

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



Podílí se magnetorecepce na vytváření
kognitivní mapy psů?

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Kateřina Benediktová

Vedoucí práce: prof. Ing. Iva Langrová, CSc.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Podílí se magnetorecepce na vytváření kognitivní mapy psů?" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 10.4.2015

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala prof. Ing. Ivě Langrové, CSc. za vedení mé diplomové práce a vstřícný přístup. Děkuji také prof. RNDr. Hynku Burdovi, CSc. a jeho spolupracovníkům za neocenitelnou pomoc při statistickém zpracování dat a za cenné rady, nápady a věcné připomínky.

Dále bych chtěla poděkovat rodině a přátelům za veškerou pomoc včetně psychické a v neposlední řadě jezevčíkům Albimu, Amálce, Hurvínkovi a Kačce za vzornou spolupráci při měření.

Podílí se magnetorecepce na vytváření kognitivní mapy psů?

Souhrn

Diplomová práce se věnuje studiu kognitivních map u psů a jejich případnému propojení s magnetorecepčním smyslem. Mnoho vědeckých studií poukázalo na schopnost živočichů vnímat magnetické pole Země, ale dosud nebylo spolehlivě prokázáno, jakým způsobem zvířata vnímají a zpracovávají informace, které geomagnetické pole poskytuje.

Teoretická část práce shrnuje současné poznatky o prostorové orientaci savců. První část literárního přehledu se zaměřuje na popis hlavních typů prostorové orientace, neurálních základů a využití smyslů při zpracování vnějších i vnitřních podnětů, včetně smyslu pro vnímání magnetického pole Země. Druhá část shrnuje současné poznatky o magnetorecepti. Zaměřuje se na popis hlavních hypotéz vnímání magnetického pole Země, na možné fyziologické procesy v organismu spojené s magnetoreceptí a přináší přehled o pozorovaných behaviorálních projevech zvířat. Třetí část pojednává o kognitivních mapách jako o jednom ze způsobu prostorové orientace. Popisuje možnosti výzkumu procesu tvorby kognitivních map u savců a vliv percepce na neurální kódování těchto map.

Hlavním cílem praktické části práce je vyhodnocení způsobu orientace jezevčků v terénu a posouzení vlivu zemského magnetického pole na tvorbu kognitivních map. Sběr dat probíhal v přirozeném prostředí lesních a polních honiteb v okolí Prahy a Plzně s využitím technologie GPS. K vyhodnocení naměřených dat byl použit statistický program Oriana pracující na principu kruhových diagramů.

Z výsledků vyplývá, že jezevčci při prostorové orientaci využívají několik rozdílných navigačních strategií, pomocí kterých nacházejí cestu zpět k cíli. Jednou z nich je i orientace pomocí magnetického pole Země. Bylo potvrzeno, že směr zahájení vracení není zcela náhodný a psi statisticky významně preferují první úsek návratu v severojižní ose. Získané výsledky ověřily a významně rozšířily současné poznatky o prostorové orientaci savců.

Klíčová slova: kognitivní mapa, magnetorecepce, magnetické pole, pes, savci

Is magnetoreception involved in creating the cognitive map in dogs?

Summary

This diploma thesis focuses on cognitive maps in dogs and their possible connection with magnetoreception. Many scientific studies have shown the ability of animals to perceive the Earth's magnetic field. However the way how the animals feel and process the information that the magnetic field provides has not been reliably proven yet.

The theoretical part of the thesis summarizes the current knowledge on spatial orientation of mammals. The first part of the literature deals with the main types of spatial orientation, neural bases and the use of senses in the processing of extended cues, including a sense of perception of the Earth's magnetic field. The second part summarizes the current findings about the magnetoreception. It shows the main hypotheses on the perception of the Earth's magnetic field and possible physiological processes related to the magnetoreception in a living organism. It brings a summary of observed animal behaviours. The third part focuses on cognitive maps as one way of spatial orientation. It describes possible research opportunities of cognitive maps in mammals and the effects of perception on the neural encoding of these maps.

The main aim of the practical part of the thesis is an evaluation of the possible effects of geomagnetism on dachshund orientation. The data were collected in the natural environment of forest and field hunting districts near Prague and Pilsen using GPS technology. Collected data were analysed in the statistical software Oriana using the circular diagrams. To evaluation of the measured dates has been used statistical program Oriana, which works on the principle of circular diagrams.

The results indicate that dachshunds utilize several different navigation strategies for spatial orientation which help them to find their way back. One of them is the orientation using the magnetic field of the Earth. It was confirmed that the direction of the return initiation is not completely random and dogs statistically significantly prefer the first section of the return in the north – south axis. The gained results have verified and markedly extended the current knowledge about the spatial orientation of mammals.

Keywords: cognitive map, magnetoreception, magnetic field, dog, mammals

Obsah

1	Úvod.....	8
2	Vědecká hypotéza a cíl práce	10
3	Přehled literatury	11
3.1	Prostorová orientace	11
3.1.1	Typy prostorové orientace.....	11
3.1.1.1	Geografická a topografická orientace	11
3.1.1.2	Egocentrická a allocentrická orientace	12
3.1.1.3	Idiothetická a allothetická orientace	12
3.1.1.4	Integrace dráhy	12
3.1.1.5	Kognitivní mapa	13
3.1.2	Neurální základy prostorové orientace.....	13
3.1.2.1	Hipokampus.....	13
3.1.2.2	Místní buňky.....	14
3.1.2.3	Buňky směru hlavy.....	14
3.1.2.4	Mřížkové buňky.....	15
3.1.2.5	Hraniční buňky	15
3.1.2.6	Buňky času.....	15
3.1.3	Smysly využívané při prostorové orientaci.....	16
3.1.3.1	Zrak.....	16
3.1.3.2	Čich.....	17
3.1.3.3	Sluch včetně echolokace.....	17
3.1.3.4	Hmat	18
3.1.3.5	Magnetorecepce.....	19
3.2	Magnetorecepce.....	19
3.2.1	Magnetické pole Země.....	19
3.2.2	Mechanismy vnímání magnetického pole Země.....	20
3.2.3	Hlavní hypotézy vnímání magnetického pole Země.....	21
3.2.4	Typy orientace podle magnetického pole Země.....	22
3.2.4.1	Magnetický kompas.....	23
3.2.4.2	Magnetická mapa.....	23
3.2.4.3	Poziční chování (magnetic alignment).....	24
3.3	Kognitivní mapy	24
3.3.1	Kognitivní mapy a charakter prostorových informací	25
3.3.1.1	Pachy.....	25
3.3.1.2	Určení vlastní pozice	25

3.3.1.3	Home range.....	26
3.3.1.4	Inerciální stimuly	27
3.3.2	Možnosti zkoumání tvorby kognitivních map.....	27
3.3.3	Současné poznatky o kognitivních mapách u savců	28
3.4	Jezevčík	29
4	Materiál a metody	30
4.1	Materiál.....	30
4.1.1	Sledování jedinci	30
4.1.2	Chovatelská stanice Valentinka	30
4.1.3	Použité přístroje	31
4.2	Metody.....	32
4.2.1	Metodika sběru dat v terénu	32
4.2.2	Metodika rozboru tras	32
4.2.3	Metodika statistické analýzy	33
5	Výsledky	40
5.1	Výsledky jednotlivých psů.....	40
5.1.1	Albi.....	40
5.1.2	Amálka	41
5.1.3	Hurvínek.....	43
5.1.4	Kačka.....	45
5.2	Vyhodnocení způsobu návratů.....	46
5.2.1	Souhrn všech sledovaných psů.....	46
5.2.2	Vyhodnocení podle zkušenosti psů	48
5.3	Vyhodnocení vlivu zemského magnetického pole na návrat psů k pánovi ..	50
5.3.1	Vyhodnocení směru útěku za zvěří	50
5.3.2	Vyhodnocení přímého směru k místu začátku útěku	51
5.3.3	Vyhodnocení směru začátku návratu	52
5.3.4	Vyhodnocení směrové preference začátku návratu.....	53
5.3.5	Vyhodnocení odchylky mezi skutečným a přímým směrem návratu	54
6	Diskuze	56
7	Závěr	61
8	Seznam literatury	62

1 Úvod

Každý zvířecí obyvatel naší planety potřebuje ke svému přežití informace, které prostřednictvím svých smyslů přijímá ze svého okolí. Bez fungujících smyslů by měl velmi omezené možnosti nalézt si potravu, partnera pro rozmnožování, úspěšně vychovat potomky nebo se bránit nepřítelům. Všechny tyto schopnosti spojuje jedna společná věc – nutnost orientace v prostoru. Bez dokonalé znalosti svého životního prostředí by přežití mnoha živočišných druhů nebylo možné. Schopnost orientace závisí na neurálních pochodech v mozku, které integrují všechny dostupné informace a tím umožňují zvířeti modifikovat své chování podle aktuální situace. Současná věda má poznatky o tom, že některé živočišné druhy (člověka nevyjímaje) mají schopnost vytvořit si ve své mysli obraz okolního prostředí, tzv. kognitivní mapu.

Pochopení toho, jak nervové buňky přijímají a zpracovávají smyslové informace, je aktuálním tématem, které přitahuje v současné době značný zájem. Přispěla k tomu i práce nositelů Nobelovy ceny za medicínu za rok 2014, manželů Moserových a profesora O'Keefa, kteří objasnili způsob, jak se zvířata i lidé orientují v prostoru pomocí paměťových buněk. Tyto objevy mohou otevřít cestu k lepšímu poznání a léčbě neurologických a duševních onemocnění, jako jsou například Alzheimerova choroba, schizofrenie nebo epilepsie.

Většina z toho, co se v současné době ví o tvorbě kognitivních map u savců, vychází z laboratorních pokusů na potkanech a myších. Laboratorní podmínky však nejsou příliš vhodné pro studium prostorové orientace u velkých savců. Minimum poznatků se proto vztahuje k primátům a ještě méně k psovitým šelmám, konkrétně ke druhu, ke kterému má člověk nejbližší – ke psovi.

Psi v důsledku svých jedinečných kognitivních schopností sdílí s lidmi mnohem bližší vztah, než ostatní domestikovaná zvířata. Provázejí člověka dlouhá tisíciletí, stali se z nich neocenitelní pomocníci při lovu, záchraně lidských životů, při pomoci postiženým lidem, oddaně chrání majetek i hospodářská zvířata. Mysleli jsme si, že za ty tisíce let společného soužití víme o životě a chování psů téměř vše. Známe dokonale jejich anatomii a fyziologii. Víme, jak vidí, co slyší, jak funguje jejich čich, hmat a chuť. Ale teprve teď zjišťujeme, že psi mají pravděpodobně ještě jeden smysl. Smysl, který člověk umí využít pouze prostřednictvím kompasu. Psi žádný kompas nemají, a přesto se v nedávné době zjistilo, že jsou schopni vnímat malé odchylky zemského magnetického pole. Používají magnetický smysl i pro tvorbu kognitivních map jako prostředku pro orientaci v prostoru? Současná věda má mnoho

poznatků o celé škále živočišných druhů, které využívají ke své orientaci magnetické pole Země. Ať už se jedná o hmyz, ptáky nebo savce, jedno mají společné. Dosud se nepodařilo identifikovat místo, kde se magnetoreceptory v organismu nacházejí, ani jakým způsobem centrální nervový systém tyto podněty zpracovává. Pátrání po receptorech komplikuje i skutečnost, že živočichové pravděpodobně používají magnetický smysl jen jako doplněk či jednu z částí celého komplexu smyslového vnímání.

Zatím neexistují žádné důkazy ani o přítomnosti kognitivních map u psů. Mnoho psů se každý rok ztratí. Ale jsou známy i případy, kdy se psi dokázali vrátit domů ze vzdálenosti několika desítek či stovek kilometrů. Psi žijící ve městě obvykle nemají možnost využívat a zdokonalovat svoji prostorovou orientaci. Jinak je tomu u psů, kteří jsou stále používáni k práci, např. lovečtí psi. Pro lovecké psy je schopnost orientace v prostoru nezbytnou podmínkou pro úspěšné plnění úkolů, které jsou nuceni řešit při samostatné práci v lese nebo na poli. Často se od svého vůdce (majitele) vzdalují na vzdálenost několika kilometrů a přesto jim nečiní problém si vůdce v nepřehledném terénu opětovně najít. U loveckých psů je orientace dokonce jednou z disciplín loveckých zkoušek. Zkušení myslivci i staří praktici vám řeknou, že pes si je v terénu vždycky nějak najde. Ale jak? Odpovědi se různí. Někteří tvrdí, že po vlastní stopě. Jiní zažili situace, kdy pes přišel z úplně opačné strany nebo se sám vrátil několik kilometrů domů či k autu. Laické odpovědi na příčinu těchto schopností se nicméně nápadně shodují: „Asi mají nějaký šestý smysl“.

Výzkum uskutečněný v rámci experimentální části diplomové práce může přispět k pochopení základů prostorové orientace savců, k objasnění procesu tvorby kognitivních map a jejich případné propojení se schopností vnímat a využívat magnetické pole Země.

2 Vědecká hypotéza a cíl práce

Cílem práce bylo zjistit pomocí řízených experimentů s GPS obojky způsoby orientace psů v terénu. Za pomoci dat získaných z tras pohybu psů vyhodnotit způsob vytváření kognitivních map, které psi při svém pohybu využívají a potvrdit, nebo vyvrátit možný vliv magnetorecepce při prostorové orientaci psů.

Hypotéza:

Magnetorecepce se podílí na vytváření kognitivní mapy psů.

3 Přehled literatury

3.1 Prostorová orientace

Pro přežití mnoha živočišných druhů má zásadní význam schopnost uvědomit si vlastní lokalizaci a správně se orientovat ve složitém a proměnlivém životním prostředí (Barry et Burgess, 2014).

Schopnost orientace (nalezení cesty k domovu, zdroji, partnerovi) závisí na neurálních algoritmech, které integrují informace o místě, vzdálenosti a směru. U některých organismů byla objevena schopnost tvořit neuronovou mapu svého okolí (Hafting et al., 2005).

Na orientaci v prostoru můžeme nahlížet z několika hledisek. V odborné literatuře lze nalézt několik typů prostorové orientace, které se od sebe liší např. velikostí prostoru, ve kterém se orientace odehrává. Dále můžeme zohlednit prostorové vztahy mezi organismem a jeho okolím nebo z jakého zdroje organismus potřebné informace čerpá. Lze se setkat i s komplexními orientačními schopnostmi, které zahrnují tvorbu kognitivních map nebo proces zvaný integrace dráhy. Různé typy orientace vyžadují odlišné podněty pro správné posouzení situace. Na těchto procesech se podílejí typické mozkové struktury ve spojitosti s příslušnými receptory.

3.1.1 Typy prostorové orientace

3.1.1.1 Geografická a topografická orientace

Termín geografická orientace označuje orientaci při migracích na velké zeměpisné vzdálenosti. Byl popsán u mnoha živočišných druhů. Tento druh orientace je zajišťován celou řadou mechanismů, které jsou vzájemně propojeny a tvoří flexibilní komplex. Jedním z typů geografické navigace je magnetická orientace (Stuchlík, 2003). Jako první byla prokázána u stěhovavých ptáků (O'Neill, 2013), později byla popsána i u dalších druhů živočichů: ryb (Chew et Brown, 1989; Shcherbakov et al., 2005; Takebe et al., 2012), obojživelníků (Phillips et al., 2002; Schlegel, 2007), mořských želv (Light et al., 1993; Lohmann et Lohmann, 2006), hlodavců (Burda et al., 1990), netopýrů (Holland et al., 2008), hmyzu (Vácha et al., 2010; Buehlmann et al., 2012).

Topografická orientace je typ navigace v rozsahu habitatu daného organismu. Rozsah území je velmi variabilní pro každý živočišný druh a jeho velikost nemusí vždy

korespondovat s velikostí jedince daného druhu. Nedochází při ní k přesunům na extrémně dlouhé zeměpisné vzdálenosti, jako u geografické orientace. Nicméně je třeba zdůraznit, že používané orientační mechanismy mohou být shodné jak pro geografickou, tak pro topografickou navigaci (např. sluneční kompas). Topografická navigace je často laboratorně studována s použitím nejrůznějších typů prostorových bludišť (Stuchlík, 2003).

3.1.1.2 Egocentrická a allocentrická orientace

Egocentrickou orientaci můžeme popsat jako prostorové vztahy mezi jedincem a prvky v jeho okolí. Následkem pohybu jedince se mění vzdálenost a úhly mezi okolními prvky a jím samotným. Prostorové vztahy se tudíž mění v závislosti na pozici pozorovatele. Naproti tomu allocentrická orientace vyjadřuje vzájemné prostorové vztahy mezi prvky v prostoru a není závislá na pohybu jedince (Burgess et al., 2004).

Burgess (2006) poukázal na skutečnost, že egocentrický a allocentrický způsob orientace existují vedle sebe a vzájemně mohou kooperovat v závislosti na řešené úloze.

3.1.1.3 Idiothetická a allothetická orientace

Idiothetická a allothetická orientace zohledňuje zdroje, ze kterých organismus čerpá podněty potřebné pro orientaci. Idiothetická orientace využívá jako zdroje informací podněty zevnitř organismu (vnitřního prostředí), z proprioreceptorů (receptory, které vnímají stav jednotlivých částí těla) a z vestibulárního aparátu (smyslový orgán zodpovědný za vnímání rovnováhy). Allothetická orientace využívá podněty z vnějšího prostředí, z prostorových vztahů mezi jedincem a prvky v prostoru nebo ze vztahů mezi prvky navzájem (Mittelstaedt et Glasauer, 1991).

Štěpánková et al. (2003) získali výsledky, které ukazují, že allothetická orientace je přesnější než idiothetická. Navigace je nejpřesnější, když se do řešení úlohy mohou zapojit oba typy orientace.

3.1.1.4 Integrace dráhy

Integrace dráhy (path-integration) je proces, při kterém zvíře na základě informací o svém vlastním pohybu odhaduje směr a vzdálenost z výchozího bodu, což může zpětně přispět k odhadu aktuální polohy zvířete a návratu do výchozího místa nejkratší možnou cestou (Hartley et al., 2014).

Zvíře aktualizuje svoji polohu na základě kumulativního odhadu vzdálenosti a směru, který urazilo. Integrace dráhy je často využívána v nepřítomnosti vnějších smyslových podnětů. Například pískomilové (*Meriones unguiculatus*) mohou ve tmě vyhledat chybějící mládě a vrátit se s ním přímou cestou do hnízda (Mittelstaedt et Mittelstaedt, 1980).

3.1.1.5 Kognitivní mapa

Někteří živočichové (včetně člověka) mají schopnost vytvořit si ve své mysli věrný obraz okolního prostředí, tzv. kognitivní mapu. Tuto mapu jsou následně schopni využívat k orientaci v prostoru (Tolman, 1948).

Kognitivnímu mapování, jako jednomu z hlavních témat této práce, je věnována samostatná kapitola 3.3.

3.1.2 Neurální základy prostorové orientace

Jak zvířata vědí, kde se nacházejí? Jak si pamatují vzdálené cíle? Jak se ke svým cílům dostanou, aniž by se vystavila zbytečným rizikům?

Během posledních čtyř desetiletí výzkumy ukázaly, že buňky v určitých částech hipokampu mohou poskytnout zvířeti aktuální informace o jeho poloze a směru. Toto zjištění poskytlo základy pro pochopení mechanismu prostorové orientace u savců (Hartley et al., 2014).

Následující podkapitoly nastiňují stručný přehled dosud objevených buněčných struktur, konkrétních nervových buněk, které se podle posledních výzkumů podílejí na prostorové orientaci a tvorbě kognitivních map.

3.1.2.1 Hipokampus

Schopnost orientace v prostoru závisí na specializovaném systému umístěném v hipokampu. Hipokampus je fylogeneticky stará mozková struktura, umístěná v hloubi spánkového (temporálního) laloku pravé a levé hemisféry. Je součástí limbického systému (struktura, která se podílí na emočním životě, motivaci a vegetativních funkcích mozku), který je považován za jeden z nejsložitějších systémů mozku. Hipokampus a jeho přílehlé struktury tvoří komplex zvaný hipokampální formace. Hipokampus se podílí na krátkodobém uchování informací a prostorové orientaci (Langmeier et al., 2003; Trojan, 2003).

Buňky v hipokampální formaci mohou registrovat aktuální pozici zvířete nezávisle na individuálním pocitu. Reagují na podněty z vnějšího prostředí (allocentrická navigace). Tyto buňky poskytují základ pro tvorbu kognitivní mapy. Znázorňují životní prostor zvířete, místa a objekty v něm, které jsou v určitém rozsahu nezávislé na poloze těla. Zpracovávají pro dlouhodobou paměť informace o prostorových vztazích mezi jednotlivými místy, o trasách mezi nimi, o zdrojích i případných nebezpečích (O'Keefe et Nadel, 1980).

Zkoumáním hipokampu a souvisejících mozkových struktur savců bylo identifikováno několik typů neuronů, které reprezentují informace o pozici a orientaci zvířete. Patří mezi ně buňky místa (place cells), buňky směru hlavy (head direction cells), mřížkové buňky (grid cells), hraniční buňky (boundary cells) a buňky času (time cells) (Barry et Burgess, 2014).

Je důležité upozornit, že i když hipokampální formace hraje ústřední roli v prostorové orientaci, nacházejí se buňky s podobnými vlastnostmi (hlavně buňky směru hlavy) i v jiných oblastech mozku (Hartley et al., 2014).

3.1.2.2 Místní buňky

O'Keefe et Dostrovsky (1971) popsali v hipokampu potkanů nervové buňky, které vykazovaly místně specifickou aktivitu. Buňky tvořily akční potenciál podle toho, v jakém místě (konkrétním prostoru) testovací arény se potkan nacházel. Místo, které vyvolalo reakci těchto buněk, bylo označeno jako „place field“. Buňky samotné pak „place cells“ neboli místní buňky.

