

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra myslivosti a lesnické zoologie



Dizertační práce

Role magnetického alignmentu v každodenním životě ptáků

(Role of magnetic alignment in the daily life of birds)

Vedoucí dizertační práce:

prof. Ing. Jaroslav Červený, CSc.

Autor:

Ing. Lukáš Pleskač

2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto dizertační práci na téma: **Role magnetického alignmentu v každodenním životě ptáků**, vypracoval samostatně na základě získaných znalostí při studiu nejen na domácí Univerzitě, ale i v zahraničí, a použil jen pramenů, které cituji a uvádím v přehledu použité literatury.

Souhlasím se zveřejněním mé dizertační práce v souladu se zákonem č. 137/2016 o vysokých školách ve znění pozdějších předpisů, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V České Bělé dne 4. července 2017

.....

Podpis

Abstrakt

Předložená dizertační práce se zabývá studiem magnetorecepce, zvláštní schopností živočichů vnímat magnetické pole Země. Úvodní teoretická část shrnuje základní poznatky o geomagnetickém poli, způsobech orientace a možné mechanismy na jejichž základě by mohla magnetorecepce fungovat. Práce klade důraz především na studium ptáků a srovnává experimentální výsledky s dalšími živočišnými druhy. Věnuje se také specifickému chování živočichů, zvanému magnetický alignment a vlivům, které mohou na magnetorepenci působit. Jako součást práce jsou přiloženy tři články, jejichž výsledky jsou prezentovány a diskutovány.

Např. STUDIE I. sleduje roli magnetorecepce při koordinaci letu a synchronizaci skupinového chování u vodního ptactva během přistání na vodní hladinu za bezvětří, kde se magnetický sever ukázal jako nadřazený indikátor směru pro bezpečné přistání. STUDIE II. zkoumá magnetorepenci jako směrový indikátor pozičního chování při odpočinku plameňáků a příjmu nebo hledání potravy u krkavcovitých. V obou případech bylo prokázáno, že magnetický sever je silnější prediktor pro spontánní orientaci behaviorálních projevů než slunce a další impulsy nebo signály za určitých podmínek.

Klíčová slova: Magnetické pole, magnetorecepce, alignment, kompas, směr, osa

Abstract

Presented dissertation thesis with the study of magnetoreception, the special ability of animals to perceive the magnetic field of the earth. The introductory theoretical part summarize the basic knowledges about the geomagnetic field, the ways of orientation and the possible mechanisms on the basis of which the magnetoreception function. The thesis has focused on studying birds and compares experimental results with other animal species. It also deals with the specific behavior of animals, called magnetic alignment and the effects that can affect magnetoreception. Three articles are included as part of the thesis, the results of which are presented and discussed.

For example STUDY I. monitors the role of magnetoreception in coordinating flight and synchronizing group behavior in waterfowl during landing on water level without wind, where the magnetic north has shown itself as a superior indicator of a safe landing direction. STUDY II. examines magnetoreception as a directional indicator of positional behavior of resting flamingos and foraging corvids. In both cases, it has been shown that magnetic north is a stronger predictor for spontaneous orientation of behavioral manifestations than the sun and other impulses or signals under certain conditions.

