	<i>(11)</i>	<i>(12)</i>	<i>(13)</i>	<i>(14)</i>
47	2021	8,09	NMF	660	M	7,9	140	52,65	52,65		2		
48	2021	8,09	NMF	662	M	8,7	13	144,14	144,14		2		
49	2021	10,09	NMF	666	F	11,8	15	322,82	322,82		3		
50	2021	10,09	CMF	667	F	9,5	87	112,43	191,65		3		
51	2021	10,09	NMF	672	M	7,3	16	172,4	172,4		3		
52	2021	10,09	NMF	674	M	7,8	11	94,26	48,43		3		
53	2021	10,09	CMF	675	F	8,2	45	31,4	139,73		3		