3.1.2.3 Buňky směru hlavy

Vzhledem ke skutečnosti, že aktivita místních buněk není závislá na směru postavení zvířete (tzn., kterým směrem je natočeno), poskytují buňky směru hlavy (head direction cells neboli HD cells) informaci o směru, kterým je hlava natočena. Buňky reagovaly v závislosti na směru hlavy zvířete v horizontální rovině, nicméně jejich reakce nebyla nezávislá na chování, umístění nebo poloze trupu zvířete. Každá buňka preferovala určitý směr, při kterém vykazovala nejvyšší aktivitu. Tyto buňky byly nalezeny v několika částech hipokampální formace, ale i mimo ni (Taube, 1990a).

Taube (1990b) zároveň poukázal na skutečnost, že reakce buněk směru hlavy není jednoduchá sensorická odpověď na vizuální podněty z prostředí, ale vytváří spíše abstraktní informaci o prostorových vztazích zvířete s jeho okolím.

3.1.2.4 Mřížkové buňky

V roce 2005 objevili manželé Edward a May–Britt Mooserovi dosud neznámý typ prostorových buněk, tzv. mřížkové buňky (grid cells). Stejně jako místní buňky reagují i mřížkové buňky na specifické místo v prostředí zvířete, ale na rozdíl od nich, má každá mřížková buňka několik aktivních míst, které tvoří mozaiku s nápadně pravidelným trojúhelníkovitým nebo hexagonálním rozložením. Tyto buňky tvoří směrově orientovanou a topograficky organizovanou neuronovou mapu prostředí. Mapa je vztažena k orientačním bodům v prostředí, ale přetrvává i za jejich nepřítomnosti. To naznačuje, že mřížkové buňky mohou být součástí procesu tvorby kognitivních map i integrace dráhy (Hafting et al., 2005).

3.1.2.5 Hraniční buňky

Solstad et al. (2008) získali výsledky potvrzující existenci buněk, které se aktivují v případech, že se zvíře nachází v blízkosti hranic jeho životního prostředí. Podle jejich funkce byly nazvány hraniční buňky (boundary cells). Následné experimenty ukázaly, že hranici nemusí nutně představovat zeď nebo jiná pevná překážka, hraniční buňky se aktivují i při přiblížení např. k předělu. Obecně se dá říci, že hraniční buňky reagují na hranice jako takové (geometrické hranice), konkrétně na vzdálenost od těchto hranic, nikoliv na konkrétní ohrazení prostoru.

Existence hraničních buněk naznačuje, že podněty odvozené z geometrických hranic prostoru patří mezi další významné zdroje vnější smyslové informace podporující kognitivní mapování v hipokampální formaci (Hartley et al., 2014).

Hraniční buňky jsou relativně řídké rozmístěné, tvoří méně než 10 % buněčné populace hipokampální formace. Často se prolínají s buňkami směru hlavy a místními buňkami, čímž mohou těmto buňkám poskytovat informace o překážkách a hranicích prostoru a tím se zapojuvat do procesů spojených s prostorovou orientací (Solstad et al., 2008).

3.1.2.6 Buňky času

Nedávné studie prokázaly existenci dalších hipokampálních neuronů, které vykazovaly aktivitu v konkrétním čase v době, kdy byla poloha zvířat relativně konstantní. Tyto neurony byly významně ovlivňovány časem a vzdáleností, méně už změnou místa. Většina aktivních neuronů však byla ovlivněna v různém rozsahu jak časem, tak i vzdáleností, ale některé z nich reagovaly pouze na čas, zatímco jiné pouze na vzdálenost. Ukazuje to na skutečnost,

že hipokampální neurony jsou schopny registrovat překonanou vzdálenost i při absenci vizuálních podnětů (Kraus et al., 2013).

3.1.3 Smysly využívané při prostorové orientaci

Vnímání neboli percepce patří mezi základní procesy orientace. Je to soubor jevů působících v určitém okamžiku na smyslové orgány (receptory), které v následném kognitivním procesu organizují a interpretují senzorické informace z jednotlivých smyslů. Percepce je tedy schopnost a dovednost smyslů registrovat a zprostředkovávat informaci o vnějších i vnitřních podnětech (Kohoutek, 2002).

Organismy využívají signály z různých smyslových orgánů (sluch, čich, hmat apod.), které je informují o jejich směru nebo pozici a integrují tyto informace s jinými daty. Na základě kombinací těchto signálů modifikují své chování podle aktuální situace (Stuchlík, 2003).

Kontrolní a integrační funkci má nervová soustava. Druhou, stejně významnou regulační a integrační funkci, má humorální soustava (řízení pochodů v organismu pomocí hormonů). Obě tyto soustavy jsou vzájemně propojeny (Veselovský, 2008).

Jedním z hlavních problémů při studiu mentálních schopností zvířat je zajištění nezvratného důkazu, že byl zvířetem použit kognitivní proces ke změně chování. Na rozdíl od lidí, zvířata nemají možnost sdělit své pocity pomocí řeči, a proto můžeme jejich schopnosti hodnotit pouze na základě změn chování (Cooper et al., 2003).

3.1.3.1 Zrak

Základem zraku je světločivná buňka se specializovanou membránou, jejíž složkou je fotopigment rhodopsin, který tvoří bílkovina opsin a derivát vitamínu A retinal. Vnímání světla není u všech živočichů stejné. Někteří mají světločivné buňky rozptýlené po celém povrchu těla (např. kroužkovci), jiní mají pro vnímání světla specializovaný orgán, ve kterém jsou světločivné buňky shromážděné na jednom prostoru (komorové oko savců). Prvotní analýza obrazu se odehrává na sítnici, ale konečná integrace je záležitost mozkových center (Veselovský, 2008).

Jednotlivé druhy obratlovců mají zrak přizpůsobený své životní strategii. Např. králík má v sítnici 8 typů zrakových detektorů, které registrují rychlost a směr pohybu objektů

v jeho okolí. U vodních obratlovců je tvar čočky přizpůsoben jinému lomu světla, ke kterému dochází ve vodním prostředí. Ptáci dokáží registrovat i velmi pomalý pohyb, což jim pomáhá při kontrole postavení Slunce na obloze. To je nezbytná vlastnost pro využívání slunečního kompasu. Šelmy a dravci mají oči umístěny směrem dopředu, prostorové vidění jim umožňuje lepší odhad vzdálenosti při lovu kořisti (Veselovský, 2008).

Mnoho živočichů má schopnost barevného vidění. K tomu jsou nutné minimálně dva druhy čípků, které se liší citlivostí na určité barvy. Je to vlastnost většiny savců, tento typ vidění se nazývá dichromatický. Výjimkou jsou primáti včetně člověka, kteří disponují trichromatickým viděním (mají tři typy čípků). Většina ptáků má 4 – 5 druhů čípků, jejich vidění je tudíž pentachromatické (Pichaud et al., 1999).

Rozdíly ve schopnosti vnímat barvy je třeba mít neustále na zřeteli, protože barevný vjem vnímaný člověkem (trichromatické vidění) se může diametrálně lišit od toho, co vidí například pes (dichromatické vidění) (Bartoš, 2014, pers. comm.).

3.1.3.2 Čich

Čich je zejména u savců jedním z nejdůležitějších smyslů. Uplatnění nachází u téměř všech typů chování – exploračním, sociálním, sexuálním či rodičovském (lokalizace kořisti, vyhledávání partnera apod.). Čich je velmi úzce propojen s chutí. Lososovité ryby využívají čich při tahové orientaci. Koně, turovití, kočkovité a psovitě šelmy dokáží podle pachu moči a výkalů určit říjnou samici. U člověka a většiny savců má čichový vjem klíčový význam pro navázání rodičovského kontaktu (Veselovský, 2008).

Pach vstupuje do čichového ústrojí, kde dráždí příslušné chemoreceptory. K vlastnímu vnímání a diferenciaci pachů pak dochází v čichové oblasti koncového mozku. Na zpracování pachových podnětů se podílejí i další části mozku (hypotalamus a limbický systém). U obojživelníků, plazů a řady savců se v nosní dutině vyvinul ještě druhotný vomeronazální neboli Jakobsonův orgán, který je spojený s ústní dutinou úzkým kanálkem (Veselovský, 2008).

3.1.3.3 Sluch včetně echolokace

Dalším významným smyslem je sluch. Sluchové orgány můžeme nalézt na různých místech těla. U obratlovců většinou na hlavě, u hmyzu na tykadlech, končetinách, zadečku. U savců zachycuje zvukové vlny vnější ucho, které je směřuje do zvukovodu.

Ten je zakončen ušním bubínkem. Chvění bubínku přenáší do vnitřního ucha tři sluchové kůstky (kladívko, kovádlínka, třmínek). Vnímání zvuku se dále účastní Cortiho orgán, což jsou vlastní sluchové receptory – vláskové buňky. Dokáží přeměnit mechanickou energii tlakové vlny na elektrickou, která je přes několik dalších úrovní zpracovávána mozkiem (Reece, 2010).

Součástí sluchového orgánu obratlovců je i vestibulární (rovnovážný) orgán. Jeho úkolem je informovat mozek o poloze celého těla, nicméně centrální nervová soustava je schopná rozlišit, zda se pohybuje celé tělo nebo jen některá jeho část. U vyšších obratlovců je sluch jedním z nejcitlivějších smyslů. Člověk je schopen slyšet v rozsahu přibližně 20 – 23000 Hz, u psových šelem se rozsah pohybuje od 40 do 50000 Hz (Veselovský, 2008).

Některé druhy dokáží generovat a přijímat vysokofrekvenční ultrazvukové signály. Většina netopýrů používá při lovu kořisti echolokační systém o frekvenci 50 – 100 kHz. Různé předměty či kořist odrážejí specifickým způsobem zvukové vlny vysílané netopýrem, který podle nich dokáže zjistit nejen tvar a velikost, ale i rychlost pohybu. Podobně jako netopýři, využívají echolokační systém i kytovci. Sonar delfinů musí vysílat zvukové vlny s frekvencí 300 kHz, protože vodní prostředí urychluje šíření vln (Veselovský, 2008).

3.1.3.4 Hmat

Mechanoreceptory jsou smyslové buňky rozmístěné po celém povrchu těla, které jsou podle typu citlivé na tlak, teplo, chlad, bolest i na pohyb. U primátů včetně člověka je nejcitlivější obličejová část a hmatová tělíska na prstech. U ostatních savců zprostředkovávají hmatové vjemy dlouhé sinusové chlupy, které lze nalézt hlavně v čenichových partiích. Jejich kořínkový základ komunikuje s nervovými buňkami v mozkové kůře (Reece, 2010).

Zvířata používají sinusové vousy k „ohmatání“ prostředí, ve kterém se pohybují. Důležité jsou zvláště pro noční živočichy, zvířata žijící pod zemí a pro vodní savce lovící v noci nebo v kalné vodě (Veselovský, 2008).

3.1.3.5 Magnetorecepce

Magnetický smysl je jedním z nejzajímavějších a nejméně prozkoumaným ve smyslové biologii. V posledních letech bylo prokázáno, že mnoho živočišných druhů má schopnost využívat pro svou orientaci magnetické pole Země (například: Kirschvink, 2000; Lohmann et al., 2007; Begall et al., 2008; Johnsen et Lohmann, 2008; Winklhofer et Kirschvink, 2010; Eder et al., 2012; Wiltschko et Wiltschko, 2012; Wu et Dickman, 2012).

Nejnověji se schopnost magnetorecepce prokázala u lišek, kde zvyšuje úspěšnost lovu tzv. „myškováním“ (Červený et al., 2011), u kaprů (Hart et al., 2012), u vodních ptáků, kterým magnetické pole slouží jako indikátor směru při přistávání na vodní hladině (Hart et al., 2013a) a u domácích psů, kteří jsou schopni vnímat i malé změny magnetického pole Země (Hart et al., 2013b).

Více je o tomto novém zajímavém fenoménu pojednáno v následující kapitole 3.2.

3.2 Magnetorecepce

3.2.1 Magnetické pole Země

Země má vlastní magnetické pole, za zdroj zemského magnetického pole je považováno přirozené dynamo s vlastním buzením (Brázdil et al., 1988).

Mechanismus jeho vzniku není přesně znám, vědci se domnívají, že se tvoří ve vnějším jádru Země. Jádro je složeno ze dvou částí, z vnitřního tuhého jádérka o průměru cca 1200 km a z vnějšího tekutého jádra. Předpokládá se, že zemské jádro se skládá hlavně ze železa a příměsí niklu, případně některých dalších prvků (Brázdil et al., 1988).

Teplota zemského jádra dosahuje 4000 °C a uvnitř panuje obrovský tlak. V této vrstvě dochází k vířivému pohybu roztaveného železa. Tekuté železo proudí rychlostí několika kilometrů za rok okolo pevného vnitřního jádérka, a protože je elektricky nabitě, indukuje magnetické pole (Luhr, 2004).

Zemské magnetické pole lze znázornit jako pole obrovského tyčového magnetu, magnetického dipólu, který prochází středem planety. Osa dipólu protíná zemský povrch v geomagnetickém severním pólu, na protilehlém bodě v Antarktidě v geomagnetickém jižním pólu. Geomagnetické póly se svou polohou liší od pólů geografických, v současné době svírá osa dipólu s osou rotace Země úhel 11 °. Indukční čáry magnetického pole

vycházejí z jižní polokoule a do Země vstupují na severní polokouli. Na kterémkoli místě zemského povrchu je směr magnetického pole určen dvěma úhly. Magnetická deklinace je úhel mezi zeměpisným severem a směrem vodorovné složky magnetického pole. Magnetická inklinace je úhel mezi vodorovnou rovinou a směrem magnetického pole, tj. udává nejmenší velikost úhlu mezi zemským povrchem a směrem siločáry na daném místě (Halliday et al., 2000).

Magnetické pole Země má více funkcí. Chrání povrch naší planety před kosmickým zářením. Bez této ochrany by život nebyl možný. Vnější vrstva sluneční atmosféry vyvrhuje proud elektricky nabitých částic, které se pohybují sluneční soustavou. Při zasažení Země je většina částic odkloněna magnetickým polem. Výron částic, které proniknou přes magnetické pole Země, způsobí magnetickou bouři, která může rušivě zasáhnout elektrická vedení (Luhr, 2004).

Mezi další funkce magnetického pole Země patří poskytování poziční a směrové informace, diskutuje se i otázka schopnosti živočichů rozpoznat pomocí magnetoreceptorů blížící se seismickou aktivitu v dané oblasti (Kirschvink, 2000).

3.2.2 Mechanismy vnímání magnetického pole Země

Schopnost živočichů vnímat magnetické pole Země se nazývá magnetorecepce. I přes dostatek důkazů, že živočichové touto schopností disponují, nebyly dosud mechanismy, kterými centrální nervový systém přijímá a interpretuje informace poskytnuté poměrně slabým geomagnetickým polem, zcela objasněny.

Otázkou zůstává i lokalizace receptorů pro detekci zemského magnetického pole v organismu. Komplikací při jejich hledání je skutečnost, že jen málo biologických materiálů je citlivých na magnetické pole (Johnsen et Lohmann, 2008).

Magnetické pole může tkáněmi volně prostupovat. To znamená, že magnetoreceptory, na rozdíl od většiny jiných smyslových receptorů, nemusí být umístěny na povrchu zvířete, ale mohou se nacházet na jakémkoliv místě v těle. Magnetoreceptory mohou představovat mikroskopické, možná intracelulární struktury rozptýlené po celém organismu, bez jakékoliv zřetelné struktury, která by charakterizovala jejich skutečnou funkci (Johnsen et Lohmann, 2008).

Autoři Wu et Dickman (2012) zmiňují možnost existence receptorů v sítnici, zobáku, nosu a vnitřním uchu ptáků.

Eder et al. (2012) popsali a izolovali v buňkách čichového epitelu pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*) potenciální magnetoreceptory. Buňky, obsahující magnetické inkluze, pravděpodobně jednodoménový magnetit, se otáčely synchronně s magnetickým polem. Magnetické krystaly nacházející se uvnitř buňky jsou pravděpodobně uzavřeny v membránové struktuře a jsou pevně mechanicky spojeny s buněčnou stěnou, v jejíž těsné blízkosti se nacházejí. Ani po chemickém rozrušení cytoskeletárních vláken nedošlo ke zpomalení rotace buněk v porovnání s rotací magnetického pole.

3.2.3 Hlavní hypotézy vnímání magnetického pole Země

Pozornost se věnuje třem hlavním teoriím. Elektromagnetické indukci, pomocí které by mohli magnetické pole Země detekovat mořští živočichové. Přímé důkazy, že indukce je základem magnetorecepce, však zatím nebyly získány. U ostatních živočichů se předpokládá teorie radikálových párů nebo využití biogenního magnetitu. Jednotlivé mechanismy magnetorecepce předpokládají její spojení s dalším receptčním smyslem (Johnsen et Lohmann, 2005).

Elektromagnetická indukce vzniká vzájemným silovým působením elektrického a magnetického pole. Pokud pohybujeme elektrickým vodičem v magnetickém poli tak, že protínáme magnetické indukční čáry, vzniká na koncích vodiče elektrické napětí. Je-li vodič zapojen do uzavřeného obvodu, protéká jím elektrický proud. Čím rychleji pohybujeme vodičem v magnetickém poli, tím je indukované napětí větší (ČEZ, 1999).

Na tomto mechanismu je založen princip magnetorecepce u žraloků a rejnoků. Zvířata svým pohybem v geomagnetickém poli indukují elektromotorické napětí a vnímají jeho výši vysoce citlivým elektroreceptčním systémem umístěným v oblasti hlavy. Přesnost tohoto systému zajišťují kývavé pohyby hlavy při plavání, kterými žralok odfiltrává elektrické pole tvořené mořskými proudy. Nezdá se, že by tento způsob magnetorecepce využívala i sladkovodní a terestrická zvířata, protože dostatečně citlivé receptory mají pouze chrupavčité ryby. Dále je pro tento způsob vnímání důležitá přítomnost média s vysokou vodivostí. Tuto podmínku splňuje pouze slaná mořská voda (Johnsen et Lohmann, 2008).

Tuto domněnku potvrzují ve své práci Ritz et al. (2010) kteří uvádějí, že pro mechanismus založený na elektromagnetické indukci jsou potřeba konkrétní elektricky citlivé struktury, tzv. Lorenziho ampule, které nebyly u ptáků a suchozemských zvířat

nalezeny. To naznačuje, že elektromagnetická indukce není vhodný mechanismus magnetorecepce mimo vodní prostředí.

Hlavním principem teorie radikálových párů je existence molekuly citlivé na světlo, která změní svůj oxidační stav na základě absorpce světla. Dochází k reakci, při které jedna molekula předává elektron druhé molekule a tvoří s ní radikálový pár. Tento model předpokládá propojení magnetorecepce s fotorecepcí. Za předpokladu, že se v sítnici nebo epifyze nacházejí specializované receptory, jejichž fotopigmenty generují magneticky sensitivní radikálové páry, může geomagnetické pole ovlivnit účinnost přeměny světla na membránový potenciál a stát se tak pro organismus viditelným (Němec a Vácha, 2007).

Jako prozatím jediná molekula, která by mohla zastávat roli fotoreceptoru, byla označena molekula kryptochromu. Je schopna tvořit radikálové páry s dostatečně dlouhou životností, aby mohlo dojít k jejich ovlivnění geomagnetickým polem (Ritz et al., 2010).

Schopnost vnímání magnetického pole pomocí biogenního magnetitu (Fe_3O_4), maghemitu (Fe_2O_3), případně greigitu (Fe_3S_4) je založena na silné interakci těchto minerálů s magnetickým polem způsobeným spontánním uspořádáním elektronových spinů. Některé bakterie a jednobuněčné řasy žijící ve vodě obsahují řetězce krystalů magnetitu nebo greigitu, které jim umožňují vnímat směr „dolů“, tedy do prostředí s nižším obsahem kyslíku. U vyšších živočichů není přesně známo funkční propojení s nervovým systémem. Malá velikost a železitá povaha těchto částic znemožňují jednoznačnou lokalizaci v organismu (Johnsen et Lohmann, 2008).

Modelové výpočty ukázaly, že receptory pracující na principu magnetitové teorie by mohly zprostředkovávat buď směrové informace nebo informace o intenzitě magnetického pole, v závislosti na jejich specifické struktuře a množství feromagnetických částic (Winklhofer et Kirschvink, 2010).

3.2.4 Typy orientace podle magnetického pole Země

Zemské magnetické pole poskytuje různé typy informací. Nejznámější je severní a jižní polarita geomagnetických siločár, kterou je možno detekovat obyčejným kompasem. Siločáry mají také variabilní úhel sklonu (tzv. inklinaci). Inklinace dosahuje hodnot od 90° na pólech po 0° na rovníku. Rozdíly je možno pozorovat také v intenzitě geomagnetického pole, nejsilnější je na pólech, nejslabší na rovníku (O'Neill, 2013).

Polaritu magnetického pole je možno použít jako kompas a intenzitu magnetického pole jako součást navigační mapy. Magnetické pole Země tak představuje pro zvířata spolehlivý, vždy dostupný zdroj navigačních informací (Wiltschko et Wiltschko, 2012).

3.2.4.1 Magnetický kompas

Magnetická orientace, konkrétně magnetický kompas, je používán tažnými i netažnými druhy ptáku, i dalšími živočišnými druhy (Stuchlík, 2003).

Zajímavostí je, že ne všechna zvířata používají stejný typ magnetického kompasu. Některá, jako savci, využívají polaritní kompas. Jiná, například ptáci, používají inklinální kompas (Wiltschko et Wiltschko, 2012).

V současné době známe více jak dvacet druhů ptáků, u kterých byla tato schopnost prokázána. Ptačí magnetický kompas se poněkud liší od mechanického kompasu, který používají lidé. Ptáci mají kompas vyladěný na relativně malý rozsah intenzity magnetického pole. Pokud je tato intenzita experimentálně změněna mimo rozpětí daného druhu, kompas neposkytuje použitelnou směrovou informaci. Ptáci jsou schopni registrovat inklinaci magnetických siločar, ale nikoliv jejich polaritu. Proto jejich kompas funguje shodně na jižní i severní polokouli. U druhů, které při svých migracích překračují rovník, je pravděpodobně magnetický kompas vynulován během přeletu nad ním. Je nutno upozornit, že magnetický kompas je pouze jednou ze složek složitějšího navigačního systému tažných ptáku. Mezi další složky patří např. stelární (hvězdný) kompas, sluneční kompas, polarizované světlo (Stuchlík, 2003).