Keywords: Magnetic field, magnetoreception, alignment, compass, direction, axis

1. ÚVOD.....	6
2. CÍL PRÁCE.....	7
3. LITERÁRNÍ PŘEHLED.....	8
3.1 MAGNETICKÉ POLE ZEMĚ.....	8
3.2 MAGNETORECEPCE	10
3.3 INFORMACE MAGNETICKÉHO POLE	11
3.3.1 <i>Magnetický kompas</i>	11
3.3.2 <i>Magnetická mapa</i>	14
3.4 MECHANISMY MAGNETORECEPCE.....	15
3.4.1 <i>Elektromagnetická indukce</i>	15
3.4.2 <i>Magnetitová hypotéza</i>	17
3.4.3 <i>Mechanismus radikálových párů</i>	19
3.4.4 <i>Mechanismy magnetorecepce u ptáků</i>	21
3.5 STRUKTURÁLNÍ CHARAKTERISTIKA KRYPTOCHROMŮ	22
3.5.1 <i>Rozdělení kryptochromů</i>	23
3.5.2 <i>Cirkadiánní rytmy</i>	24
3.5.3 <i>Fotolyázové skupiny</i>	25
3.6 MAGNETICKÝ ALIGNMENT	28
3.6.1 <i>Směrová preference u bakterií</i>	29
3.6.2 <i>Směrová preference u hmyzu</i>	29
3.6.3 <i>Směrová preference u ryb</i>	32
3.6.4 <i>Směrová preference u obojživelníků</i>	34
3.6.5 <i>Směrová preference u plazů</i>	34
3.6.6 <i>Směrová preference u ptáků</i>	35
3.6.7 <i>Směrová preference u savců</i>	38
3.7 RUŠIVÉ ELEMENTY MAGNETORECEPCE	44
3.7.1 <i>Radiofrekvenční pole</i>	44
3.7.2 <i>Vedení vysokého napětí</i>	45
3.7.3 <i>Monochromatické osvětlení o vyšší intenzitě</i>	45
3.7.4 <i>UV osvětlení o vyšší intenzitě</i>	46
3.7.5 <i>Preexpozice dlouhovlnnému světlu a tmě</i>	46
3.7.6 <i>Vystavení oscilujícímu magnetickému poli</i>	46
4. METODIKA	47
4.1 VÝBĚR LOKALIT MONITORINGU.....	47
4.2 ZÍSKÁNÍ DAT	48
4.3 VYHODNOCENÍ DAT.....	48
5. VÝSLEDKY	50
5.1 PREFERENCE PŘISTÁNÍ VE SMĚRU KOMPASU U VODNÍCH PTÁKŮ	50
5.2 PODPORUJE SMĚROVÝ INDIKÁTOR A MAGNETICKÝ KOMPAS PLAMENÁKY PŘI SLEDOVÁNÍ SLUNCE ?	51
5.3 PROSTOROVÁ ORIENTACE KRKAČOVITÝCH PŘI HLEDÁNÍ POTRAVY JE V SOULADU SE SPONTÁNNÍMI REAKCEMI MAGNETICKÉHO ALIGNMENTU ZPOZOROVANÉHO U RŮZNÝCH VOLNĚ ŽIJÍCÍCH OBRATLOVCŮ	52
6. DISKUZE.....	53
7. ZÁVĚR.....	58
8. POUŽITÁ LITERATURA	59
9. PŘÍLOHY	75
9.1 PŘÍLOHA Č. 1	75
9.2 PŘÍLOHA Č. 2	85
9.3 PŘÍLOHA Č. 3	95

1. Úvod

Magnetické pole Země je součástí životního prostředí. Představuje ochranný štít před nebezpečným zářením od Slunce, podmiňuje život na Zemi a také ho silně ovlivňuje. Jde o indukované pole v určitém prostoru okolo planety Země, které vzniklo pohybem tekutého zemského jádra a až sahá několik desítek tisíc kilometrů od planety.

Obecně je známo, že existuje 5 smyslů - zrak, čich, sluch, hmat a chuť. V poslední době jsou ovšem dokládány poznatky o tom, že by mohl existovat smysl šestý, tzv: „Magnetorecepce“. Jak název napovídá, jde o schopnost vnímat magnetické pole Země, které je všudypřítomné a poskytuje informace, jenž mohou sloužit při nejrůznějších fyziologických procesech a orientaci.

Magnetismus byl pravděpodobně poprvé objeven v Číně 2637 př.n.l. (Holá, 2012), ale zkoumání tohoto fenoménu u živočichů pochází až z druhé poloviny 19. století. Zejména v posledních dekádách bylo provedeno mnoho vědeckých výzkumů, které potvrdily schopnost percepce geomagnetického pole u různých druhů živých organismů od bakterií, přes hmyz, ryby, obojživelníky, plazy, ptáky až po savce, aby mohla být magnetorecepce vnímána jako další možný smysl (Vácha et Němec, 2007). V dnešní době je magnetorecepce jedním z nejzkoumanějších témat v oblasti smyslové fyziologie a orientace (Deutschlander et Muheim, 2010).

Živočichům, kteří jsou schopni vnímat magnetické pole, poskytuje potřebnou navigační informaci (Wiltschko et al., 2011). Magnetorecepce je uplatňována především tam, kde ostatní smysly přestávají poskytovat dostatečné informace, např. pod zemí, za tmy, při zatažené obloze atd. Zatím není zcela jasné, zda všichni živočichové mají tuto schopnost, ale je jisté, že se uplatňuje u mnoha migrujících živočichů. Ptáci migrující na velké vzdálenosti patří k nejlépe prozkoumaným druhům (Vácha et Němec, 2007).

Zkoumání magnetorecepce a magnetické orientace je poněkud obtížné, neboť se objevuje v součinnosti s ostatními smysly, a tak vzniká mnoho teoretických modelů a hypotéz, které čekají na svoje praktické potvrzení. Tato dizertační práce se věnuje roli magnetického alignmentu v každodenním životě ptáků. Vlastní výzkumy a jejich výsledky v oblasti magnetorecepce ptáků mají vést k poznatkům, jak takto získané informace ve svém životě skutečně využívají.