3.2.4.2 Magnetická mapa

Předpokládá se, že zvířata jsou schopna použít dva různé parametry geomagnetického pole, pravděpodobně inklinaci a intenzitu, podle kterých dokáží stanovit svoji geografickou polohu ve vztahu ke známému cíli. Dosud nebylo popsáno, jakým mechanismem získávají potřebné informace a jak takovou mapu vlastně „vidí“. Předpokládá se několik zásadně odlišných způsobů, některé z nich mohou být spojeny s nekonvenčními navigačními strategiemi (Lohmann et Lohmann, 2006).

3.2.4.3 Poziční chování (magnetic alignment)

První zprávy o tomto typu reakce živočichů se objevily již v roce 1960, ale teprve v posledních letech se tento nový fenomén dostal do pozornosti vědců. Studium pozičního chování vrhá nový pohled na magnetorecepci savců (Begall et al., 2013).

Poziční chování neboli magnetic alignment je „nasměrování osy těla ve směru magnetických siločar v případě, že nepůsobí žádné jiné důležitější faktory“. Mezi faktory, které mohou chování ovlivňovat, patří např. vítr, pohyb ve svahu, oslnění sluncem apod. (Begall et al., 2008).

Begall et al. (2013) definují poziční chování jako nejjednodušší směrovou odezvu na působení magnetického pole Země u zvířat v klidovém režimu (odpočinek) nebo při aktivitách prováděných na místě (číhání, lov, krmení, vyměšování, hrabání).

3.3 Kognitivní mapy

Termín kognitivní (integrovaná) mapa byl poprvé použit Edwardem Tolmanem v roce 1948. Schopnost tvořit a využívat kognitivní mapy může být užitečná pro každé zvíře, které musí cestovat za potravou nebo jinými zdroji v areálu, který je dostatečně rozlehlý vzhledem k velikosti zvířete a zvíře se v něm vyskytuje opakovaně (Peters, 1978).

Tolman (1948) definuje pojem „kognitivní mapa“ jako informační registr obsahující informace o prostorovém rozvržení prostředí, o vzájemných prostorových vztazích mezi různými orientačními body a vztazích mezi nimi a subjektem (zvířetem).

Používáním kognitivních map zvíře modifikuje své chování. Nejedná se o jednoduché asociace mezi podnětem a reakcí, ale spíše o komplex poznatků, které slouží k dosažení potenciálních cílů a mají podíl na schopnosti řešit problémy (Roitblat, 1982).

Např. potkani si kognitivní mapu vytvářejí selektivně. Vyhledávají aktivně podněty signifikantní pro konstrukci této mapy, nejedná se tedy o pouhý pasivní příjem a reakci na fyzicky přítomné podněty (Tolman, 1948).

Schopnost zvířat vytvářet si kognitivní mapy byla podpořena objevem specifických neuronů v hipokampální formaci potkanů. Tyto neurony vytvářejí akční potenciály pouze tehdy, pokud se zvíře nachází v konkrétním prostoru experimentální arény. Jedná se o tzv. aktivní pole neuronu (O'Keefe et Dostrovsky, 1971).

Většina důkazů je založena na výzkumu u hlodavců, nicméně existuje stále více důkazů, že schopnost tvorby kognitivních map je přítomna i u jiných druhů savců, včetně člověka. (Hartley et al., 2014).

Spencer (2012) uvádí, že většina zvířat a pravděpodobně všichni savci, ukládají informace o místech do kognitivních map. Mapy reprezentují neurálně kódované geometrické vztahy mezi místy a tato místa spojují s objekty nebo událostmi. Opakováním návštěv se zvyšuje přesnost mapy, což umožňuje efektivnější navigaci mezi místy.

3.3.1 Kognitivní mapy a charakter prostorových informací

3.3.1.1 Pachy

Velikost olfaktorického bulbu (mozková struktura zpracovávající podněty z čichových orgánů) je druhově velmi variabilní a nemusí nutně korelovat s velikostí mozku. Tato variabilita je pravděpodobně výsledkem evolučního vývoje, ale stále není zřejmá příčinná souvislost mezi jeho velikostí a chováním zvířete. Nesoulad může vycházet z předpokladu, že primární funkcí olfaktorického bulbu (OB) je zpracování pachů. Pokud by primární funkcí OB byla navigace, tedy rozpoznávání míst podle odorantů, mohly by se jedinečné čichové vjemy podílet na organizaci map. Je-li funkcí čichu skutečně také navigace, velikost čichových struktur by měla odpovídat potřebě orientace. Je možné, že tyto dvě funkce jsou v čichovém systému anatomicky nebo fyziologicky odděleny. Poškození OB u laboratorních potkanů způsobilo výrazné zhoršení orientace v bludišti i přesto, že byly přítomny vizuální podněty. To naznačuje, že OB (a tím i čich) je pro orientaci nezbytný (Jacobs, 2012).

Přítomnost specifických pachů v prostředí pomáhá tvořit kognitivní mapy v mozku zvířete. Nicméně zvíře se na ně nemůže plně spolehnout, protože pachy jsou neustále měněny prostředím (Peters, 1978).

3.3.1.2 Určení vlastní pozice

Schopnost určit svoji vlastní pozici v prostoru, ve kterém se zvíře aktuálně nachází, je pro savce a všeobecně všechny mobilní druhy nezbytným předpokladem pro úspěšnou navigaci k jakémukoliv cíli, který není přímo detekovatelný. Při procesu určování vlastní polohy lze využít dva potenciální zdroje informací. Prvním jsou informace, které zvíře získává z okolního prostředí (allothetická orientace), druhým jsou informace poskytnuté

vlastním pohybem z vestibulárního systému a proprioreceptorů (idiothetická orientace). Tyto dva zdroje informací jsou navzájem komplementární. Okolní prostředí poskytuje přímé informace o umístění vzhledem k celkovému prostoru, informace získané z vlastního pohybu mohou být naopak použity pro aktualizaci odhadu pozice v prostoru nebo pro odhad posunu způsobený nedávným pohybem (integrace dráhy) (Barry et Burgess, 2014).

Využitím integrace dráhy může dojít k chybě při určení směru nebo vzdálenosti. Pokud se pískomilové (*Meriones unguiculatus*) otáčejí zpátečním směrem tak pomalu, že vestibulární systém nedetekuje pohyb, vydávají se zpět k hnízdu s úhlovou chybou. Svou povahou je integrace dráhy opakující se proces, při kterém se chyby, pokud nejsou opraveny na základě informací přijatých z okolního prostoru, hromadí. Tato tendence hromadit chyby poněkud omezuje možnosti použití integrace dráhy pro efektivní určení vlastní polohy (Mittelstaedt et Mittelstaedt, 1980).

3.3.1.3 Home range

Životní prostor zvířete můžeme definovat několika základními pojmy. Akční prostor je celkové území, které během svého života jedinec, pár či sociální skupina obývá. Do akčního prostoru náleží teritorium, což je omezený prostor, který je majitelem aktivně bráněn. Většina teritorií slouží k rozmnožování nebo získávání potravy. Další součástí akčního prostoru je domovský okrsek (home range). Jedinci i skupiny se v něm pravidelně zdržují, ale na rozdíl od teritoria ho neobhájí. Většinou jde o neutrální území se zdrojem potravy a vody, často sloužící jako nocoviště (Veselovský, 2008).

Souvislost mezi home range a tvorbou kognitivní mapy je předmětem diskuzí několik posledních let. Powell (2012) upozorňuje, že všechny exaktní vědy mají tendenci stanovovat ostré hranice mezi dvěma jevy. I biologové někdy dělí zvířecí svět na procesy odehrávající se vně zvířete („zvenku jejich kůže“) a na děje odehrávající se uvnitř zvířete („pod kůží“). Ale jen malé množství biologických jevů striktně zapadá do takto vymezených kategorií. Téměř vše, co se odehrává vně zvířete (savce), je pevně spojeno s domovskými okrsky. Mláďe se narodí a vyrůstá v home range své matky. Po osamostatnění se přemísťuje do svého vlastního. V jeho rámci se postupně dozvídá, kde může nalézt potravu, kam se schovat před predátory, kde nalézt partnera pro rozmnožování. Souběžně probíhají procesy uvnitř organismu, které přímo souvisí s výše popsaným chováním. Při pohybu se aktivují svaly a nervové řízení, zapojují se smysly a další receptory tak, aby se vjemy z vnitřního a vnějšího

prostředí nakonec propojily v hipokampu. Tato funkce integruje home range do kognitivní mapy, která je průběžně aktualizována.

3.3.1.4 Inerciální stimuly

Při orientaci v prostředí využívají zvířata různé typy stimulů (vjemů). Jedním z nich je inerciální stimul, tj. zrychlení. Zvíře ho vnímá pomocí vestibulárního aparátu, kožních mechanoreceptorů, svalových a šlachových proprioreceptorů. Přesnost navigace založené na inerciálních stimulech se snižuje s časem. Předpokládá se proto, že jeho funkce je pouze pomocná a pokud je to možné, zvíře se spoléhá na jiné typy smyslového vnímání, např. zrakové. Je možné, že mechanismus účinku je ve zvýšení citlivosti nervového systému, který zpracovává sensorické informace a následně generuje behaviorálních odpovědi (Blahna et al., 2011).

3.3.2 Možnosti zkoumání tvorby kognitivních map

Naprostá většina poznatků, které máme o kognitivních mapách, pochází z laboratorních pokusů na hlodavcích (potkani, myši, křečci). Vytvoření mapy na základě podnětů z vnějšího prostředí vyžaduje pohyb po dostatečně velkém prostoru. Pouze na základě možnosti volného pohybu, v prostředí s dostatečným množstvím orientačních bodů, může dojít k posunu od běžných navigačních mechanismů k tvorbě složitějších kognitivních map. Tato podmínka je v laboratoři jen těžko splnitelná. Zvířata potřebují nejen podněty, ale musí mít i dostatečnou kapacitu pro jejich zpracování. Je zapotřebí specifického vývoje během ontogeneze, kdy kterého je nervový systém zvířete vystavován různě složitým přirozeným prostorovým úlohám. A to je faktor, který se v laboratoři vyskytuje jen velmi zřídka, spíše však vůbec. Kognitivní mapa je příkladem typu navigace, při které je cíl definován pouze vzdálenými smyslovými vjemy. Výkonnost zvířete se zlepšuje se zvyšujícím se rozsahem poznatků o jeho životním prostoru, což jsou informace, které mohou být v kognitivní mapě kódovány (Jacobs et Menzel, 2014).

Rychlý nástup a rozvoj nových technologií (radiotelemetrie nebo GPS – Global Positioning System) usnadňuje sledování zvířat v jejich přirozeném prostředí. Pozorování pohybu zvířat na velké vzdálenosti v průběhu delšího časového období nabízí nové možnosti pro studium orientace zvířat (Wikelski et al., 2007).

Jednou z velkých překážek studia navigačních strategií je skutečnost, že každý jednotlivý druh může používat způsob orientace uzpůsobený své životní strategii. Je proto velmi důležité, aby byla prostorová orientace studována u co nejširší škály druhů (Jacobs et Menzel, 2014).

Psi (*Canis familiaris*) se jeví jako další vhodné modely pro výzkum kognitivních dovedností ze tří hlavních důvodů:

- genetické testy prokázaly, že předci dnešních psů pocházejí z vlků. Vlci jsou sociální zvířata žijící ve stabilních smečkách, ve kterých jednotliví jedinci vzájemně spolupracují při lovu i ostatních činnostech. Aby mohli předvídat a interpretovat chování ostatních členů smečky, musely se u nich vyvinout příslušné kognitivní schopnosti.
- během procesu domestikace psů byli přednostně vybíráni jedinci, kteří měli takové vlastnosti (fyzické i psychické), které jim umožnily plnit jejich roli v lidské společnosti.
- současní psi žijí v lidském světě, lidská „kultura“ mohla usnadnit rozvoj příslušných kognitivních dovedností psů.

Psi umí velmi dobře číst lidské sociální signály a využívat je jako další zdroj informací. Během domestikace psů sice došlo ke zmenšení jejich lebky a tím i mozku (jeden z typických domestikačních znaků), ale to nutně nemusí znamenat i zmenšení kognitivních schopností (Cooper et al., 2003).

3.3.3 Současné poznatky o kognitivních mapách u savců

Prostorová orientace je velmi dobře prozkoumána u ptáků, hmyzu, některých mořských obratlovců a bezobratlých. Přesto se stále mnoho neví o základních mechanismech orientace jiných taxonomických skupin, zejména savců (Tsoar et al., 2011).

Tsoar et al. (2011) sledovali pomocí GPS přesuny kaloně egyptského (*Rousettus aegyptiacus*) z domovské jeskyně ke vzdáleným ovocným stromům. Kaloni se přemísťovali přímou trasou, rychle a s velkou přesností, každý ke svému oblíbenému stromu (bez ohledu na jeho vzdálenost od jeskyně), často po stejné dráze několik dní za sebou. Když byli kaloni odvezeni 44 km na jih, vrátili se přímou cestou buď do své domovské jeskyně, nebo na svůj strom. Kaloni přemístění 84 km na jih a vypuštění uvnitř hlubokého přírodního kráteru byli

zpočátku dezorientovaní, ale nakonec opouštěli kráter ve směru k domovu a úspěšně se vrátili. Zvířata, která byla vypuštěna od okraje kráteru, letěla k domovu přímou cestou. To naznačuje, že k navigaci byly použity především viditelné orientační body. Tyto výsledky přinesly důkaz o rozsahu kognitivních map, které umožňují orientaci v rámci vizuálně známé oblasti. Prokázala se také schopnost návratu domů z neznámé oblasti.

Peters et Mech (1975) uvádějí, že vlci (*Canis lupus*) používají kognitivní mapy pro orientaci v trojrozměrném prostoru. Vlci v přírodě často volí zkratky hustou vegetací, vracejí se na místo odpočinku nebo na místo doupat z mnoha různých směrů, přičemž nesledují svoje vlastní stopy. Členové smečky se od sebe vzdalují mnoho kilometrů a jsou pryč hodiny, a přesto se dokáží vrátit na výchozí místo. Vlci dokáží udržet přímý směr, i když musí obcházet nečekané překážky. Není pro ně problém ani návrat ke kořisti ulovené před několika dny.

Peters (1978) udává, že vlci potřebují kognitivní mapy, protože jejich kořist je často ostrůvkovitě rozmístěna na velkém prostoru a oni si potřebují pamatovat, kde ji hledat. Používání zkratk umožňuje jednotlivým vlkům se lépe obeznámit se svým územím. Ale například štěňata zkratky nikdy nepoužívají, pokud nenásledují své rodiče. Tuto schopnost získávají až na základě zkušeností.

3.4 Jezevčík

Jezevčík patří do IV. skupiny FCI (Fédération Cynologique Internationale), standard č. 148, země původu Německo (FCI, 2001). Je veden jako pracovní plemeno. Je využíván jak pro práci pod zemí, kde je od něj vyžadována samostatná práce, tak i pro práci na povrchu, kde je předpokladem vynikající nos, hlasitá práce na stopě a výborná orientace. Pro zařazení do chovu je, mimo jiných podmínek, povinná i zkouška z výkonu (lovecká zkouška). Standardní ráz a trpasličí/králičí ráz mají odlišné požadavky na druh a počet zkoušek (Spalová, 2014, pers. comm.).

V současnosti se jezevčík chová ve třech druzích osrstění a třech velikostních rázech. Jezevčík hladkosrstý, dlouhosrstý a drsnosrstý. Základní velikostní ráz je jezevčík standardní, zbylé dva rázy jsou trpasličí a králičí jezevčíci (Spalová, 2014, pers. comm.).

4 Materiál a metody

4.1 Materiál

4.1.1 Sledování jedinci

Pro sledování byli vybráni 4 jedinci z chovatelské stanice Valentinka plemene jezevčík drsnostřý trpasličí. Psi byli zvoleni s ohledem na zkušenost, loveckou praxi a pohlaví. Ze dvou zvolených psů byl jeden zkušený a jeden nezkušený, stejně tak u fen. Zkušenost znamená, že sledovaný jedinec byl cvičen na povrchové lovecké zkoušky, má je složené a zároveň absolvoval min. 1 sezónu lovecké praxe (naháňky). Nezkušený jedinec je takový, který zatím nebyl cvičen pro povrchové zkoušky ani používán v myslivecké praxi. Charakteristiky měřených jedinců jsou uvedeny v tabulce č. 1.

Tabulka 1: Seznam sledovaných jedinců: F – fena, P – pes, ZV – zkoušky vloh, LZ – lesní zkoušky, BZ – barvářské zkoušky, BZH – barvářské zkoušky honičů, HZ – honičské zkoušky

Jméno	Plemeno	Pohlaví	Věk (roky)	Povrchové zkoušky	Zkušenost
Albi	DRT	P	8	ZV, BZ, LZ, BZH, HZ	zkušený
Amálka	DRT	F	2	ZV	zkušený
Hurvínek	DRT	P	4	žádné	nezkušený
Kačka	DRT	F	1,5	žádné	nezkušený

4.1.2 Chovatelská stanice Valentinka

Chovatelská stanice (CHS) Valentinka byla založena v roce 1998. Zaměřuje se pouze na chov jezevčíků, a to jezevčíků drsnostřých trpasličích (DRT) a jezevčíků drsnostřých králíčních (DRK). V současné době má CHS 17 jedinců, z toho 5 psů (3 DRT, 2 DRK) a 12 fen (9 DRT, 3 DRK).

Všichni jedinci jsou chováni ve vnitřních prostorách rodinného domu, venkovní chov v koticích není v CHS praktikován. Psi mají v domě vlastní místnost, ve které jsou ustájeni ve vnitřních koticích po 2-4 jedincích. Část psů žije volně v obytné části domu. Do vnitřních kotečů jsou zavíráni pouze v době, kdy jsou majitelé mimo domov nebo na noc. Většinu času tráví ve společnosti rodiny. Mají volný přístup na pozemek o velikosti cca 1500 m², který je zatravněný a z poloviny osázený vyšší vegetací (stromy a keře). Všichni jedinci jsou

chování pohromadě (mimo dobu pobytu v kotcích) s možností přímého olfaktorického kontaktu.

Krmení je předkládáno 1x denně v odpoledních nebo večerních hodinách. Zkrmuje se převážně potrava připravovaná doma (vařené či syrové maso a přílohy). Výjimečně komerčně vyráběné produkty (granule). Krmná dávka je upravována dle věku a aktuální výživné kondice jedince.

Všichni chovní jedinci v CHS Valentinka mají složeny lovecké zkoušky a jsou využíváni v myslivecké praxi. Pravidelně se účastní honů a naháněk, kde se dostávají do situací, které musí řešit samostatně, bez asistence člověka. Často se jedná o situace, kdy jsou nuceni se spolehnout pouze na své vynikající orientační schopnosti.

4.1.3 Použité přístroje

Pro měření byly použity GPS obojky Garmin DC40 a přijímač Garmin Astro 320, výrobce Garmin International Ltd., USA. Přístroj kombinuje technologii GPS a VHF. Obojky mají dosah až 10 km v závislosti na terénu, jsou vodotěsné a nárazuvzdorné. Vestavěná paměť má kapacitu 10000 trasových bodů. Vestavěný Li-Ion akumulátor postačí na 17 – 48 hodin provozu. Obsahuje interní GPS anténu a externí VHF anténu, pracuje s přesností pozice ± 3 metry. Záznam o poloze psa se ukládá každých 5 sec. Provozní teplota se pohybuje v rozmezí -20°C až $+60^{\circ}\text{C}$. Rozměry jsou $3,5 \times 2,97 \times 8,4$ cm, hmotnost 227,5 g.

Obrázek 1: GPS navigace (přijímač) Astro 320 + obojek DC40 (zdroj: autorská fotografie)



4.2 Metody

4.2.1 Metodika sběru dat v terénu

Sběr dat probíhal v období od 20. 9. 2014 do 8. 3. 2015 v katastru obcí Svárov, Ptice a Podkozí a v blízkém okolí města Plzně. Se psy se chodilo individuálně v různou denní dobu převážně rovinným terénem s různorodým porostem (les, pole, louka). Na začátku trasy byl psům nasazen GPS obojek, který nosili po celou dobu sledování. Obojek zaznamenával trasu psa v intervalu 5 sec. Pes byl vypuštěn na volno a poslán vyhledávat zvěř. V momentě zahájení pronásledování zvěře nebo sledování stopy se pes nechal pracovat samostatně a bez dalších povelů se čekalo na jeho návrat. Po odběhnutí psa se vůdce ukryl, aby se pes nemohl vracet „na viděnou“. Úkryt i směr chůze byly voleny tak, aby pes nemohl při návratu vůdce navěštit. Vůdce psa u sebe nosil přijímač, který zaznamenával jeho vlastní trasu. Měření neprobíhala v době extrémních klimatických podmínek – silný déšť, vítr, husté sněžení.

Obrázek 2: Ukázka záznamu trasy v programu Garmin BaseCamp – modrou barvou je zaznamenána trasa psa, šedá barva značí trasu vůdce (zdroj: archiv autora)

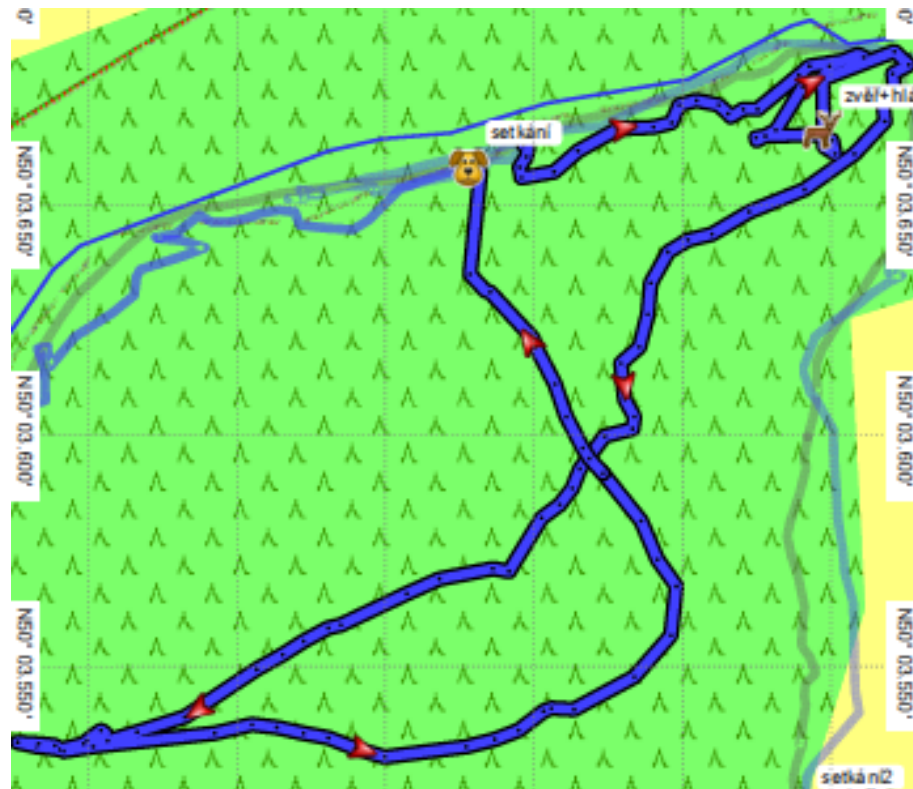


4.2.2 Metodika rozboru tras

Trasy byly zpracovány pomocí programu Garmin BaseCamp, verze 4.4.6. Každá trasa byla rozdělena na úseky, které představovaly jednotlivé útky psa. Pro účely této práce je „útek“ definován jako vzdálení se psa od vůdce, jeho samostatná práce v terénu a následný návrat k vůdci. Jako útek se počítalo buď vzdálené hledání, sledování zvěře nebo sledování stopy zvěře o minimální délce 200 m. Za počáteční bod útěku bylo stanoveno místo, ve kterém se pes od vůdce oddělil. Koncový bod charakterizuje místo, ve kterém pes

opětovně navázal kontakt s vůdcem (vizuální nebo olfaktorický), tzn., nemusel být v přímém kontaktu s vůdcem. Např. v situaci, kdy pes odběhl a vůdce se mu mezitím odešel schovat do úkrytu, se jako koncový bod zaznamenalo místo, kdy pes při návratu našel stopu vůdce, po které si ho poté dohledal. Pes tedy nemusel být přímo u vůdce. V době zahájení návratu ani v jeho průběhu nesměl pes vůdce vidět.

Obrázek 3: Ukázka zpracované části trasy v programu Garmin BaseCamp – útěku ze dne 24. 1. 2015 (zdroj: archiv autora)



4.2.3 Metodika statistické analýzy

Pro každého psa byla vyplněna tabulka v programu MS Excel 2010, do které se zaznamenaly tyto údaje:

- Pořadové číslo útěku, jméno psa, pohlaví, stáří psa
- Datum a místo útěku
- Zda šlo o útěk za zvěří, pokud ano, o jaký druh zvěře se jednalo
- Čas začátku a konce útěku (čas počátečního a koncového bodu)
- Čas, kdy se pes začal vracet – charakterizuje ho bod, ve kterém pes ukončil hledání nebo sledování zvěře či stopy a začal se vracet zpět k vůdci. Pokud

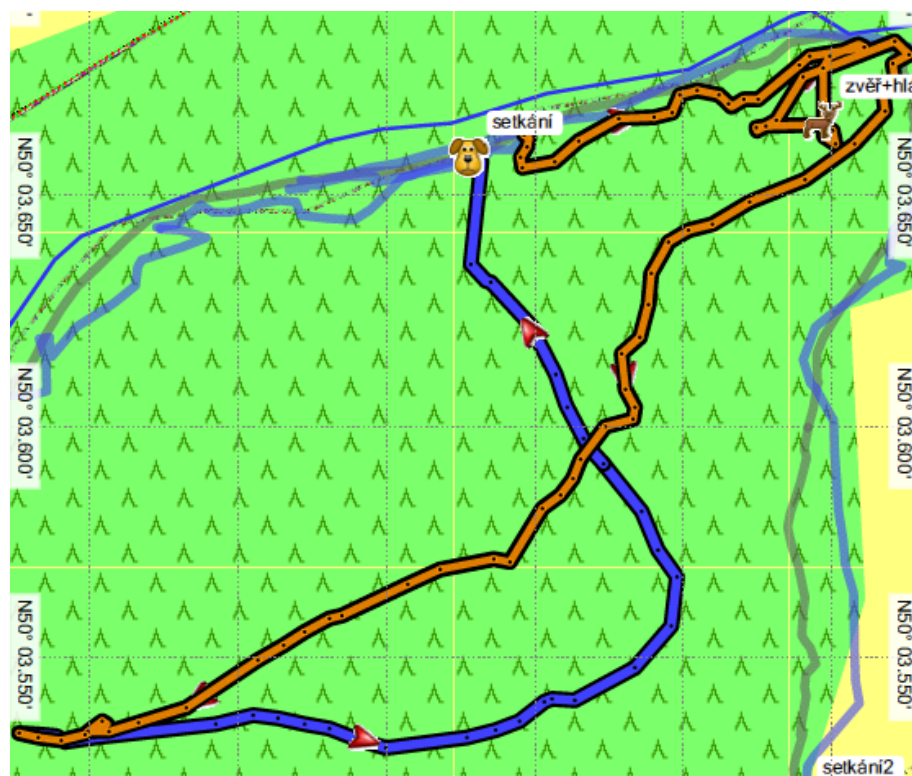
nebylo možné tento bod určit, útěk byl vyřazen a nebyl do zpracování zahrnut.

- Azimut počátečního bodu (směr útěku v době, kdy pes vyběhl od vůdce)
- Azimut bodu návratu (směr, kterým se pes vydal v době zahájení návratu)
- Který typ návratu pes zvolil:
 1. návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl (k počátečnímu bodu, pes jde přímo cestou) – viz obrázek 4
 2. návrat jinou trasou do místa, odkud vyběhl (k počátečnímu bodu), ale trasa nebyla přímá, ani po vlastní stopě (pes se vrátil z jiného směru, než ze kterého vyběhl) – viz obrázek 5
 3. návrat nejkratším směrem k cestě, pokud to byla lepší varianta, než se vracet k místu, odkud vyběhl (tzn., že pes pravděpodobně předpokládá trasu pohybu vůdce – kam došel z místa, kde se rozešli, a krátí si cestu k vůdci „nadbíháním“) – viz obrázek 6
 4. návrat po vlastní stopě (pes se od bodu návratu vrací celou cestu po vlastní stopě) – viz obrázek 7
- Azimuty jednotlivých typů návratů
- Azimut nejkratšího směru k místu, odkud vyběhl, v momentě začátku vracení (azimut z bodu návratu k počátečnímu bodu bez ohledu na zvolený typ návratu)
- rychlost a dobu vracení
- celková doba a délka útěku
- doba a délka sledování zvěře, stopy nebo hledání
- ztráta orientace psa (udává, zda pes vůdce našel, nebo zabloudil a musel být lokalizován pomocí GPS)

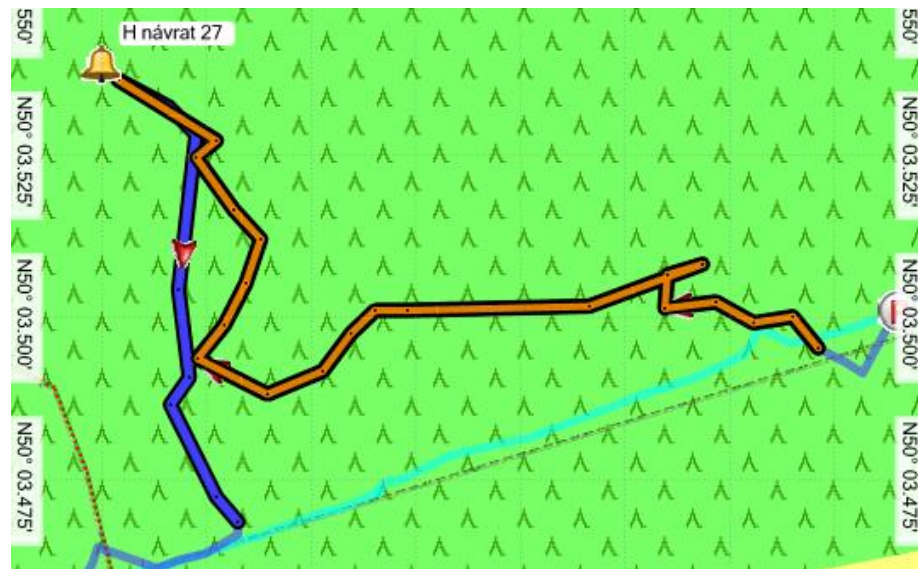
Obrázek 4: Útěk, který byl vyhodnocen jako „návrát nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl“. Žlutě označená část představuje úsek, kdy šel pes za zvěří, modře označena je část, kdy se pes vracel. Pes volil nejkratší možný směr zpět k ukrytému vůdci (zdroj: archiv autora)



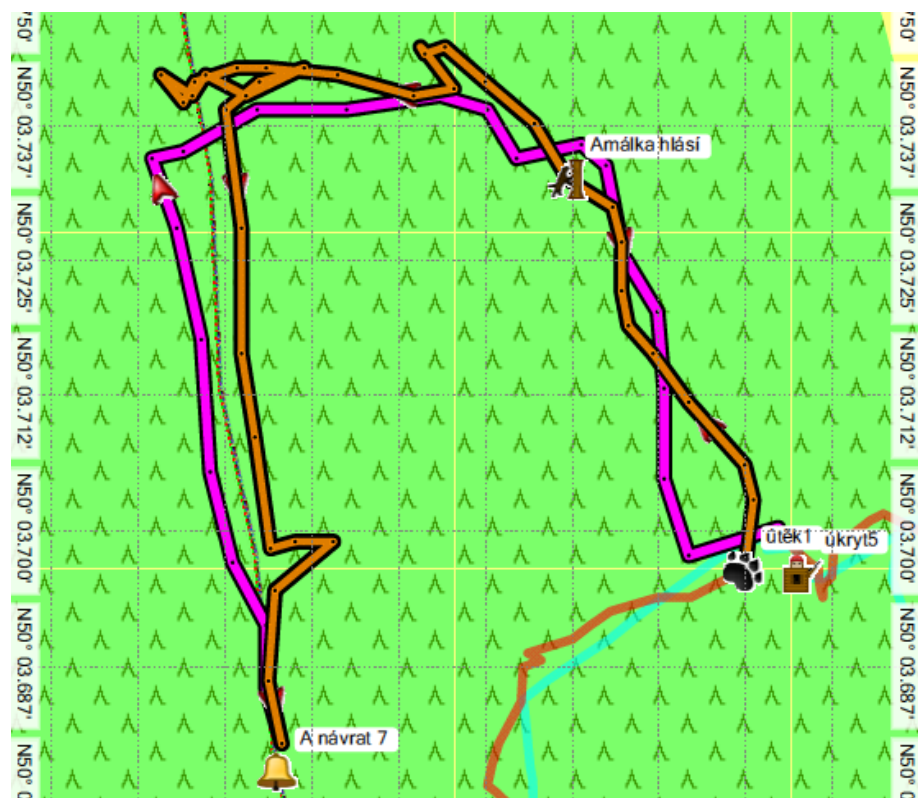
Obrázek 5: Útěk, který byl vyhodnocen jako „návrát jinou trasou do místa, odkud vyběhl“. Žlutě označená část představuje úsek, kdy šel pes za zvěří, modře označena je část, kdy se pes vracel. Pes se nevracel k vůdci ani nejkratším směrem, ani po vlastní stopě (zdroj: archiv autora)



Obrázek 6: Útěk, který byl vyhodnocen jako „návrat nejkratším směrem k cestě, pokud to byla lepší varianta, než se vracet k místu, odkud vyběhl“. Žlutě označená část představuje úsek, kdy šel pes za zvěří, modře označena je část, kdy se pes vracel. Pes využil nejkratšího směru k cestě (k místu), kde by se vůdce mohl nacházet. Pes pravděpodobně předpokládá trasu pohybu vůdce a kráčí si cestu (zdroj: archiv autora)

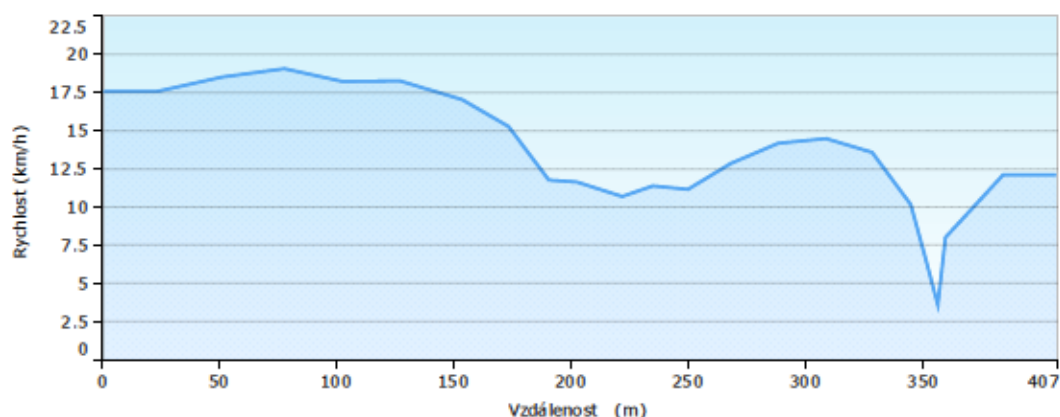


Obrázek 7: Útěk, který byl vyhodnocen jako „návrat po vlastní stopě“. Žlutě označená část představuje úsek, kdy šel pes za zvěří, fialově označena je část, kdy se pes vracel. Pes se navrácí po své vlastní stopě k místu, z kterého vyběhl (zdroj: archiv autora)



Obrázek 8: Ukázka výstupů z programu Garmin BaseCamp k útěku psa Amálky ze dne 02. 10. 2014: Graf udává rychlostní profil pohybu psa, statistiky a tabulka poskytují informace o detailech trasy. (zdroj: archiv autora)

Graf



Statistiky

Shrnutí

Body: 23 Vzdálenost: 407 m Plocha: 348 m²

Čas

Uplynulý čas: 0:01:50 Čas pohybu: 0:01:50 Doba zastávek: 0:00:00

Rychlost

Průměr: 13 km/h Průměr pohybu: 13 km/h Minimální: 2.4 km/h Maximální: 20 km/h

Nadmořská výška

Minimální: 478 m Maximální: 491 m Výstup: 20 m Sestup: 11 m Stupeň: 2.6 %

Tempo

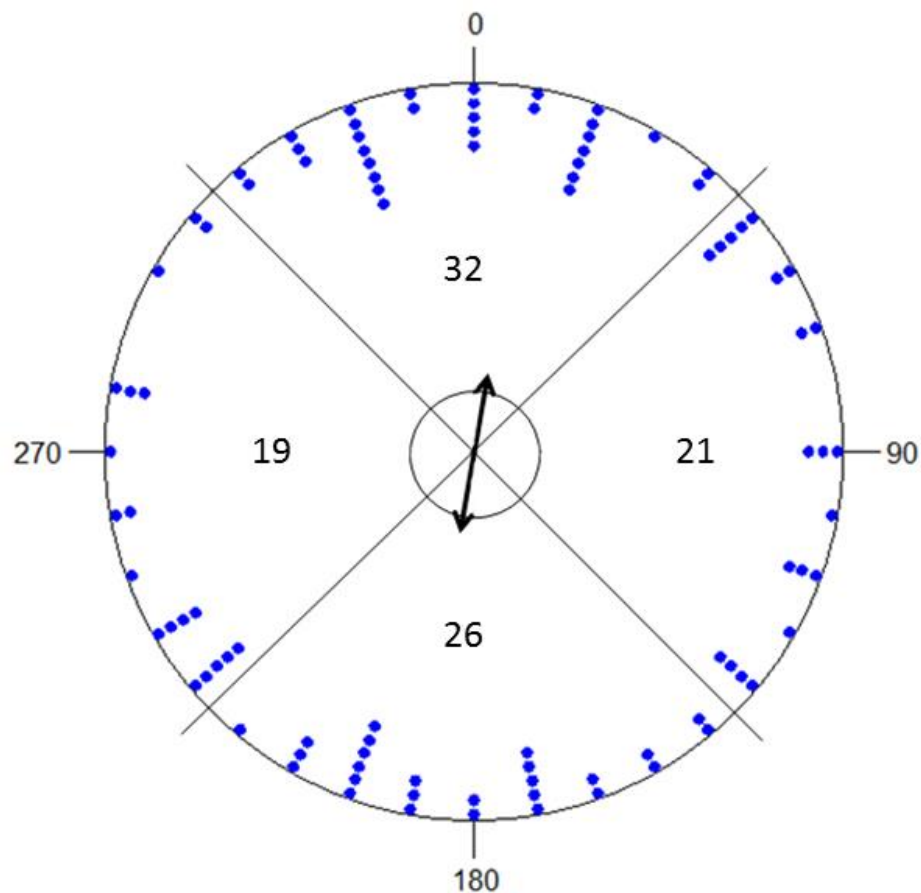
Průměr: 124 ot./min. Minimální: 124 ot./min. Maximální: 124 ot./min.

Index	Nadmořská výška	Délka etapy	Čas úseku	Rychlost úseku	Azimut úseku	Čas	Pozice	Tempo
1	481 m	23 m	0:00:05	16 km/h	55.3° mag	2 10.2014 19:16:53	N50° 02.985' E14° 08.846'	124
2	483 m	28 m	0:00:05	20 km/h	53.6° mag	2 10.2014 19:16:58	N50° 02.992' E14° 08.862'	124
3	483 m	26 m	0:00:05	19 km/h	57.5° mag	2 10.2014 19:17:03	N50° 03.000' E14° 08.881'	124
4	485 m	25 m	0:00:05	18 km/h	58.5° mag	2 10.2014 19:17:08	N50° 03.007' E14° 08.901'	124
5	484 m	25 m	0:00:05	18 km/h	58.1° mag	2 10.2014 19:17:13	N50° 03.013' E14° 08.919'	124
6	483 m	27 m	0:00:05	19 km/h	60.5° mag	2 10.2014 19:17:18	N50° 03.020' E14° 08.937'	124
7	483 m	20 m	0:00:05	14 km/h	62.3° mag	2 10.2014 19:17:23	N50° 03.026' E14° 08.957'	124
8	483 m	17 m	0:00:05	12 km/h	66.8° mag	2 10.2014 19:17:28	N50° 03.031' E14° 08.972'	124
9	480 m	12 m	0:00:05	9 km/h	319.9° mag	2 10.2014 19:17:33	N50° 03.034' E14° 08.986'	124
10	478 m	19 m	0:00:05	14 km/h	260.1° mag	2 10.2014 19:17:38	N50° 03.039' E14° 08.980'	124
11	479 m	13 m	0:00:05	9 km/h	182.2° mag	2 10.2014 19:17:43	N50° 03.038' E14° 08.964'	124
12	480 m	15 m	0:00:05	11 km/h	221.1° mag	2 10.2014 19:17:48	N50° 03.031' E14° 08.963'	124

Připravená data byla následně vyhodnocena statistickým programem Oriana 4, pracujícím na principu kruhových diagramů. Výsledky jsou zobrazeny jako body rozmístěné po kružnici. Každý bod znázorňuje směr jednoho psa v jednom pokusu. Šipka znázorňuje směr a délku výsledného vektoru. Vnitřní kruh odpovídá 5% hladině významnosti (p) Rayleighova testu. Osový kříž dělí kruh na čtyři segmenty, čísla v segmentech udávají počet zaznamenaných případů v jednotlivých segmentech.

Z důvodu přehlednosti dat byly testovány jen kardinální směry: sever = $320^\circ - 40^\circ$, východ = $50^\circ - 130^\circ$, jih = $140^\circ - 220^\circ$, západ = $230^\circ - 310^\circ$. Bylo použito angulární i axiální vyhodnocení dat, protože data vykazovala jak unimodální (na jeden směr), tak i bimodálního rozložení (na dva protilehlé směry). Data všech psů a všech pokusů mohla být sloučena (poolována), protože se jednalo o stejné plemeno, psi pocházeli ze stejné chovatelské stanice, měli stejného výcvikáře, srovnatelné podmínky a statisticky byla potvrzena nezávislost mezi individuální zkušeností psů a způsobem návratu (viz kapitola 5.2.2).

Obrázek 9: Ukázka kruhového diagramu



Pro vyhodnocení závislosti dvou kategoriálních proměnných (kvalitativních znaků) byla použita kontingenční tabulka. Záhloví řádků je tvořené obměnami jedné proměnné, záhlaví sloupců je tvořené obměnami druhé proměnné. Kontingenční tabulka dále obsahuje celkové součty jednotlivých sloupců, řádků a celkový počet všech zkoumaných případů. Typ kontingenční tabulky je dán počtem řádků (r) a počtem sloupců (s) tzn., že mluvíme o $r \times s$ kontingenční tabulce. Základním testem pro zjištění vzájemné závislosti mezi dvěma nepárovými kategoriálními proměnnými je χ^2 (chí – kvadrát) test o nezávislosti. Nulová hypotéza (H_0) předpokládá, že oba znaky jsou na sobě nezávislé. Pokud se nulová hypotéza zamítne, přijímá se alternativní hypotéza (H_A), která zní, že pozorované znaky jsou na sobě závislé (Borůvková et al., 2013).

Pro potřeby této diplomové práce byla použita 2×2 kontingenční tabulka, nazývaná asociační (čtyřpolní) tabulka. Rozsah souboru n byl větší než 40, proto nebyl nutný výpočet očekávaných četností. Hladina významnosti α byla stanovena $\alpha = 0,05$.

Formulace hypotéz:

H_0 : Mezi sledovanými znaky neexistuje statisticky významná závislost.