2. Cíl práce

Předložená dizertační práce je souborem vědeckých prací, které jsou publikovány v renomovaných vědeckých časopisech s impakt faktorem (IF), doplněné komentářem. Jednotlivé vědecké práce jsou rozděleny do jednotlivých bodů cílů práce a řazeny jsou systematicky podle toho, jak který cíl naplňují.

I. Role magnetorecepce při koordinaci letu a synchronizaci skupinového chování

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. Directional Compass Preference for Landing in Water Birds. *Frontiers in Zoology*. 2013a. roč. 10. č. 1. s. 38.

II. Magnetorecepce jako směrový indikátor pozičního chování při odpočinku a příjmu potravy

a) NOVÁKOVÁ, P.; KOŘANOVÁ, D.; BEGALL, S.; MALKEMPER, E. P.; PLESKAČ, L.; ČAPEK, F.; ČERVENÝ, J.; HART, V.; HARTOVÁ, V.; HUSINEC, V.; BURDA, H. Direction indicator and magnetic compass-aided tracking of the sun by flamingos? *Folia Zoologica* (in press).

b) PLESKAČ, L.; HART, V.; NOVÁKOVÁ, P.; PAINTER, M. Spatial orientation of foraging *Corvids* is consistent with spontaneous magnetic alignment responses observed in a variety of free-roaming vertebrates. *Folia Zoologica* (in press).

3. Literární přehled

3.1 Magnetické pole Země

Magnetické pole Země je dipólového charakteru, například stejně jako tyčový magnet, kolem kterého je magnetické pole vytvářeno. Magnetické pole planety Země vzniká na základě pohybu zemského jádra, kdy se generují elektrické proudy indukované ve vnějším tekutém jádře (Lohmann et al., 2007). V důsledku rotace Země kolem své osy se zemský plášť otáčí rychleji než vnitřní jádro. Zemské jádro se dělí na vnitřní pevnou část a vnější, která je v tekuté formě a je tvořena roztaveným železem a niklem. Magnetická osa Země neustále mění svůj úhel vůči ose geografické, a proto magnetický sever a jih nesouhlasí s geografickým. Jejich odchylka je asi $11,5^\circ$ a dochází stále k jejich posunu (Beazley, 1995).

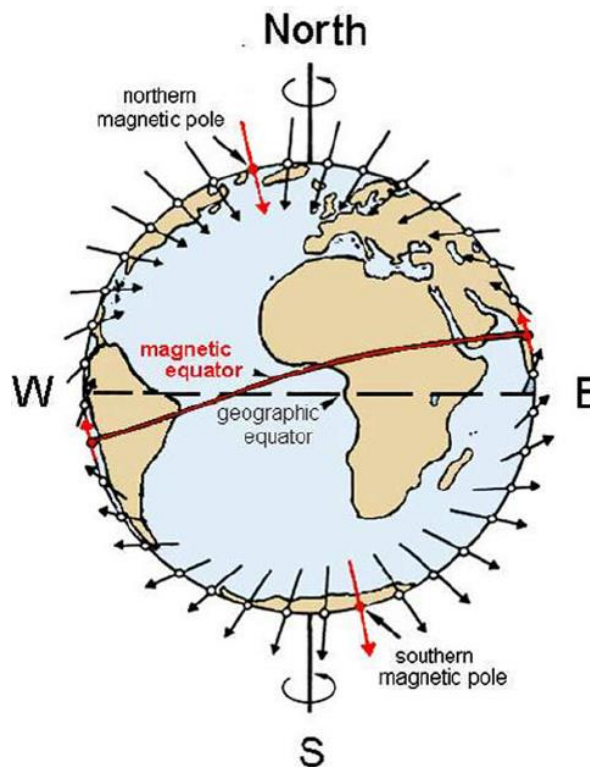
Magnetické siločáry vystupují ze Země na jižním magnetickém pólu v úhlu $+ 90^\circ$ vzhledem k zemskému povrchu. Vedou podél planety, kde u rovníku mají siločáry sklon k povrchu 0° a na severním magnetickém pólu znovu vstupují do Země pod úhlem $- 90^\circ$. Odchylka zemské magnetické siločáry od vodorovného směru se nazývá **magnetická inklinace** (Winklhofer, 2010).

Na jižní polokouli je magnetický vektor směřován vzhůru a inklinace je definována jako záporná. Naopak na severní polokouli je inklinace pozitivní, protože magnetický vektor zde klesá (obr. 1). Linie, které spojují místa na mapě se stejnou inklinací se nazývají **izokliny**. Magnetická inklinace se postupně mění, stejně tak jako síla geomagnetického pole (nejintenzivnější na pólech) a je unikátní pro každou zeměpisnou šířku. Hodnota inklinace může poskytnout informaci o vzdálenosti od rovníku. Její kladná nebo záporná orientace (znaménko +,-) informuje o tom, zda se pozorovaný živočich nachází na severní nebo jižní polokouli (Wiltschko et Wiltschko, 2010a).

Magnetické pole Země se projevuje svou největší intenzitou na pólech a nejnižší kolem rovníku. Intenzita neboli síla se udává v jednotkách magnetické indukce - tesla (T). Jak uvádí (Wiltschko et Wiltschko, 1996) intenzita magnetického pole dosahuje maximální hodnoty 60 000 nT na již zmíněných pólech a má klesající tendenci směrem k magnetickému rovníku, kde vykazuje hodnotu okolo 30 000 nT. Geomagnetické pole není zcela symetrické a může být v některých místech narušováno obsahem různých materiálů nebo částic v zemské kůře. Lze zmínit například různou magnetizaci matečných

hornin (Johnsen et Lohmann, 2005). To vytváří tzv. **magnetické anomálie** (mírné kolísání magnetické intenzity). Místní magnetické anomálie zřídka překročí hodnotu 1 000 nT (Wiltschko et Wiltschko, 1996). Linie, které spojují místa o stejné intenzitě se označují jako **izodynamy** neboli izogonální linie. Magnetická intenzita se může lišit nejen po celé planetě, ale také v čase (Winklhofer, 2010).

Magnetická deklinace udává úhlovou vzdálenost od světového rovníku. Spojnice míst se stejnou deklinací se nazývají **izogony**. V anglické literatuře značí izogony místa se stejným směrem větru. Izodynamy spolu s izokliny a izogony používají na magnetických mapách, kde ukazují představu o skutečném rozložení elementů magnetického pole Země. Deformace a kolísání magnetického pole je rovněž způsobeno elektricky nabitými částicemi pocházejícími ze Slunce. Tyto fluktuace mohou být pravidelné nebo variabilní v podobě magnetických bouří (Beazley, 1995). Jak uvádí (Able, 1994) na většině míst planety Země je deklinace menší než 20° .



Obr. 1: Geomagnetické pole Země. Severní magnetický pól (northern magnetic pole) a jižní magnetický pól (southern magnetic pole). Osa magnetického pole a rotační osa Země, sever (North) a jih (South), jsou od sebe odkloněny o $11,5^\circ$. Intenzita pole je nejsilnější u magnetických pólů a nejslabší na magnetickém rovníku (Wiltschko et Wiltschko., 2005).

3.2 Magnetorecepce

Mnoho vědců dlouho bávalo nad orientací tažných ptáků, kteří překonávají velké vzdálenosti. V roce 1859 Alexander von Middendorf vyjádřil hypotézu, že ptáci pro svou orientaci využívají vlastnosti magnetického pole Země. Krátce poté C. Viguier v roce 1862 formuloval, že ptáci pro orientování využívají přímo intenzitu magnetického pole (Merril, 2010). V posledních desetiletích se podařilo vědeckým pracovníkům nashromáždit tolik poznatků, aby mohlo být uvažováno o magnetoreceptci jako o jednom ze smyslů (Vácha et Němec, 2007).

Magnetorecepce, neboli schopnost detekovat magnetické pole, byla prokázána u řady živočichů. Mnohá pozorování a opakované testy dokazují, že je magnetorecepce běžný jev v živočišné říši a to nejen u migrujících druhů (Begall et al., 2008). Podněty z geomagnetického pole zpracovává nervový systém a jedinec tak získává využitelné informace pro svou orientaci (Moritz et al., 2007). Jedinci využívají této schopnosti úmyslně při migracích a homingu, nebo spontánně v podobě pozičního chování (Begall et al., 2008). Je zřejmé, že migrující druhy pro svou orientaci musí nejprve určit polohu a následně nastavit svůj magnetický kompas tak, aby byli schopni dorazit do konkrétního cíle (Kirschvink et al., 2001).

(Vácha et Němec, 2007) uvádí, že aby bylo přijatelné o magnetoreceptci uvažovat jako o jednom ze smyslů, musel by být jednoznačně určen specializovaný orgán, který je propojený s centrálním nervovým systémem. „**Magnetoreceptor**“, který by přijímal a přenášel informace z geomagnetického pole planety Země. Takový orgán dosud nebyl lokalizován. Geomagnetické pole proniká celým tělem a proto „magnetoreceptory“ mohou být rozmístěny kdekoli po celém těle. Stejně tak nemusí existovat vůbec.