H_A : Mezi sledovanými znaky existuje statisticky významná závislost.

Tabulka 2: Základní tvar asociační (čtyřpolní) tabulky

znak A	znak B		Celkem
	B0	B1	
A0	a	b	a + b
A1	c	d	c + d
Celkem	a + c	b + d	N

Testové kritérium:

$$\chi^2 = \frac{n \times (ad - bc)^2}{\langle a + b \rangle \times \langle a + c \rangle \times \langle b + d \rangle \times \langle c + d \rangle}$$

Kritická hodnota (získaná z tabulek):

$$\chi^2_{\alpha; (r-1) \times (s-1)} = 3,84$$

Rozhodnutí:

Jestliže je testové kritérium $>$ kritická hodnota, nulová hypotéza se zamítá a zjišťovaná závislost je statisticky významná.

5 Výsledky

5.1 Výsledky jednotlivých psů

5.1.1 Albi

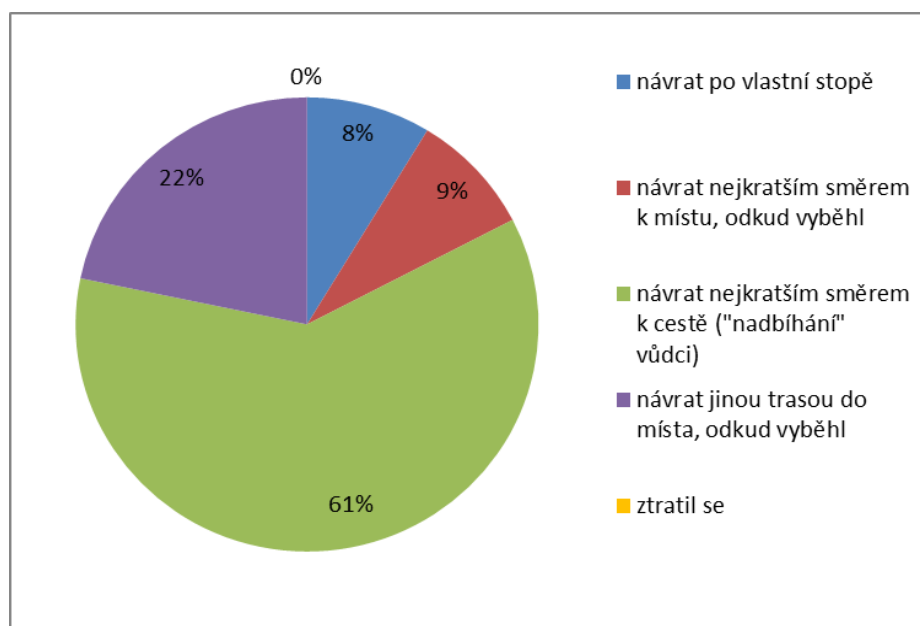
Pro psa Albiho bylo zpracováno 23 tras útěků. Nejkratší útěk měřil 226 metrů, nejdelší 2600 metrů. Průměrná rychlost vracení byla 7,97 km/h (min. 5,40 km/h, max. 10,70 km/h).

Tabulka 3: Základní statistika – pes Albi

Proměnná	Popisné statistiky – pes Albi			
	N platných	Průměr	Minimum	Maximum
Celková délka útěku (m)	23	911,30	226,00	2600,00
Celkový čas útěku (h)	23	0:06:57	0:02:15	0:19:10
Délka útěku, kdy šel za zvěří nebo po stopě (m)	23	634,48	106,00	2493,00
Doba útěku, kdy šel za zvěří nebo po stopě (h)	23	0:04:57	0:00:50	0:18:15
Délka návratu (m)	23	276,83	33,00	1300,00
Doba návratu (h)	23	0:02:00	0:00:15	0:08:45
Rychlost vracení (km/h)	23	7,97	5,40	10,70

Albi využil všech typů návratů. Nejčastěji (61 %) se vracel nejkratším směrem k cestě (vůdci „nadbíhal“), ve 22 % využil návratu jinou trasou, než odkud vyběhl. 9 % připadá na návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl a návrat po vlastní stopě volil v 8 %. K vůdci se vždy vrátil, neztratil se ani jednou.

Graf 1: Rozdělení podle typu návratu – pes Albi



5.1.2 Amálka

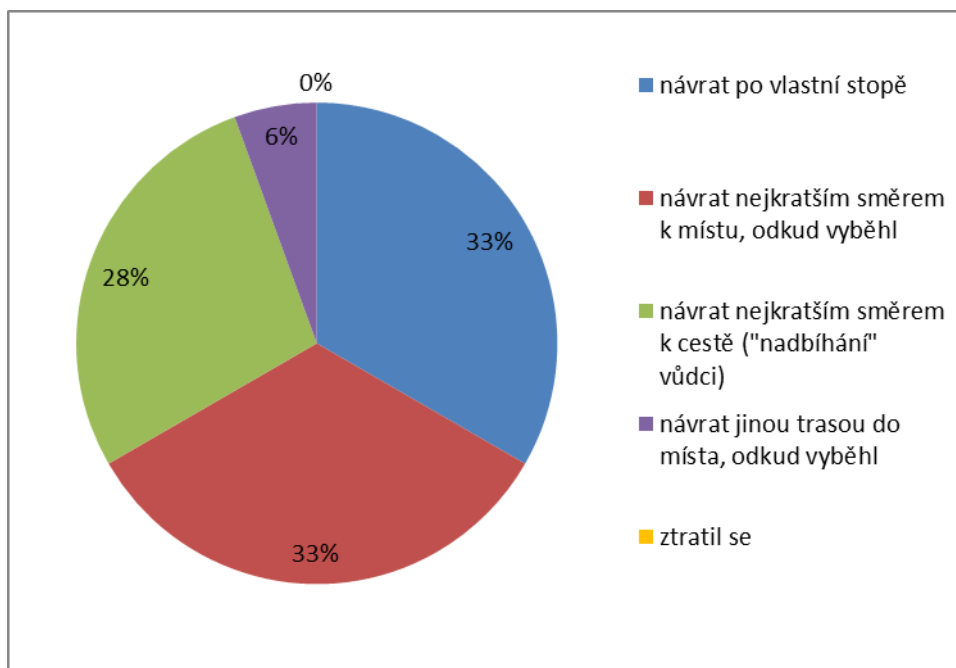
Pro fenu Amálku bylo zpracováno 18 tras útěků. Nejkratší útek měřil 151 metrů, nejdelší 1168 metrů. Průměrná rychlost vracení byla 7,22 km/h (minimum 4,00 km/h, maximum 11,30 km/h).

Tabulka 4: Základní statistika – fena Amálka

Proměnná	Popisné statistiky – fena Amálka			
	N platných	Průměr	Minimum	Maximum
Celková délka útěku (m)	18	484,94	151,00	1168,00
Celkový čas útěku (h)	18	0:04:20	0:01:20	0:13:10
Délka útěku, kdy šel za zvěří nebo po stopě (m)	18	285,16	96,00	832,00
Doba útěku, kdy šel za zvěří nebo po stopě (h)	18	0:02:41	0:00:50	0:07:15
Délka návratu (m)	18	199,78	41,00	619,00
Doba návratu (h)	18	0:01:39	0:00:20	0:05:55
Rychlost vracení (km/h)	18	7,22	4,00	11,30

Amálka využila také všech typů návratů. Se shodnou četností 33 % se vracela po vlastní stopě a nejkratším směrem k místu, odkud vyběhla (přímý směr). Ve 28 % využila návratu nejkratším směrem k cestě (vůdci „nadbíhala“), 6 % připadá na návrat jinou trasou. K vůdci se vždy dokázala vrátit.

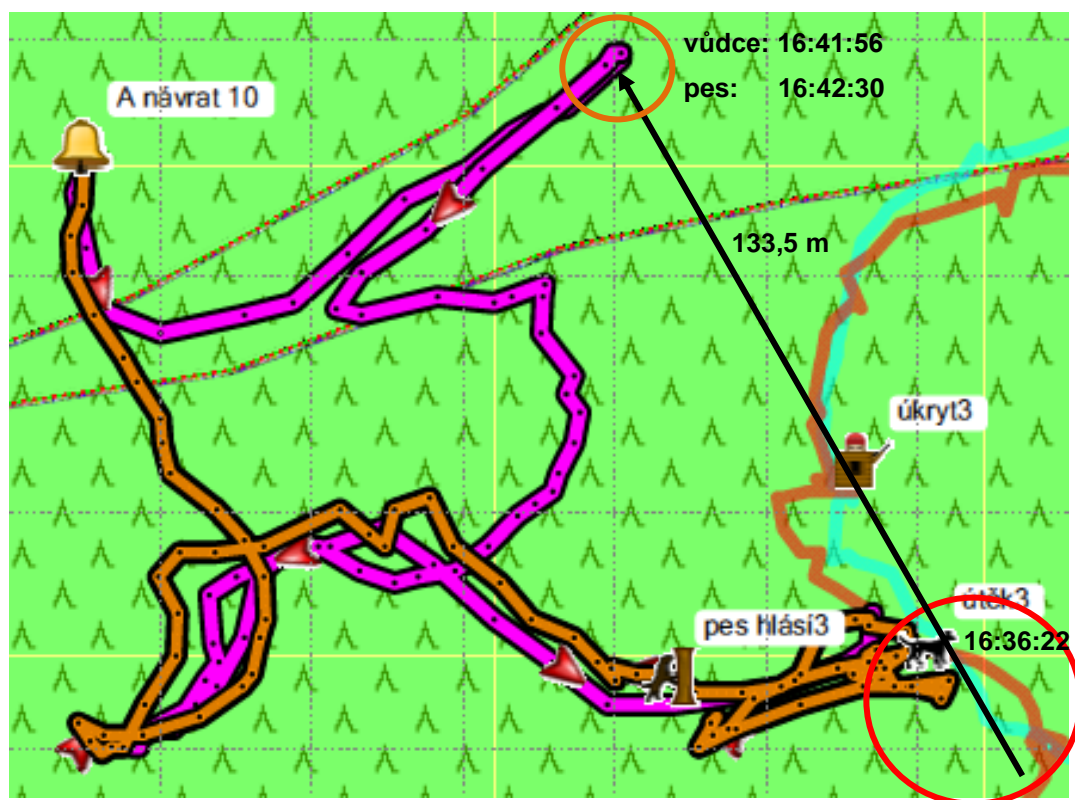
Graf 2: Rozdělení podle typu návratu – fena Amálka



Atypický návrat (fialová trasa) předvedla Amálka dne 25. 1. 2015. Při návratu po vlastní stopě se nečekaně odchýlila od trasy návratu, aby se posléze na vlastní stopu vrátila. Pokud se vezme v úvahu rychlost a směr pohybu vůdce (tyrkysová stopa) těsně před útekem Amálky (červeně zakroužkováno), kdy pes šel souběžně s vůdcem, proloží se směrem pohybu vůdce přímkou a spočítá se, kam by danou rychlostí došel, vyjde následující:

- pes se od vůdce oddělil v 16:36:22 hodin, vůdce šel v té době průměrnou rychlostí 1,5 km/h, směr azimutu 328 ° (černá čára)
- pokud by šel stále stejnou rychlostí a stejným směrem, ušel by vzdálenost 133,5 m (do oranžově zakroužkovaného místa) za 5:34 minut, tj. na místo by dorazil v čase 16:41:56
- pes do stejného místa dorazil v 16:42:30 hodin, těsně po hypotetickém příchodu vůdce

Obrázek 10: Atypická trasa feny Amálky ze zde 25. 1. 2015



5.1.3 Hurvíněk

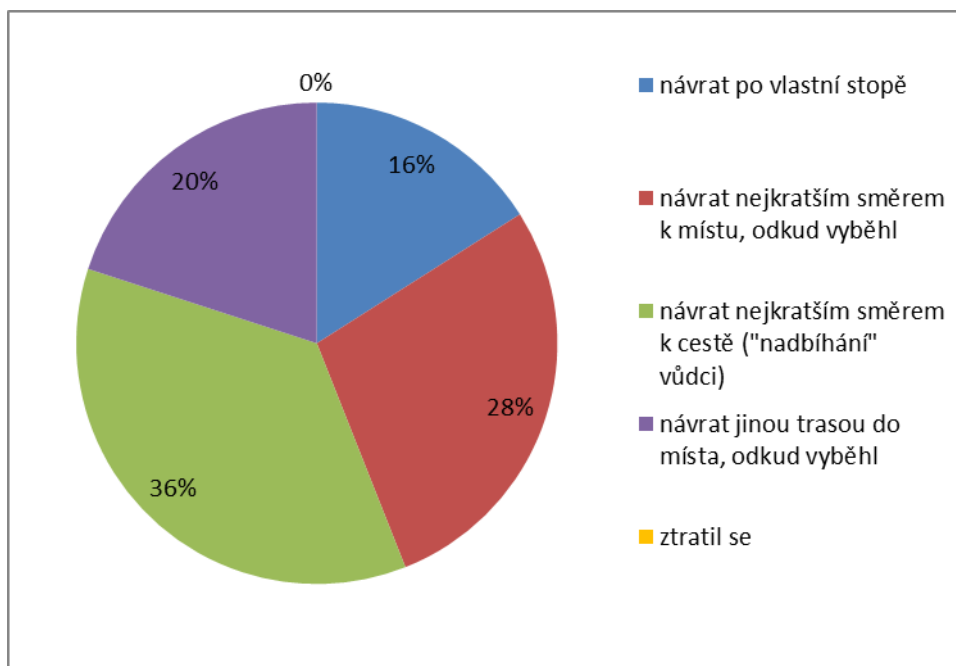
Pro psa Hurvínka bylo zpracováno 25 tras útěků. Nejkratší útek měřil 233 metrů, nejdelší 3200 metrů. Průměrná rychlost vracení byla 8,07 km/h (minimum 4,60 km/h, maximum 12,40 km/h).

Tabulka 5: Základní statistika – pes Hurvíněk

Proměnná	Popisné statistiky – pes Hurvíněk			
	N platných	Průměr	Minimum	Maximum
Celková délka útěku (m)	25	769,20	233,00	3200,00
Celkový čas útěku (h)	25	0:06:41	0:02:40	0:30:40
Délka útěku, kdy šel za zvířím nebo po stopě (m)	25	465,88	104,00	1700,00
Doba útěku, kdy šel za zvířím nebo po stopě (h)	25	0:04:08	0:01:10	0:14:20
Délka návratu (m)	25	303,32	21,00	1500,00
Doba návratu (h)	25	0:02:33	0:00:10	0:16:20
Rychlost vracení (km/h)	25	8,07	4,60	12,40

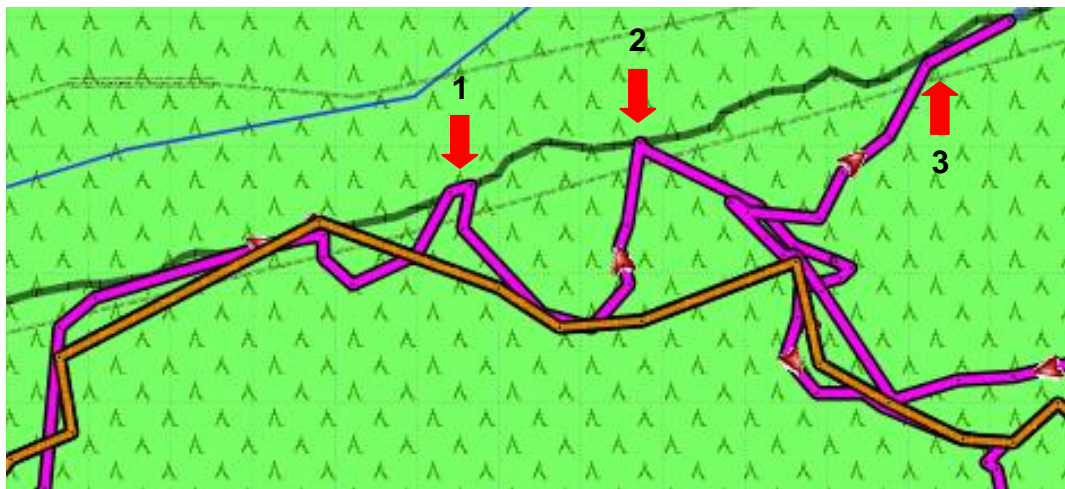
Také pes Hurvíněk využil všech typů návratů. Nejčastěji (36 %) se vracel nejkratším směrem k cestě (vůdci „nadbíhal“), ve 28 % použil návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl. Ve 20 % se vracel jinou trasou do místa, odkud vyběhl a návrat po vlastní stopě volil v 16 %. K vůdci se vždy vrátil, neztratil se ani jednou.

Graf 3: Rozdělení podle typu návratu – pes Hurvíněk



Za povšimnutí stojí návrat (fialová trasa) psa Hurvínka ze dne 24. 1. 2015, kdy se pes v určitých intervalech vracel na cestu (tmavě zelená trasa), aby se hned otočil a vrátil se do lesa. Po této cestě se v několika předchozích případech vracel se svým vůdcem z lesa domů. V místě č. 1 byl pes v čase 14:12:40 hodin, vůdce v 14:17:22 hodin. Do místa č. 2 se pes vrátil v 14:14:00 hodin, vůdce místem procházel po psůvi v 14:18:19. Místem č. 3 prošel vůdce v 14:19:41, pes se na cestu vrátil v čase 14:21:10 a vůdce následně dohledal po jeho stopě.

Obrázek 11: Trasa psa Hurvínka ze dne 24. 1. 2015



5.1.4 Kačka

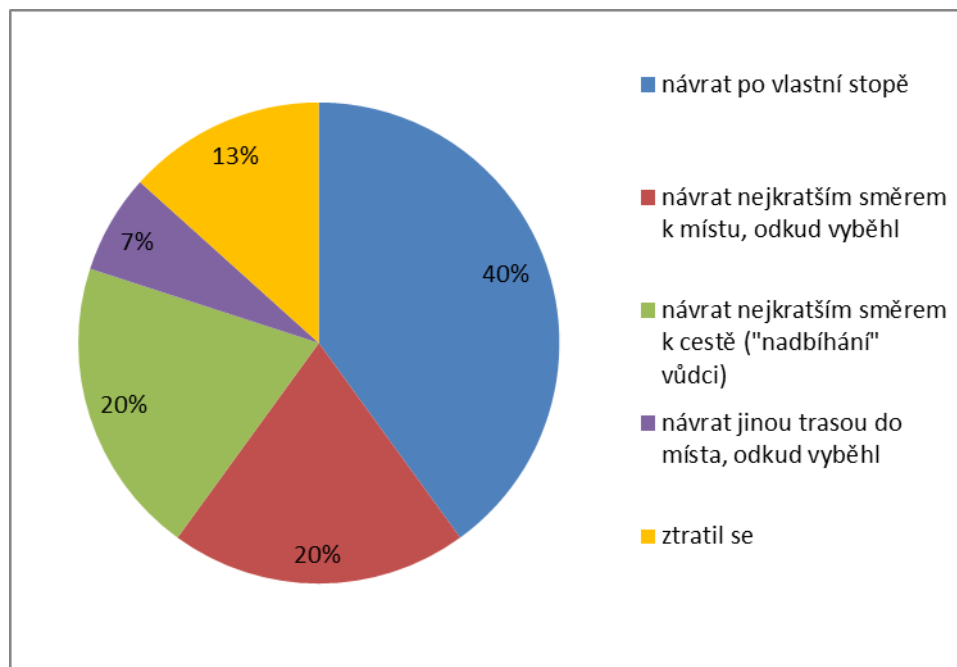
Pro fenu Kačku bylo zpracováno 15 tras útěků. Ve 2 případech se ztratila a nedokázala se sama vrátit k vůdci. Nejkratší útěk měřil 326 metrů, nejdelší 2733 metrů. Průměrná rychlost vracení byla 8,16 km/h (minimum 5,40 km/h, maximum 12,30 km/h).

Tabulka 6: : Základní statistika – fena Kačka

Proměnná	Popisné statistiky – fena Kačka			
	N platných	Průměr	Minimum	Maximum
Celková délka útěku (m)	13	1023,000	326,0000	2733,000
Celkový čas útěku (h)	13	0:08:33	0:02:40	0:22:05
Délka útěku, kdy šel za zvířím nebo po stopě (m)	13	693,000	178,0000	2300,000
Doba útěku, kdy šel za zvířím nebo po stopě (h)	13	0:06:02	0:01:40	0:19:05
Délka návratu (m)	13	330,000	60,0000	704,000
Doba návratu (h)	13	0:02:31	0:00:30	0:05:20
Rychlost vracení (km/h)	13	8,162	5,4000	12,300

Kačka se ve 13 % k vůdci nevrátila. Nejčastěji se vracela po vlastní stopě (40 %), se shodnou četností 20 % se vracela nejkratším směrem k místu, odkud vyběhla (přímý směr) a nejbližším směrem k cestě (vůdci „nadbíhala“). Na návrat jinou trasou připadá 7 %.