Magnetorecepce prošla evolučním vývojem stejně jako i další smysly, a to nezávisle na zraku nebo elektroreceptci, se kterými je často spojována jako průvodní jev jejich vývoje (Kirschvink et al., 2001). Například (Vácha et Němec, 2007) uvádí pro mechanismy magnetorecepce zatím existují tři hlavní teorie, které jsou v současné době přijímány. Jedna z teorií uvažuje o vnímání magnetického pole prostřednictvím chemických reakcí na světlo. Další dvě teorie popisují mechanismy nezávislé na světle. Jedna je založena na bázi elektromagnetické indukce a druhá na kooperaci mechanoreceptorů a feromagnetických částic.

3.3 Informace magnetického pole

Jak uvádí (Lohman et al., 2007) magnetické pole má charakter vektoru. Jeho složkami jsou celková intenzita (H) vyjadřující jeho energii, kde jednotkou je ampér na metr (A/m), a inklinace, která udává sklon tohoto vektoru k horizontální rovině.

Geomagnetické pole poskytuje živočichům dva různé typy informací. Ta první je směrová neboli kompasová informace, která je dána směrem magnetického vektoru. Druhá informace vyplývá ze změny celkové intenzity a úhlu magnetické inklinace tvořící gradient od magnetického pólu k magnetickému rovníku. První typ informace tvoří základ tzv. kompasového smyslu, druhá mapového smyslu (Johnsen et Lohmann, 2005). Nejčastěji je využíván tzv. **magnetický kompas**, který poskytuje směrovou informaci a **magnetická mapa**, udávající informaci o pozici (Wiltschko et Wiltschko, 1996).

Schopnost využívat informace z geomagnetického pole je dáována zejména do souvislosti s orientací živočichů v prostoru, především u migrujících druhů. Nejvíce prozkoumanou skupinou jsou ptáci a mořské želvy, které migrují na velké vzdálenosti (Wiltschko et Wiltschko, 2005). Ptáci využívají pro určení směru nejen informace z geomagnetického pole, ale také se řídí polohou Slunce, hvězd nebo polarizovaným světlem oblohy. K určení přesné pozice jim napomáhají další smysly, zejména sluch a čich (Vácha et Němec, 2007). U živočichů bylo prokázáno poziční chování tzv. **magnetický alignment**, kdy živočich natáčí osu svého těla ve směru magnetických siločar, pokud v jeho okolí nejsou žádné další významné rušivé elementy (Burda et al., 1990; Wiltschko et Wiltschko, 1995; Begall et al., 2008; Hart et al., 2013b).

3.3.1 Magnetický kompas

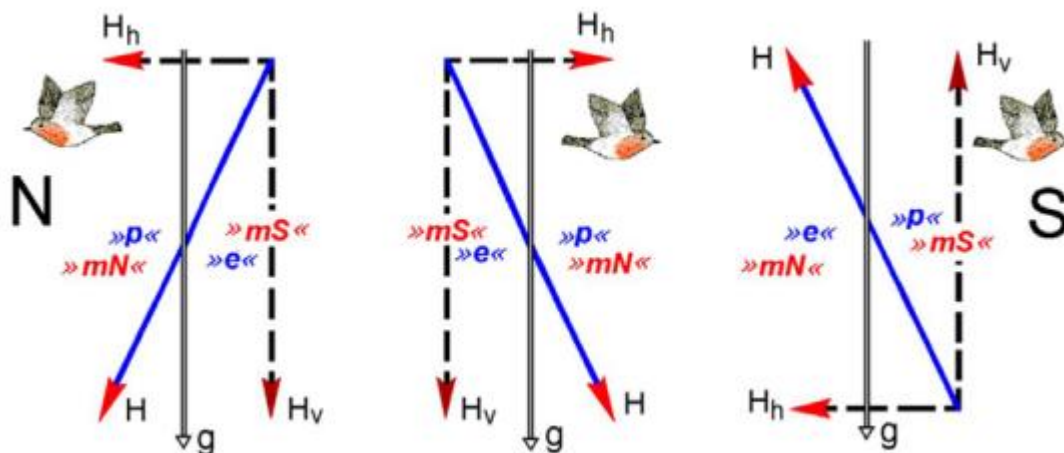
Magnetický kompas slouží živočichům k určení směru pomocí informací získaných z geomagnetického pole. Tento kompasový smysl je pravděpodobně rozšířen v celé živočišné říši. Dle způsobu zpracování magnetické informace lze rozdělit kompasovou orientaci na inklinální a polaritní. Tento smysl byl poprvé prokázán u červenky obecné (*Erithacus rubecula*), která je migrujícím ptákem. V období migrace byly červenky uzavřeny v klecích, kde se instinktivně otáčely do směru, ve kterém by vylétly na svá stanoviště (Wiltschko et al., 2011). Jak uvádí (Wiltschko et al., 2007b) schopnost magnetické orientace byla prokázána nejen u tažných ptáků, ale u druhů nemigrujících, např. u kuřat domácích (*Gallus gallus*). Magnetický kompas byl prokázán kromě ptáků i u hmyzu, měkkýšů, koryšů a všech tříd obratlovců (Freire et Birch, 2010).

Inklinační kompas určuje polaritu geomagnetického pole sekundárně, ze sklonu celkového vektoru k Zemi. Je schopen určit směr magnetického vektoru, nikoliv jeho polaritu. Živočišné druhy mohou rozpoznat sklon magnetických siločar, zdali siločáry směřují dolů nebo nahoru (směr dolů značí směr k magnetickému pólu, směr nahoru určuje směřování k rovníku) (Wiltschko et Wiltschko, 2005). Živočich nedokáže najít rozdíl mezi severním a jižním pólem, ale dokáže rozlišit zdali se pohybuje od pólu k rovníku a naopak (Wiltschko et al., 2011). Tato schopnost existuje např. u ptáků (Wiltschko et Wiltschko, 1972; Wiltschko et Wiltschko, 2006), mořských želv – kareta pravá (*Carreta carreta*), čolků – čolek zelenavý (*Nothopalmus viridescens*) a u mnoho druhů motýlů, zejména monarcha stěhovavý (*Danaus plexippus*) (Phillips, 1986; Light et al., 1993; Guerra et al., 2014).

Inklinační kompas byl testován na hmyzu v laboratorních podmínkách. Potemník moučný (*Tenebrio molitor*) při pokusech, kdy mezi tréninkem a testem byla otočena vertikální složka magnetického pole, reagoval otočením preferovaného směru o 180°. To naznačuje využívání inklinačního kompasu (Vácha et al., 2008c). U některých druhů ptáků bylo experimentálně prokázáno, že efektivní využití tohoto typu kompasu je závislé na různých vlnových délkách světla. Např. již zmíněná červenka obecná (*Erithacus rubecula*) se velmi dobře orientuje ve vlnových délkách pod hladinou 373 nm ultrafialového záření i ve vlnových délkách modrozeleného spektra. V opačném případě je značně dezorientovaná ve světle s vlnovou délkou nad 590 nm, zatímco takový holub domácí (*Columba livia f. domestica*) nejlépe využívá inklinační kompas během jasného dne, kde vlnová délka světla přesahuje hodnotu nad 550 nm (Wiltschko et al., 2011). Jednou z charakteristických vlastností magnetického inklinačního kompasu ptáků je jeho funkčnost v poměrně úzkém okně magnetické intenzity. Fluktuace místní magnetické intenzity o 25 – 30 % ve k dezorientaci např. u zmíněné červenky obecné (*Erithacus rubecula*), pěnice slavíkové (*Sylvia borin*) a kura bankivského (*Gallus gallus*) (Wiltschko et al., 2007b). Jak již bylo zmíněno, inklinační kompas využívají především ptáci, mořské želvy nebo čolci, kdežto např. lososi či hlodavci žijící pod zemí využívají kompas polaritní (Wiltschko et Wiltschko, 2005).

Polaritní kompas má schopnost rozlišovat polaritu pole a směr vektoru, obdobně jako střílka technického kompasu. Mechanismus je založen na magnetitových částicích. Živočichové jsou schopni rozpoznat sever a jih. Vynulování nebo převrácení inklinace na jeho funkci nemá žádný vliv (obr. 2). Tento model kompasu využívají především bezobratlí, langusty (Wiltschko et Wiltschko., 2006), lososi (Lohmann et al., 2008) či rypoši (Marhold et al., 1997).

Orientaci migrujících ptáků může narušit tzv. elektromagnetický smog, který se vyskytuje v místech, kde jsou aktivně používány elektronické přístroje. Pomocí experimentálních pokusů s červenkou obecnou bylo prokázáno, že při frekvenci 50 kHz – 5 MHz je značně dezorientovaná (Engels et al., 2014). V tomto vlnovém pásmu např. vysílají rozhlasové stanice. Aktivita Slunce v podobě slunečních bouří je přirozeným zdrojem již zmíněného elektromagnetického smogu. Při koronálním výronu hmoty je do prostoru vržena hmota, která způsobuje tlakové nárazy plasmy do magnetosféry a dochází tak k jejímu stlačování. Frekvence zaznamenané při této sluneční aktivitě jsou 20 kHz – 7 MHz. Koronální výrony hmoty mohou být i tak silné, že způsobí výraznou deformaci geomagnetického pole a tím případnou ztrátu orientace u živočichů (Kirschvink, 2014).