Graf 4: Rozdělení podle typu návratu – fena Kačka



5.2 Vyhodnocení způsobu návratů

Vyhodnocením všech tras útěků bylo zjištěno, že psi používají pro návrat zpět k vůdci 4 různé způsoby:

1. návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl (pes se vrací nejkratším možným směrem do stejného místa, ve kterém od vůdce odběhl) – viz obrázek 4
2. návrat jinou trasou do místa, odkud vyběhl (pes se opět vrací do místa, kde se od vůdce oddělil, ale trasa není přímá ani po vlastní stopě. Pes se vrátil z jiného směru, než kterým odběhl) – viz obrázek 5
3. návrat nejkratším směrem k cestě, pokud to byla lepší varianta, než se vracet k místu, odkud vyběhl (pes pravděpodobně předpokládal pohyb vůdce, kam došel z místa, kde se rozešli, a krátí si cestu k vůdci „nadbíháním“) – viz obrázek 6
4. návrat po vlastní stopě (pes se celou zpáteční cestu vrací po vlastní stopě) – viz obrázek 7

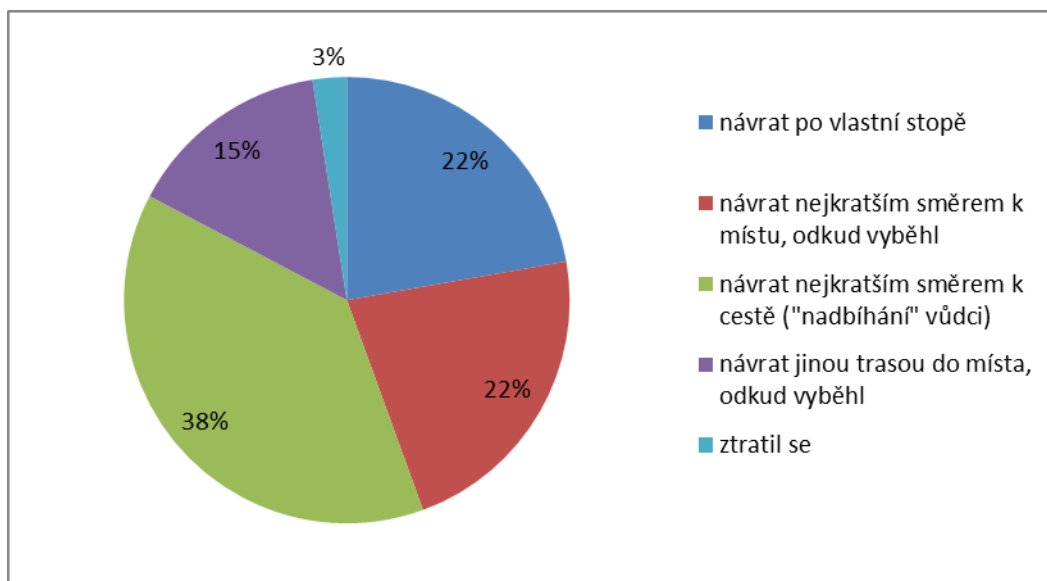
5.2.1 Souhrn všech sledovaných psů

Z grafu č. 6 lze vyčíst, že nejčastější typ návratu byl návrat nejkratším směrem k cestě (nadbíhání vůdci použitím zkratky). Psi ho volili v 38 % případů. Další dva typy návratů, návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl a návrat po vlastní stopě, měli stejnou četnost 22 %. Návrat jinou trasou do místa, odkud vyběhl, byl zaznamenán v 15 % případů. Ve 3 % případů se pes ztratil.

Tabulka 7: Rozdělení návratů podle typu a jednotlivých psů

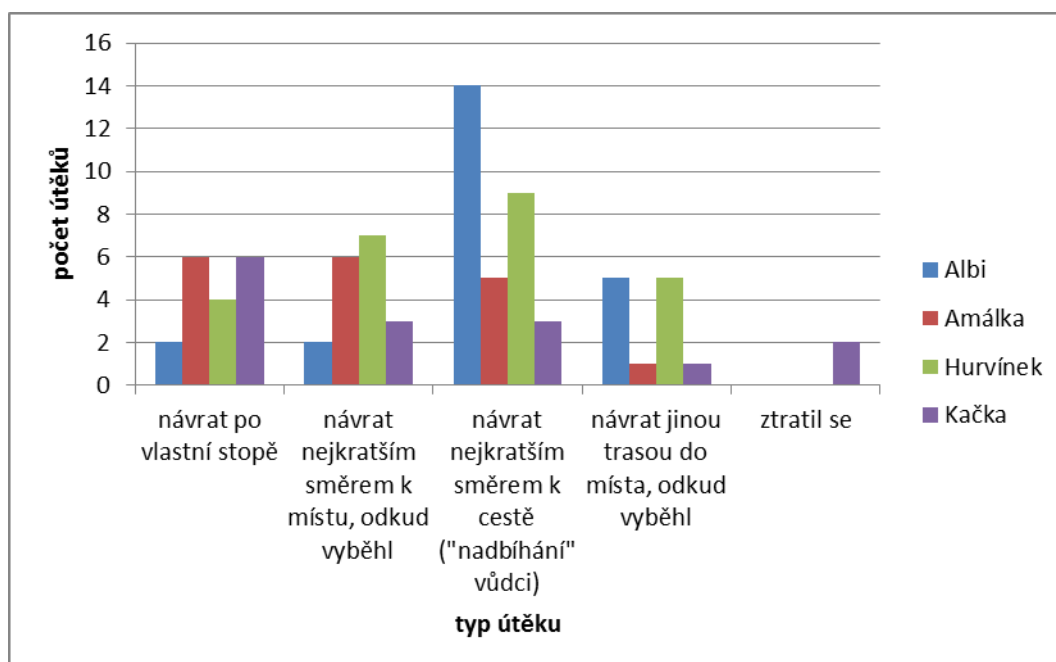
jméno psa	počet útěku	návrat po vlastní stopě	návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl	návrat nejkratším směrem k cestě ("nadbíhání" vůdci)	návrat jinou trasou do místa, odkud vyběhl	ztratil se
Albi	23	2	2	14	5	0
Amálka	18	6	6	5	1	0
Hurvínek	25	4	7	9	5	0
Kačka	15	6	3	3	1	2
Celkem:	81	18	18	31	12	2

Graf 5: Grafické znázornění četnosti využití jednotlivých typů návratů za všechny sledované psy



Mezi jednotlivými psy lze vyzorovat rozdíly v chování, jak ukazuje graf č. 7. Pes Albi a Hurvínek se nejčastěji vraceli nejkratším směrem k cestě (nadbíhali vůdci), fena Amálka volila buď návrat po vlastní stopě, nebo návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhla a fena Kačka se nejčastěji vracela po vlastní stopě. Svou roli zde může hrát, mimo jiných faktorů i zkušenost jednotlivých psů. Toto zjištění bylo podrobněji analyzováno v následující kapitole 5.2.2.

Graf 6: Grafické znázornění četnosti využití jednotlivých typů návratů jednotlivými psy



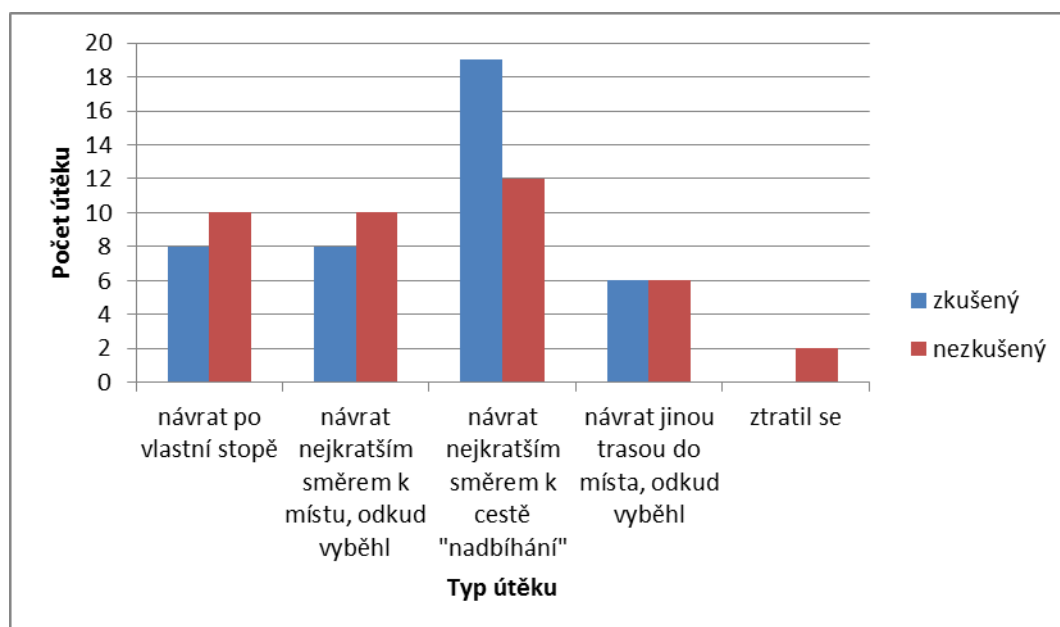
5.2.2 Vyhodnocení podle zkušenosti psů

Z grafu č. 9 vyplývá, že zkušení psi téměř v polovině případů (46,34 %) využili návratu směrem k cestě čili „nadbíhání“ vůdci za použití zkratky. Naproti tomu u nezkušených psů (graf č. 10) byl tento typ návratu zaznamenán pouze ve 30 %. U nezkušených psů byl dále využit ve 25 % návrat po vlastní stopě a návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl. U zkušených psů to bylo pro oba dva druhy návratu 19,51 %. Návrat jinou trasou do místa, odkud vyběhl, byl oběma skupinami využit nejméně. U zkušených v 14,63 % případů, u nezkušených v 15 %. U nezkušených došlo v 5 % případů ke ztracení.

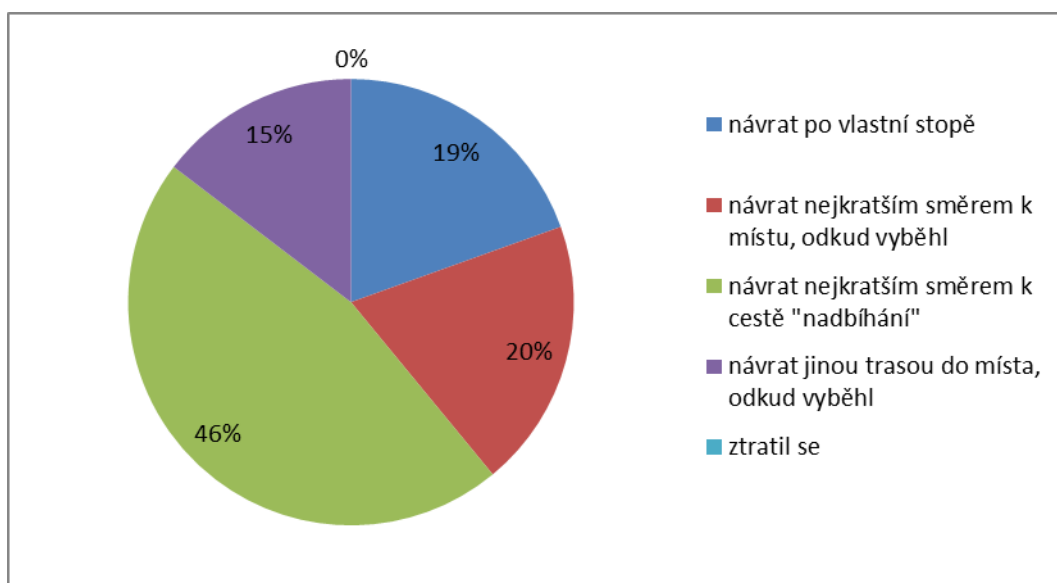
Tabulka 8: Rozdělení návratů dle zkušenosti psů

jméno psa	Zkušenost	počet útěku	návrat po vlastní stopě	%	návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhl	%	návrat nejkratším směrem k cestě (použití zkratky)	%	návrat jinou trasou do místa, odkud vyběhl	%	ztratil se	%
Albi	Zkušený	23	2	8,70	2	8,70	14	60,87	5	21,74	0	0,00
Amálka	Zkušený	18	6	33,33	6	33,33	5	27,78	1	5,56	0	0,00
Celkem	Zkušený	41	8	19,51	8	19,51	19	46,34	6	14,63	0	0,00
Hurvínek	Nezkušený	25	4	16,00	7	28,00	9	36,00	5	20,00	0	0,00
Kačka	Nezkušený	15	6	40,00	3	20,00	3	20,00	1	6,67	2	13,33
Celkem	Nezkušený	40	10	25,00	10	25,00	12	30,00	6	15,00	2	5,00

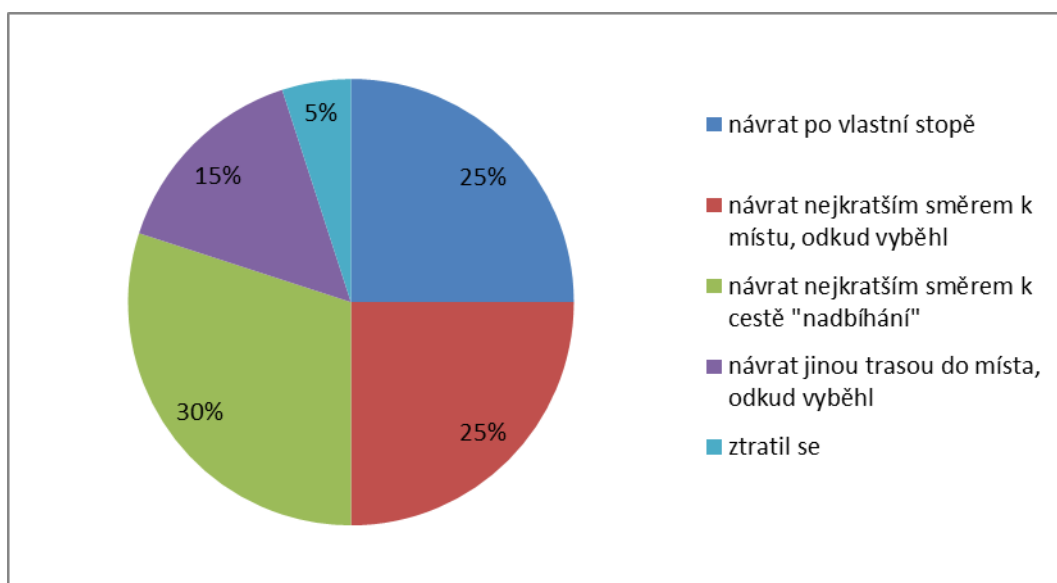
Graf 7: Porovnání způsobu vracení v závislosti na zkušenostech psů



Graf 8: Grafické znázornění četnosti využití jednotlivých typů návratů zkušenými psy



Graf 9: Grafické znázornění četnosti využití jednotlivých typů návratů nezkušenými psy



V dalším kroku byla pomocí χ^2 testu testována hypotéza, že mezi návratem nejkratším směrem k cestě (nejčastěji využívaný typ návratu zkušených psů) a zkušeností psa neexistuje statisticky významná závislost (H_0). Z výsledku $\chi^2 = 2,29$ a jeho porovnáním s kritickou hodnotou ($\chi^2 < 3,84$) vyplývá, že nulovou hypotézu o nezávislosti znaků nezamítáme. Tzn., že mezi návratem nejkratším směrem k cestě a zkušeností psa neexistuje statisticky významná závislost.

5.3 Vyhodnocení vlivu zemského magnetického pole na návrat psů k pánovi

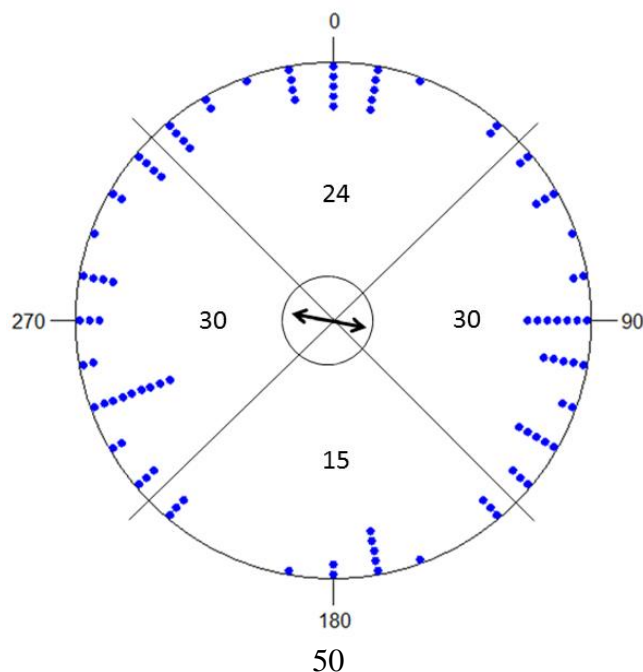
5.3.1 Vyhodnocení směru útěku za zvěří

Pro vyhodnocení azimutu začátku směru útěku za zvěří (vanishing direction) bylo zpracováno 99 záznamů. Směry, kterými psi od vůdce odbíhali, byly rozloženy náhodně. Výsledný vektor $102^\circ / 282^\circ$ není statisticky signifikantní.

Tabulka 9: Statistická analýza axiálního rozložení směru (azimutu) útěku za zvěří

Variable	Vanishing direction
Data type	Axial
Number of observations	99
Mean vector (μ)	$102^\circ / 282^\circ$
Length of mean vector (r)	0.153
Circular standard deviation	55°
95% Confidence interval (-/+ for μ)	$76-128^\circ$
99% Confidence interval (-/+ for μ)	$68-136^\circ$
Rayleigh test (Z)	2.317
Rayleigh test (p)	0.099

Graf 10: Axiální rozložení směru (azimutu) útěku. Každý bod znázorňuje směr jednoho psa v jednom pokusu. Vnitřní kruh odpovídá 5% hladině významnosti (p) Rayleighova testu. Čísla v segmentech udávají počet zaznamenaných případů v jednotlivých segmentech. Dvojitá šipka znázorňuje směr a délku výsledného axiálního vektoru.



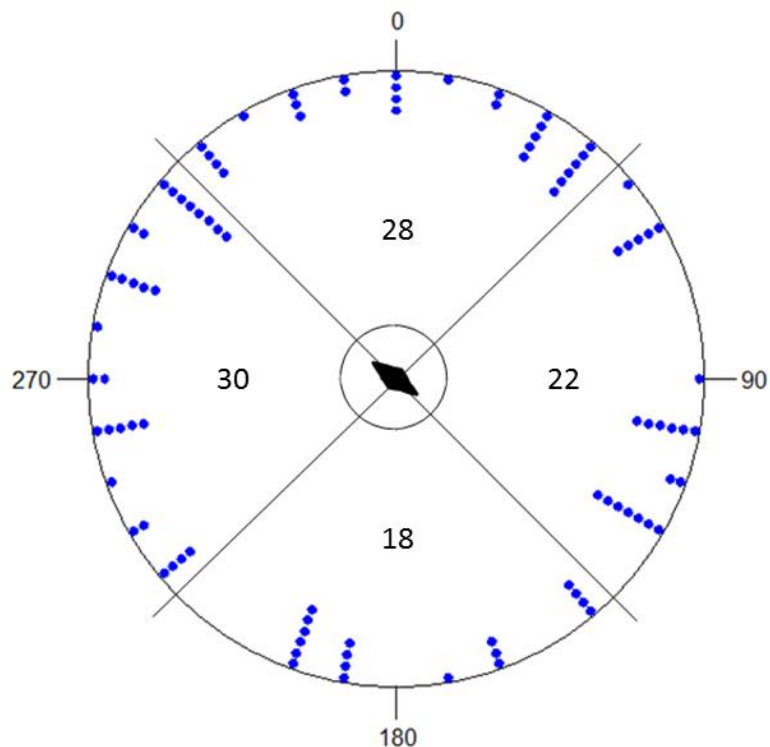
5.3.2 Vyhodnocení přímého směru k místu začátku útěku

Pro vyhodnocení azimutu nejkratšího směru k místu začátku útěku v momentě zahájení vracení (actual direction home) bylo zpracováno 98 záznamů. Výsledný vektor $121^\circ / 301^\circ$ nevyšel statisticky signifikantně, směry byly rozloženy náhodně.

Tabulka 10: : Statistická analýza axiálního rozložení nejkratšího směru (azimutu) k místu začátku útěku

Variable	Actual direction home
Data type	Axial
Number of observations	98
Mean vector (μ)	$121^\circ / 301^\circ$
Length of mean vector (r)	0.066
Circular standard deviation	67°
95% Confidence interval (-/+ for μ)	$61-182^\circ$
99% Confidence interval (-/+ for μ)	$42-201^\circ$
Rayleigh test (Z)	0.43
Rayleigh test (p)	0.65

Graf 11: Axiální rozložení směru (azimutu) nejkratšího směru k místu začátku útěku. Každý bod znázorňuje směr jednoho psa v jednom pokusu. Vnitřní kruh odpovídá 5% hladině významnosti (p) Rayleighova testu. Čísla v segmentech udávají počet zaznamenaných případů v jednotlivých segmentech. Dvojitá šipka znázorňuje směr a délku výsledného axiálního vektoru



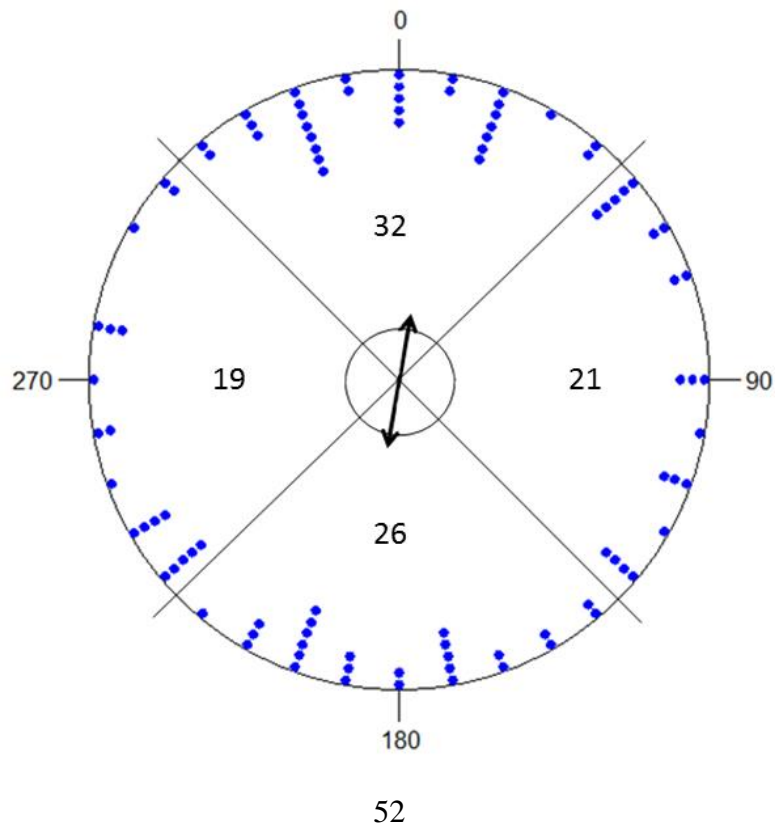
5.3.3 Vyhodnocení směru začátku návratu

Vyhodnocením 98 záznamů pro azimut zahájení vracení vyplynula severojižní směrová preference. Psi se v prvním úseku vracení statisticky významně vracejí v ose sever – jih s výsledným vektorem $8^\circ / 188^\circ$.