Obr. 2: Diagnostickým testem pro stanovení typu magnetického kompasu je reakce na experimentální obrácení inklinace magnetického pole. Obrácení horizontální, ale i vertikální složky magnetického pole způsobí změnu směru pohybu a lze se domnívat, že jde o využití inklinálního kompasu. (N) sever, (S) jih, (mN) magnetický sever, (mS) magnetický jih, (H) celková intenzita magnetického pole, (Hh) horizontální složka, (Hv) vertikální složka, (g) gravitace, (p) směr k pólům, (e) směr k rovníku (Wiltschko et Wiltschko, 2014b).

3.3.2 Magnetická mapa

Živočichové mají schopnost využít lokální anomálie magnetického pole nebo celoplanetárních gradientů, které jim slouží jako zeměpisné značky a umožňují jim rozpoznat domovskou lokalitu od ostatních. Informace o pozici z prostorového kolísání v intenzitě a inklinaci geomagnetického pole lze využít k velmi přesné cílové orientaci (Lohmann et Lohmann, 2006). Imaginární spleť souřadnic magnetické mapy tvoří síť izoklin, tedy linií, které spojují místa se stejnou magnetickou inklinací, a síť izodynam, jenž slučují prostory o stejné intenzitě magnetického pole (Vácha et Němec, 2007). Aby mohl živočich využít informace z geomagnetického pole pro svou orientaci, potřebuje znát nejen směr, ale i pozici. Tato magnetická mapa dává živočichům jasné informace o jejich geografické poloze (Cain, 2005).

Pro lepší představu mapového smyslu je vhodnou analogií námi využívaný navigační systém GPS (Global Position System), který je založený na příjmu signálů z meziplanetárních družic. Dle (Wiltschko et Wiltschko 2005) k vytvoření magnetické mapy je potřeba dvou odlišných receptorů, směrového a receptoru vnímajícího intenzitu geomagnetického pole. Různé anomálie magnetického pole mohou zapříčinit, že se určitá geografická oblast může stát svým gradientem pro živočichy na jejich cestě jedinečným nezaměnitelným bodem tzv. **sign post**.

Využívání magnetické poziční informace bylo prokázáno u mnoho různých druhů živočichů (Lohmann et Lohmann, 2007). Poprvé byl smysl magnetické mapy empiricky prokázán u mláďat mořské želvy karety obecné (*Carreta carreta*) při jejich migraci mezi Floridou v U.S.A. a Evropou. Migrující želvy v Atlantském oceánu po dosažení určitých míst mění svůj směr. Stejně tak se chovají i jejich mláďata, která dosud v moři ještě nebyla. Pomocí výzkumu bylo dokázáno, že migrující mořské želvy jsou schopny rozlišit různé úhly inklinace a také rozeznat intenzitu magnetického pole v místech, kde proplovají (Lohmann et Lohmann, 1994). Podobná schopnost byla prokázána i u langusty karibské (*Panulirus argus*) žijící v Karibském moři. Ty byly odchyceny a experimentálně vystaveny magnetickým podmínkám na vzdáleném místě od jejich domovského stanoviště. Langusty se ihned začaly otáčet do směru, který směřoval k jejich domovům (Wiltschko et Wiltschko, 2005).

Podobným experimentem byl prokázán systém magnetické mapy u obojživelníků. Čolek zelenavý (*Notophthalmus viridescens*) používá jak magnetický kompas při směřování ke břehu, tak i magnetickou mapu pro zjištění geografické pozice (Fischer et al., 2001). Během pokusů byla jednoznačně potvrzena přítomnost feromagnetických částic

v těle těchto obojživelníků, i když nebyly přesně lokalizovány (Brassart et al., 1999). Jak uvádí (Fischer et al., 2001) rovněž se u těchto živočichů potvrdila vlastnost tzv. **homingu**, tedy schopnost určit směr původního stanoviště.

Schopnost využívat magnetické mapy prokázali i ptáci (Fransson, 2001). Slavík tmavý (*Luscinia luscinia*) je tažný pták, který migruje na zimu z Evropy do Afriky. Tito pěvci byli odchyceni na jihu Švédska pro účely zajímavého výzkumu. Pochytaní slavíci byli experimentálně specifickým parametrem odpovídajícím geomagnetickému poli jejich zimoviště, tedy podmínkám Egypta. Na tuto změnu ptáci reagovali zvýšeným příjmem potravy, a tím rostla i jejich hmotnost. Při kontrole byla naměřena hodnota u výzkumné skupiny 3,5 g tělesného tuku oproti skupině kontrolní, která vykazovala hodnotu 1,1 g. Autoři experimentu tuto snahu o vytvoření tukových zásob vysvětlují přípravou na vyčerpávající migrační přelet (Kullberg, 2003).