Tabulka 11: Statistická analýza axiálního rozložení směru (azimutu) zahájení vracení

Variable	Homing direction
Data type	Axial
Number of observations	98
Mean vector (μ)	$8^\circ / 188^\circ$
Length of mean vector (r)	0.219
Circular standard deviation	50°
95% Confidence interval (-/+ for μ)	$350\text{-}26^\circ$
99% Confidence interval (-/+ for μ)	$344\text{-}32^\circ$
Rayleigh test (Z)	4.711
Rayleigh test (p)	0.009

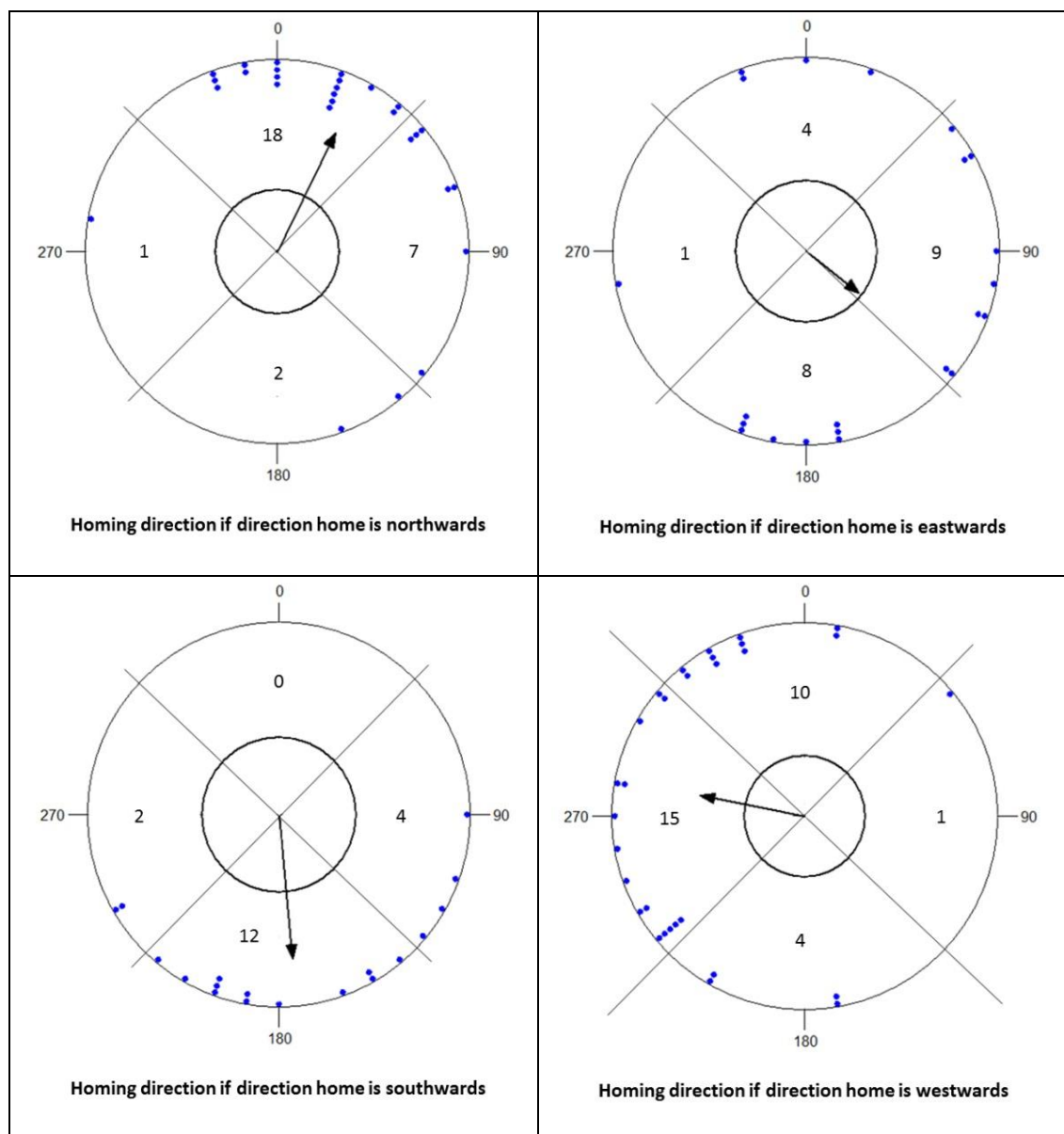
Graf 12: Axiální rozložení směru (azimutu) zahájení vracení. Každý bod znázorňuje směr jednoho psa v jednom pokusu. Vnitřní kruh odpovídá 5% hladině významnosti (p) Rayleighova testu. Čísla v segmentech udávají počet zaznamenaných případů v jednotlivých segmentech. Dvojitá šipka znázorňuje směr a délku výsledného axiálního vektoru



5.3.4 Vyhodnocení směrové preference začátku návratu

Analýza byla zaměřena na hodnocení směrové preference začátku návratu v závislosti na poloze počátečního místa útěku. V případě, že skutečný směr k místu začátku útěku (homing direction) ležel na sever nebo na jih (případně i na západ), psi se vraceli příslušným směrem signifikantně častěji, než když skutečný směr ležel na východ.

Graf 13: Angulární rozložení směru zahájení návratu k počátečnímu místu útěku (homing direction) v případech, kdy skutečný ideální směr nejkratší cesty byl na sever od místa, kde se pes začal vracet (northwards), na východ (eastwards), na jih (southwards) nebo na západ (westwards). Každý bod znázorňuje směr jednoho psa v jednom pokusu. Vnitřní kruh odpovídá 5% hladině významnosti (p) Rayleighova testu. Čísla v segmentech udávají počet zaznamenaných případů v jednotlivých segmentech. Šipka znázorňuje směr a délku výsledného angulárního vektoru



Tabulka 12: Statistická analýza angulárního rozložení směru zahájení návratu k počátečnímu místu útěku (homing direction) v případech, kdy skutečný ideální směr nejkratší trasy byl na sever od místa, kde se pes začal vracet (northwards), na východ (eastwards), na jih (southwards) nebo na západ (westwards)

Homing direction if actual home is	northwards	eastwards	southwards	westwards
Data type	Angles	Angles	Angles	Angles
Number of observations	28	22	18	30
Mean vector (μ)	26°	128°	174°	281°
Length of mean vector (r)	0.686	0.34	0.745	0.551
Circular standard deviation	50°	84°	44°	62°
95% Confidence interval (-/+ for μ)	7-44°	80-176°	154-194°	257-305°
99% Confidence interval (-/+ for μ)	2-50°	65-191°	148-201°	250-313°
Rayleigh Test (Z)	13.167	2.544	9.987	9.109
Rayleigh Test (p)	4.15×10^{-7}	0.077	8.23×10^{-6}	5.75×10^{-5}

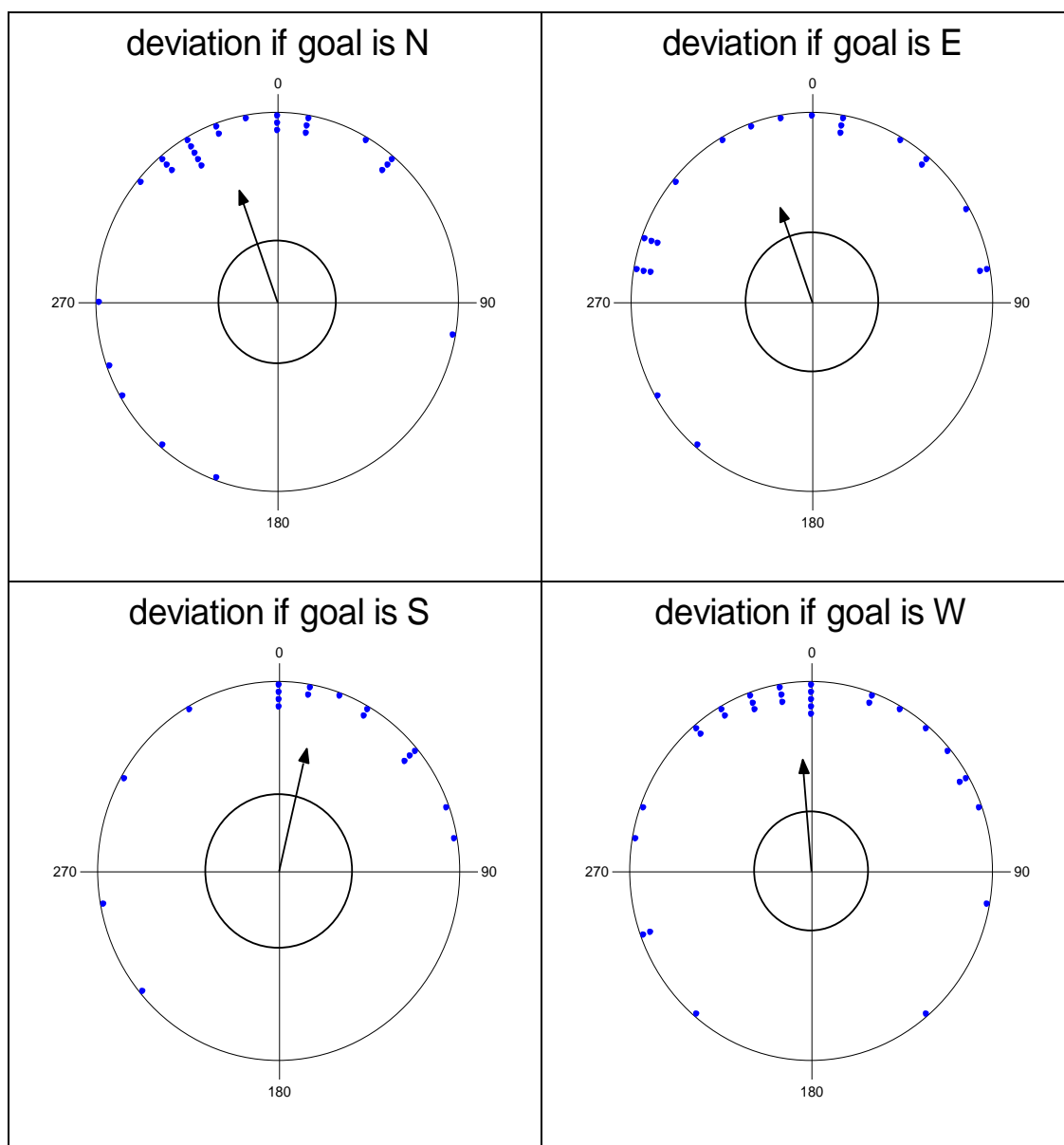
5.3.5 Vyhodnocení odchylky mezi skutečným a přímým směrem návratu

Analýza se zabývala úhlovou odchylkou mezi přímým směrem k počátečnímu místu útěku (cíli) a směrem, kterým se pes skutečně začal vracet. Hodnocení bylo rozděleno podle segmentů, ve kterých leželo počáteční místo útěku na severní (northwards), východní (eastwards), jižní (southwards) a západní (westwards). Z výsledků vyplývá, že úhlový rozdíl („chyba“ orientace) je 20 ° nalevo v případě, že cíl leží severně nebo východně, 5 ° nalevo nachází-li se cíl západně a 13° napravo, je-li cíl jižně.

Tabulka 13: Statistická analýza angulárního rozložení úhlové odchylky mezi směrem zahájení návratu k počátečnímu místu útěku (homing direction) a přímým ideálním směrem (actual direction home), v případech, kdy přímý ideální směr nejkratší trasy byl na sever od místa, kde se pes začal vracet (northwards), na východ (eastwards), na jih (southwards) nebo na západ (westwards)

Deviation of homing direction from actual direction home if home is	northwards	eastwards	southwards	westwards
Data type	Angles	Angles	Angles	Angles
Number of observations	28	22	18	30
Mean vector (μ)	340°	340°	13°	355°
Length of mean vector (r)	0.627	0.527	0.665	0.59
Circular standard deviation	55°	64°	52°	59°
95% Confidence interval (-/+ for μ)	319-1°	310-10°	349-38°	333-17°
99% Confidence Interval (-/+ for μ)	313-8°	301-19°	342-45°	326-24°
Rayleigh Test (Z)	11.008	6.114	7.955	10.46
Rayleigh Test (p)	5.31×10^{-6}	0.002	1.42×10^{-4}	1.14×10^{-5}

Graf 14: Angulární rozložení úhlové odchylky mezi směrem zahájení návratu k počátečnímu místu útěku (homing direction) a přímým ideálním směrem (actual direction home), v případech, kdy přímý ideální směr nejkratší trasy byl na sever od místa, kde se pes začal vracet (northwards), na východ (eastwards), na jih (southwards) nebo na západ (westwards) Každý bod znázorňuje směr jednoho psa v jednom pokusu. Vnitřní kruh odpovídá 5% hladině významnosti (p) Rayleighova testu. Šipka znázorňuje směr a délku výsledného angulárního vektoru



6 Diskuze

V roce 2014 získala Nobelovu cenu za fyziologii a lékařství trojice vědců, kteří identifikovali v mozku savců buňky umožňující orientaci v prostoru. Až do 70. let minulého století, kdy O'Keefe (1971) poprvé popsal první část buněčného mechanismu zajišťujícího orientaci v prostoru, se o způsobu, jak nervové buňky přijímají a zpracovávají smyslové informace, nic nevědělo. O více než tři desítky let později objevili manželé May–Britt a Edvard Moserovi další klíčovou část neurálního základu prostorové orientace. Nově objevené buňky jsou odpovědné za „vnitřní GPS“ v mozku (Hafting et al., 2005). Objev navigačního systému v mozku představuje další posun v porozumění principům, jak soubor specializovaných mozkových buněk zajišťuje vyšší kognitivní funkce živých organismů, jako jsou paměť, myšlení a prostorová orientace (Solstad et al., 2008).

Schopnost uvědomit si vlastní pozici v prostoru a správně se orientovat má rozhodující význam pro přežití mnoha živočišných druhů (Barry et Burgess, 2014). Tyto schopnosti jsou podmíněny neurálními algoritmy v hipokampu a v přilehlých mozkových strukturách (Hafting et al., 2005). Tolman (1948) poukázal na skutečnost, že někteří živočichové (včetně člověka) mají schopnost vytvářet si ucelený soubor informací o prostorovém rozvržení svého okolí, tzv. kognitivní mapy. Tyto mapy neurálně kódují geometrické vztahy mezi místy. Častým pohybem ve stejném prostoru se přesnost map zvyšuje (Spencer, 2012).

Převážná většina poznatků o tvorbě a využití kognitivních map u savců pochází z laboratorních pokusů na hlodavcích. Jacobs et Menzel (2014) uvádějí, že laboratorní prostředí je z hlediska tvorby kognitivních map poněkud problematické, protože neposkytuje zvířatům dostatečné množství orientačních bodů a přirozených podnětů. Laboratorní potkani používají spíše běžné navigační mechanismy, tvorba složitějších kognitivních map vyžaduje nejen specifický vývoj během ontogeneze, ale i možnost řešit přirozené prostorové úlohy pomocí celé škály smyslového vnímání. Kohoutek (2002) dodává, že vnímání neboli percepce je základním procesem orientace. Smyslové orgány zprostředkovávají příslušným mozkovým centřům informace o vnitřních i vnějších podnětech. Tyto signály mohou mít různý charakter, vjemy mohou být sluchové, čichové, zrakové, hmatové a chuťové (Stuchlík, 2003).

V posledních letech probíhá ve vědeckých kruzích diskuze o existenci dalšího smyslu, smyslu pro vnímání magnetického pole Země, tzv. magnetorecepce. Zemské magnetické pole může poskytovat směrové a poziční informace. Bylo prokázáno, že celá škála živočišných druhů má schopnost tyto informace využívat pro orientaci v prostoru (Kirschvink, 2000).

I když byla orientace založená na magnetorecepci potvrzena u mnoha živočišných druhů, např. u ptáků (Wiltschko et Wiltschko, 2005), ryb (Chew et Brown, 1989; Shcherbakov et al., 2005; Takebe et al., 2012), obojživelníků (Phillips et al., 2002; Schlegel, 2007), mořských želv (Light et al., 1993; Lohmann et Lohmann, 2006), hlodavců (Burda et al., 1990), netopýrů (Holland et al., 2008), hmyzu (Vácha et al., 2010; Buehlmann et al., 2012), stále nebyl lokalizován příslušný receptor ani neurální základy magnetorecepce. Pátrání po receptorech komplikuje i skutečnost, že živočichové pravděpodobně používají magnetický smysl jen jako doplněk či jednu z částí celého komplexu smyslového vnímání (Johnsen et Lohmann, 2008).

Begall et al. (2013) přinesli důkazy, že magnetorecepce nemusí být využita pouze pro prostorovou orientaci, ale může mít vliv i na ostatní behaviorální projevy zvířat. Popisují tzv. poziční chování neboli magnetic alignment, což představuje nasměrování osy těla ve směru magnetických siločar v případě, že nepůsobí žádné jiné důležitější faktory. Poziční chování bylo popsáno např. u skotu, jelení a srnčí zvěře (Begall et al., 2008), u kaprů (Hart et al., 2012) nebo u psů (Hart et al., 2013b). Schopnost magnetorecepce byla prokázána i u lišek, kde zvyšuje úspěšnost lovu drobné kořisti (Červený et al., 2011) a u vodních ptáků, u kterých magnetické pole slouží jako indikátor směru při přistávání na vodní hladině (Hart et al., 2013a).

Vhodně nastavené behaviorální pokusy v přirozeném prostředí zvířat by mohly přispět k hlubšímu pochopení mechanismů prostorové orientace a s tím spojeného procesu kognitivního mapování i v pátrání po tajemství magnetorecepce.

Cílem této diplomové práce bylo získat nové poznatky o způsobu orientace psů v terénu, vyhodnotit způsob vytváření kognitivních map a jejich možné propojení s magnetorecepcí. Potřebná data byla získávána pomocí GPS obojků, protože jak uvádí Wikelski et al. (2007), rozvoj nových technologií (radiotelemetrie nebo GPS) nabízí široké možnosti pro studium orientace zvířat v jejich přirozeném prostředí. Význam sledování zvířat v jejich přirozeném habitatu vyzdvihuje i Jacobs et Menzel (2014), kteří uvádějí, že kognitivní mapa je příkladem typu navigace, při které je cíl definován pouze vzdálenými smyslovými vjemy. Z těchto důvodů probíhala experimentální část této práce v prostředí, které je loveckým psům, kterými jezevčáci bezesporu jsou, velmi blízké – v lesních a polních honitbách. Jednou z překážek studia orientace zvířat je skutečnost, že jednotlivé druhy používají způsoby orientace uzpůsobené své životní strategii (Jacobs et Menzel, 2014). Jezevčáci jsou využíváni jak pro práci na povrchu, tak i pro práci pod zemí (norování),

kdy je po nich vyžadována samostatnost a nezávislost v rozhodování. Experiment byl nastaven tak, aby psi mohli v průběhu měření pracovat samostatně bez ovlivňování ze strany vůdce. Během pohybu terénem nebyli usměrňováni povely, ani jinak omezováni.

Vyhodnocení bylo zaměřeno hlavně na způsob návratu psa zpět k vůdci, protože pohyb za zvířím směrem od vůdce je náhodný (viz kapitola 5.3.1), kdežto v okamžiku, kdy se pes rozhodne pro návrat zpět k vůdci, musí lokalizovat svoji vlastní polohu v prostoru a správně určit směr, kterým se má vydat. Nutnost určení vlastní polohy zmiňují ve své práci Barry et Burgess (2014), kteří uvádějí, že určení vlastní pozice vzhledem k celkovému prostoru je nezbytným předpokladem pro úspěšnou navigaci k jakémukoliv cíli, který není přímo detekovatelný. Je nutné vzít v úvahu i velikost jezevčíka, pro kterého je každý větší trs trávy v podstatě neprůhlednou clonou. Proto se pravděpodobně nemůže spoléhat na zrak a orientační body v okolí v tak velké míře jako velcí savci a je nucen využívat i alternativní navigační strategie.

Vyhodnocením všech tras bylo zjištěno, že jezevčíci využívali pro návrat zpět k vůdci 4 různé způsoby. Ve 22 % se vraceli po vlastní stopě, ve shodném počtu případů využili návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhli. Návrat jinou trasou do místa, ze kterého vyběhli, použili v 15 % případů. Ve 3 % se pes ztratil a nedokázal se sám vrátit k vůdci. Nepotvrdilo se tak subjektivní tvrzení myslivecké veřejnosti o tom, že pes se vrací hlavně po vlastní stopě. Psi naopak nejvíce využili posledního typu návratu (38 %), kterým je návrat nejkratším směrem k cestě, což lze pochopit i tak, že pes vůdci nadbíhá za použití zkratek. Tento způsob orientace psovitých šelem je ve shodě s tvrzením Peterse et Mecha (1975), kteří uvádějí, že vlci v přírodě často volí zkratky při návratu na místo odpočinku. Peters (1978) k tomu dodává, že používání zkratek umožňuje vlkům lepší poznání svého území. Na možnost, že pes je schopný předpovídat chování svého pána, upozorňují Cooper et al. (2003) kteří poukazují na skutečnost, že předci dnešních psů pocházejí z vlků, u kterých se jako u sociálních zvířat musely vyvinout kognitivní schopnosti zajišťující schopnost předvídat chování ostatních členů smečky. Není důvod se domnívat, že by psi těmito schopnostmi nedisponovali, protože součástí psí smečky jsou, mimo ostatních psů, i lidé.

Mezi psy samozřejmě mohou existovat individuální rozdíly ve způsobu orientace, jak ukazují graf č. 7. Například u psa Albiho převažovalo při návratu nadbíhání vůdci (návrat nejkratším směrem k cestě), zatímco Kačka se častěji vracela po vlastní stopě. Svou roli v tomto chování může hrát i zkušenost jednotlivých psů. Albi je starší pes se zkušenostmi

z lovecké praxe, zatímco Kačka je na tomto poli nováčkem. Tento poznatek zmiňuje ve své práci i Peters (1978), který popisuje skutečnost, že vlčí štěňata zkratky nepoužívají, pokud je nevedou jejich rodiče. Poznatek, že by zkušenost mohla mít vliv na způsob návratu, byl otestován v kapitole 5.2.2. Z grafu č. 8 vyplynulo, že největší rozdíl mezi zkušenými a nezkušenými psy je u návratu nejkratším směrem k cestě. Byla formulována hypotéza, že mezi návratem nejkratším směrem k cestě a zkušeností psa neexistuje statisticky významná závislost. Tato hypotéza byla potvrzena, proto byla data pro další analýzy sloučena (poolována) a považována za jeden ucelený soubor. Zjištění, že nebyla potvrzena závislost mezi zkušeností psů a typem návratu je sice v rozporu s poznatky Peterse (1978), ale je nutno podotknout, že pro další statistické vyhodnocení a porovnání individuality by bylo potřeba získat větší množství dat. V případě další podobné studie by jistě stála za zvážení i možnost, zařadit do sledování velmi mladé jedince či přímo odrostlejší štěňata.

Další část práce se zabývala vyhodnocením vlivu zemského magnetického pole na prostorovou orientaci psů. Z výsledků vyplynulo, že směry, kterými psi od vůdce odbíhali za zvěří, byly rozloženy náhodně (graf č. 1). Náhodně byly rozloženy i směry, které charakterizovaly přímý směr mezi místem v momentě začátku vracení a místem, odkud psi původně vybíhali (graf č. 2). Toto rovnoměrné zastoupení všech směrů naznačuje, že azimut, kterým pes vyběhne za zvěří, určuje v tu chvíli pronásledovaná zvěř, stejně tak jako místo, kam zvěř psa nakonec zavede. Obleser et al. (2015) uvádí, že únikové trajektorie zvířat nejsou vždy v přímém směru od hrozby. Pes tudíž nemá možnost směr úniku ovlivnit, ale ani dopředu předpovídat místo, na kterém se při ukončení pronásledování vyskytne.

V této souvislosti se jako zajímavé jeví výsledky, které lze vyčíst z grafu č. 3 a tabulky č. 5. Z vyhodnocení azimutu začátku návratu (tj. směru, kterým se pes vydal v okamžiku, kdy se začal vracet zpět k vůdci) vyplynulo, že azimut zahájení vracení není zcela náhodný a psi statisticky signifikantně preferují první úsek návratu v severojižní ose. Výsledný axiální vektor má hodnotu $8^\circ / 188^\circ$. Hypoteticky to připomíná situaci, kdy si člověk rovná mapu směrem na sever, aby byl schopen se lépe zorientovat v neznámém prostoru a ujasnil si, kterým směrem se vydat. U psů bylo prokázáno, že mají schopnost vnímat i malé změny deklinace magnetického pole Země (Hart et al., 2013b). Není proto vyloučeno, že magnetorecepce může být v určitých situacích využita psy buď jako doplněk navigační strategie, nebo přímo jako jeden z možných typů orientace.

Další analýza byla zaměřena na vyhodnocení směrové preference začátku návratu v závislosti na poloze počátečního místa útěku. Graf č. 4 a tabulka č. 6 ilustrují a dokumentují skutečnost, že v případě, kdy skutečný směr k místu začátku útěku leží na sever nebo na jih (případně i na západ), vracejí se psi tímto směrem signifikantně častěji, než leží-li skutečný směr na východ. Skutečný směr návratu směrem na východ byl zaznamenán ve 22 případech, ale pouze v 9 z nich (41 %) se psi skutečně začali vracet východním směrem. V ostatních případech vyrazili jiným směrem, než kterým leželo cílové místo. Naproti tomu v situaci, kdy byl skutečný směr návratu směrem na sever (28 případů), se psi v 18 případech (64 %) začali skutečně na sever vracet. Mohlo by to naznačovat, že orientace směrem na východ dělá psům větší problémy, než orientace ostatními směry, což je ve shodě s dříve dosaženými výsledky (Hart et al., 2013b). Podobná zjištění byla potvrzena také v práci Oblesera et al. (2015) u srnčí zvěře i v dřívějších pracích o pozicím chování skotu (Begall et al., 2008; 2011). Nabízí se otázka, jestli je pro zvířata východní směr opravdu navigačním „oříškem“.

Jako poslední byla hodnocena úhlová odchylka mezi přímým směrem k počátečnímu místu útěku a směrem, kterým se pes skutečně začal vracet. Z výsledků (graf č. 5 a tabulka č. 7) vyplývá, že nejnižší signifikance je opět při směru na východ, což podporuje výsledky předchozí analýzy.

Při detailním pohledu na celou problematiku orientace jezevčků v terénu můžeme usuzovat na skutečnost, že na jednotlivé behaviorální projevy spojené s orientací nelze hledět izolovaně, ale je nutno je vnímat jako propojený komplex neurálních pochodů, smyslového vnímání a samostatného uvažování zvířete. V našem případě lze zjednodušeně říci, že návrat po vlastní stopě (jednodušší metoda) a návrat nejkratším směrem k cestě (sofistikovanější metoda) jsou příkladem použití kognitivních map, zatímco návrat nejkratším směrem k vůdci a návrat jinou trasou k vůdci jsou příkladem využití magnetické orientace (kompasu), protože psi při návratu volí spíše severojižní osu, což kognitivní mapě nenasvědčuje. S největší pravděpodobností se však oba způsoby navzájem prolínají a doplňují.

Určitě by bylo vhodné v rozvoji a studiu této problematiky pokračovat a provést hlubší analýzy všech proměnných, které mohou do procesu kognitivního mapování a magnetorecepce vstupovat. Neurální procesy probíhající v organismu v souvislosti s prostorovou orientací otevírají oblast úplně nových poznatků, které jistě budou dobře publikovatelné v prestižních vědeckých časopisech.

7 Závěr

Cílem práce bylo zjistit pomocí řízených experimentů s GPS obojky způsoby orientace jezevčků v terénu, vyhodnotit způsob vytváření kognitivních map a potvrdit, nebo vyvrátit možný vliv magnetorecepce při prostorové orientaci psů.

Z výsledků vyplývá, že:

- jezevčci při orientaci v terénu (konkrétně při návratu zpět k vůdci) používají několik navzájem odlišných typů orientačních strategií:
 1. návrat nejkratším směrem k cestě – psi si krátí cestu zpět k vůdci nadbíháním a používáním zkratk (38 %)
 2. návrat nejkratším směrem k místu, odkud vyběhli – psi se vracejí přímou, nejkratší možnou cestou zpět na místo, ve kterém se od vůdce oddělili (22 %)
 3. návrat po vlastní stopě – psi se celou cestu zpět k vůdci orientují podle své vlastní stopy (22 %)
 4. návrat jinou trasou do místa, odkud vyběhli – psi se vracejí zpět k vůdci z úplně jiné strany, než na kterou původně odbíhali, ale trasa návratu není přímá, ani se nejedná o návrat po vlastní stopě (15 %)
 5. ztráta psa – nejedná se orientační strategii, pouze to dokládá skutečnost, že i vynikající navigační systém může občas selhat (3 %)
- jezevčci využívají při prostorové orientaci kognitivní mapy, ale pouze jako jednu součást celého komplexu navigačních strategií. Z toho lze vyvodit, že jsou zároveň schopni kognitivní mapy tvořit.
- stanovená hypotéza, že „magnetorecepce se podílí na vytváření kognitivní mapy psů“, byla potvrzena pouze částečně. Magnetorecepce se sice podílí na prostorové orientaci psů, ale zatím nebyla prokázána přímá souvislost s tvorbou kognitivních map. Orientace pomocí kognitivních map je stejně jako magnetorecepce pravděpodobně pouze součástí celého spektra orientačních mechanismů, které se navzájem doplňují.

Zvýšení povědomí laické veřejnosti o mimořádných schopnostech psů a pravděpodobně i ostatních psovitých šelem, by mohlo vést k větší toleranci při vzájemném soužití a k uznání jejich místa v přírodních ekosystémech i v našich životech.

8 Seznam literatury

- Barry, C., Burgess, N. 2014. Neural mechanisms of self-location. *Current Biology*. 24 (8). p. 330 – 339. doi: 10.1016/j.cub.2014.02.049.
- Bartoš, L. 2014. pers. comm.
- Begall, S., Cervený, J., Neef, J., Vojtech, O., Burda, H. 2008. Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105 (36). 13451–13455. doi:10.1073/pnas.0803650105.
- Begall, S., Burda, H., Cervený, J., Gerter, O., Neef-Weisse, J., Nemeč, P. 2011. Further support for the alignment of cattle along magnetic field lines: reply to Hert et al.. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 197 (12). 1127–1133. doi: 10.1007/s00359-011-0674-1.
- Begall, S., Malkemper, E. P., Cervený, J., Nemeč, P., Burda, H. 2013. Magnetic alignment in mammals and other animals. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*. 78 (1). 10-20. ISSN 1616–5047, 10.1016/j.mambio.2012.05.005.
- Blahna, K., Svoboda, J., Telenský, P., Klement, D. 2011. Inertial stimuli generated by arena rotation are important for acquisition of the active place avoidance task. *Behavioural Brain Research*. 216 (1). p. 207-213. doi: 10.1016/j.bbr.2010.07.038.
- Borůvková, J., Horáčková, P., Hanáček, M. 2013. *Statistica – úvod do zpracování dat*. Vysoká škola polytechnická. Jihlava. s. 101. ISBN 978-80-87035-79-5.
- Brázdil, R. 1988. SPN. Úvod do studia planety Země, SPN
- Buehlmann, C., Hansson, B. S., Knaden, M. 2012. Desert Ants Learn Vibration and Magnetic Landmarks. *PLoS ONE*. 7 (3). e33117. doi:10.1371/journal.pone.0033117.
- Burda, H., Marhold, S., Westenberger, T., Wiltschko, R., Wiltschko, W. 1990. Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Experientia*. 46 (5). 528-530. doi: 10.1007/BF01954256.
- Burgess, N. 2006. Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in Cognitive Sciences*. 10 (12). p. 551-557, doi: 10.1016/j.tics.2006.10.005.

- Burgess, N., Spiers, H. J., Paleologou, E. 2004. Orientational manoeuvres in the dark: dissociating allocentric and egocentric influences on spatial memory. *Science Direct*. 94. p. 149–166. doi:10.1016/j.cognition.2004.01.001.
- Cooper, J. J., Clare, A., Bishop, S., West, R., Mills, D. S., Young, R. J. 2003. Clever hounds: social cognition in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science*. 81 (3). p. 229-244. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00284-8.
- Červený, J., Begall, S., Koubek, P., Nováková, P., Burda, H. 2011. Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes. *Biology Letters*. 7 (3). 355–357. doi: 10.1098/rsbl.2010.1145
- ČEZ. Elektromagnetická indukce [online]. Simopt s.r.o.. 1999 [cit. 23.2.2015]. Dostupné z <http://www.cez.cz/edee/content/file/static/encyklopedie/vykladovy-slovník-energetiky/hesla/elektromag_induk.html>.
- Eder, S. H. K., Cadiou, H., Muhamad, A., McNaughton, P. A., Kirschvink, J. L., Winklhofer, M. 2012. Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109 (30). 12022–12027. doi:10.1073/pnas.1205653109.
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M. B., Moser, E. I. 2005. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*. 436 (7052). p. 801–806. doi: 10.1038/nature03721.
- Halliday, D., Resnick, R., Walker, J. 2000. *Fyzika: vysokoškolská učebnice obecné fyziky, část 3: Elektřina a magnetismus*. Vutium. Brno. 310 s. ISBN: 80-214-1868-0.
- Hart, V., Kušta, T., Němec, P., Bláhová, V., Ježek, M., Nováková, P., Begall, S., Červený, J., Hanzal, V., Malkemper, E. P., Štípek, K., Vole, Ch., Burda, H. 2012. Magnetic Alignment in Carps: Evidence from the Czech Christmas Fish Market. *PLoS ONE*. 7 (12). e51100. doi:10.1371/journal.pone.0051100
- Hart, V., Malkemper, E. P., Kušta, T., Begall, S., Nováková, P., Hanzal, V., Pleskač, L., Ježek, M., Policht, R., Husinec, V., Červený, J., Burda, H. 2013a. Directional compass preference for landing in water birds. *Frontiers in Zoology*. 10 (38). doi:10.1186/1742-9994-10-38

- Hart, V., Nováková, P., Hanzal, V., Ježek, M., Kušta, T., Němcová, V., Adámková, J., Benediktová, K., Červený, J., Burda, H., Malkemper, E. P., Begall, S. 2013b. Dogs are sensitive to small variations of the Earth's magnetic field. *Frontiers in Zoology*. 10 (1). doi: 10.1186/1742-9994-10-80.
- Hartley, T., Lever, C., Burgess, N., O'Keefe, J. 2014. Space in the brain: how the hippocampal formation supports spatial cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B* 369: 20120510. doi:10.1098/rstb.2012.0510
- Holland, R.A., Kirschvink, J. L., Doak, T. G., Wikelski, M. 2008. Bats Use Magnetite to Detect the Earth's Magnetic Field. *PLoS ONE*. 3(2). doi: 10.1371 / journal.pone.0001676.
- Chew, G. L., Brown, G. E. 1989. Orientation of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in normal and null magnetic fields. *Canadian Journal of Zoology*. 67. 641-643. doi:10.1139/z89-092.
- Jacobs, L. F. 2012. From chemotaxis to the cognitive map: The function of olfaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109 (1). p. 10693–10700. doi: 10.1073/pnas.1201880109.
- Jacobs, L. F., Menzel, R. 2014. Navigation outside of the box: what the lab can learn from the field and what the field can learn from the lab. *Movement Ecology*. 2 (1). doi: 10.1186/2051-3933-2-3.
- Johnsen, S., Lohmann, K. J. 2005. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*. 6. 703–712. doi:10.1038/nrn1745.
- Johnsen, S., Lohmann, K. J. 2008. Magnetoreception in animals. *Physics Today*. 61 (3). 29.
- Kirschvink, J. L. 2000. Earthquake Prediction by Animals: Evolution and Sensory Perception. *Bulletin of the Seismological Society of America*. 90 (2). 312–323.
- Kohoutek, R. 2002. *Základy užití psychologie*. Akademické nakladatelství Cerm. Brno. 544 s. ISBN: 80-214-2203-3.
- Kraus, B.J., Robinson, R. J., White, J. A., Eichenbaum, H., Hasselmo, m. E. 2013. Hippocampal “Time Cells”: Time versus Path Integration. *Neuron*. 78 (6). p. 1090-1101. doi: 10.1016/j.neuron.2013.04.015.

- Light, P., Salmon, M., Lohmann, K. J. 1993. Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *The Journal of Experimental Biology*. 182. 1-9.
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M. F. 2006. Sea turtles, lobsters, and oceanic magnetic maps. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 39 (1). 49 – 64. doi:10.1080/10236240600563230
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M. F., Putman, N. F. 2007. Magnetic maps in animals: nature's GPS. *The Journal of Experimental Biology*. 210. 3697-3705. doi:10.1242/jeb.001313.
- Luhr, F. J. (ed.). 2004. *Země*. Euromedia Group. Praha. 520 s. ISBN: 80-242-1225-0.
- Mittelstaedt, M. L., Glasauer, S. 1991. Idiopathic navigation in gerbils and humans. *Zoologische jahrbücher-abteilung für allgemeine zoologie und physiologie der tiere*. 95 (3–4). p. 427-435. ISSN: 00445185.
- Mittelstaedt, M. L., Mittelstaedt, H. 1980. Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*. 67 (11). p. 566-567.
- Němec, P., Vácha, M. 2007. Mechanismy magnetorecepce, jak živočichové vnímají geomagnetické pole *Země. Vesmír*. 86. 284–289.
- O'Keefe, J., Dostrovsky, J. 1971. The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat. *Brain Research*. p. 171-175. doi: 10.1016/0006-8993(71)90358-1.
- O'Keefe, J., Nadel, L. 1980. The hippocampus as a cognitive map. *Journal of Nervous & Mental Disease*. 168 (3). p. 191–192
- O'Neill, P. 2013. Magnetoreception and baroreception in birds. *Development, Growth & Differentiation*. 55 (1). 188–197. doi: 10.1111/dgd.12025.
- Obleser, P., Hart, V., Begall, S., Malkemper, E. P., Holá, M., Painter, M. S., Červený, J., Burda, H. 2015. Compass-controlled escape behavior in roe deer. V držení autora.
- Peters, R. 1978. 5: Communication, Cognitive Mapping, and Strategy in Wolves and Hominids. *Wolf And Man*. Elsevier Inc. p. 95-107. ISBN: 978-0-12-319250-9.

- Peters, R. Mech, L. D. 1975. Behavioral and intellectual adaptations of selected mammalian predators to the problem of hunting large animals. Mouton Publishers. The Hague, p. 279–300.
- Phillips, J. B., Muheim, R., Jorge, P. E. 2010. A behavioral perspective on the biophysics of the light-dependent magnetic compass: a link between directional and spatial perception?. *The Journal of Experimental Biology*. 213. 3247–3255. doi: 10.1242/jeb.020792.
- Pichaud, F., Briscoe, A., Desplan, C. 1999. Review: Evolution of color vision. *Current opinion in neurobiology*. 9 (5). p. 622–627. doi: 10.1016/s0959-4388(99)00014-8.
- Powell, R. A. 2012. Diverse perspectives on mammal home ranges or a home range is more than location densities. *Journal of Mammalogy*. 93 (4). p. 887–889. doi: 10.1644/12-MAMM-5-060.1
- Reece, W. O. 2010. *Fyziologie a funkční anatomie domácích zvířat*. Grada Publishing. Praha. 480 s. ISBN: 978-80-247-3282-4.
- Ritz, T., Ahmad, M., Mouritsen, H., Wiltschko, R., Wiltschko, W. 2010. Photoreceptor-based magnetoreception: optimal design of receptor molecules, cells, and neuronal processing. *Journal of the Royal Society Interface*. 7 (2). 135–146. doi:10.1098/rsif.2009.0456.focus.
- Roitblat, H. L. 1982. The meaning of representation in animal memory. *Behavioral and Brain Sciences*. 5 (03). p. 353–406. doi: 10.1017/S0140525X00012486
- Shcherbakov, D., Winklhofer, M., Petersen, N., Steidle, J., Hilbig, R., Blum, M. 2005. Magnetosensation in zebrafish. *Current biology*. 15 (5). 161-162. doi:10.1016/j.cub.2005.02.039.
- Schlegel, P. A. 2007. Spontaneous preferences for magnetic compass direction in the American red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae, Urodela). *Journal of Ethology*. 25 (2). 177–184. doi: 10.1007/s10164-006-0016-x.
- Solstad, T., Boccara, C. N., Kropff, E., Moser, M. B., Moser, E. I. 2008. Representation of geometric borders in the entorhinal cortex. *Science*. 322 (5909). p. 1865–1868. doi: 10.2307/20177082
- Spalová, H. 2014. pers. comm.

- Spencer, W. D. 2012. Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy*. 93 (4). p. 929-947. doi: 10.1644/12-MAMM-S-061.1.
- Stuchlík, A. 2003. Prostor a prostorová orientace. *Československá Fysiologie / Ústřední Ústav Biologický*. 52 (1). p. 22-33. PMID:12693187.
- Štěpánková, K., Pastalková, E., Kalová, E., Kalina, M., Bureš, J. 2003. Research report: A battery of tests for quantitative examination of idiothetic and allothetic place navigation modes in humans. *Behavioural Brain Research*. 147. p. 95-105. doi: 10.1016/S0166-4328(03)00141-4.
- Takebe, A., Furutani, T., Wada, T., Koinuma, M., Kubo, Y., Okano, K., Okano, T. 2012. Zebrafish respond to the geomagnetic field by bimodal and group-dependent orientation. *Scientific Reports*. 2 (727). doi: 10.1038/srep00727.
- Taube, J. S., Muller, R. U., Ranck Jr., J. B. 1990a. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *Journal of Neuroscience*. 10 (2). p. 420-435. ISSN: 02706474.
- Taube J. S., Muller R. U., Ranck Jr. J. B. 1990b. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations. *Journal Of Neuroscience*. 10 (2). p. 436-447. ISSN: 02706474
- Tolman, E., C. 1948. Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*. 55 (4). p. 189–208. doi: 10.1037/h0061626.
- Trojan, S., Langmeier, M. (eds.). 2003. *Lékařská fyziologie*. Grada Publishing. Praha. 772 s. ISBN: 80-247-0512-5
- Tsoar, A., Nathana, R., Bartan, Y., Vyssotski, A., Dell'omo, G., Ulanovsky, N. 2011. Large-scale navigational map in a mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 108 (37). p. 15031. doi: 10.1073/pnas.1107365108.
- Vácha, M., Kvíčalová, M., Puzová, T. 2010. American cockroaches prefer four cardinal geomagnetic positions at rest. *Behaviour*. 147. 425–440. doi:10.1163/000579509X12580965484148.
- Veselovský, Z. 2008. *Etologie: biologie chování zvířat*. Academia. Praha. 407 s. ISBN: 978–80–200–1621–8.

- Wikelski, M., Kays, R. V., Kasdin, N. J., Thorup, K., Smith, J. A., Swenson Jr., G. W. 2007. Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *The Journal of Experimental Biology*. 210. p. 181 – 186. doi: 10.1242 / jeb.02629.
- Wiltschko, R., Wiltschko, W. 2012. Magnetoreception. *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 739. 126–141. doi: 10.1007/978-1-4614-1704-0_8
- Winklhofer, W., Kirschvink, J. L. 2010. A quantitative assessment of torque-transducer models for magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*. 7 (2). 273–289. doi:10.1098/rsif.2009.0435.focus
- Wu, L. Q., Dickman, J. D. 2012. Neural Correlates of a Magnetic Sense. *Science*. 336 (6084). 1054–1057. doi: 10.1126/science.1216567.