3.4 Mechanismy magnetorecepce

Jak uvádí Lohmann (2010) důkazy magnetorecepce jsou zatím založeny spíše na výsledcích behaviorálních testů a pozorování. Nejčastější formou testů je změna magnetického pole a potom sledování patřičných změn v orientaci či chování.

Jak již bylo zmíněno, různí živočichové jsou schopni vnímat zemské magnetické pole. Některé migrační druhy dokonce využívají geografické změny v intenzitě a inklinaci magnetického pole k určení své geografické polohy. Zatím se spekuluje o třech hlavních mechanismech magnetorecepce: elektromagnetická indukce, magnetitová hypotéza a mechanismus radikálových párů (Johnsen et Lohmann, 2005) Tyto složité mechanismy pro detekci magnetického pole lze rozdělit na nezávislé na světle (elektromagnetická indukce a magnetitová hypotéza) a na světle závislé (mechanismus radikálových párů) (Philips et al., 2010).

3.4.1 Elektromagnetická indukce

Elektromagnetická indukce se zřejmě projevuje jen u některých mořských druhů paryb. Využívá elektricky a magneticky citlivých **Lorenziniho ampulí** a mořské vody jako vodivého média. Při elektromagnetické indukci dochází ke vzniku elektromotorického napětí. Vodič se pohybuje magnetickým polem protínající indukční čáry, přičemž jeden konec se nabíjí kladně a druhý záporně. Tak vzniká elektromotorické napětí. Jestli dojde k propojení obou konců pomocí vodivého média, vytvoří se tak elektrický obvod, kterým probíhá elektrický proud (Johnsen et Lohmann, 2005). Mořská

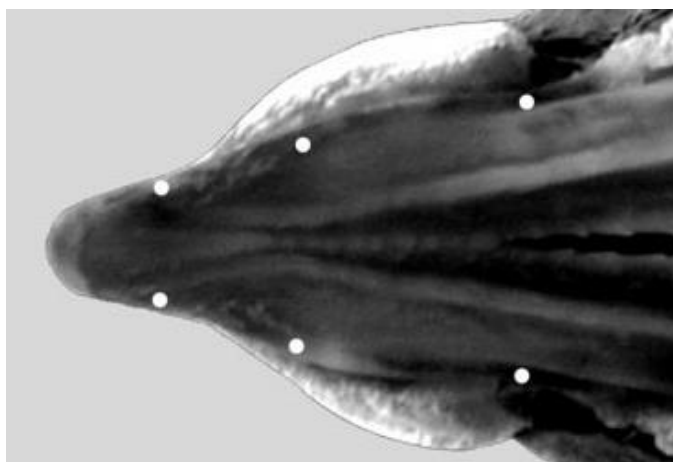
voda je médium s vysokou vodivostí zásluhou množství rozpuštěných solí (Wiltschko et Wiltschko, 2005). Magnetorecepce na tomto principu se očekává u živočichů větších rozměrů, kteří jsou schopni rychlého pohybu a disponují velmi citlivými elektroreceptory. Tyto receptory mají např. ryby, paryby, obojživelníci a najdeme je i u ptakopyska podivného (*Ornithorhynchus anatus*) (Vácha et Němec, 2007). Mořští živočichové s elektroreceptory mohou vnímat změny v elektromotorickém napětí vyvolané pohybem v geomagnetickém poli. Přímý důkaz o využití elektromagnetické indukce pro detekci magnetického pole živočichy doposud nebyl získán (Wiltschko et Wiltschko, 2005).

Lorenziniho ampule jsou zvláštním smyslovým orgánem, který tvoří síť kanálků. Vypadají jako malé černé tečky, ale ve skutečnosti jsou to malé otvory, které vedou do rozšiřujících se trubiček, vyplněných bílkovinným obsahem (Johnsen et Lohmann, 2008). Doposud byl tento orgán zjištěn u chrupavčitých ryb a paryb, zejména u žraloků, rejnoků a chimér. Byl také vyzkoumán u bichirka úhořovitého (*Erpetoichthys calabricus*) (Roth et Tschardtke, 1976) a jeseterů (Gibbs et Northcutt, 2004). Tento orgán byl poprvé popsán v roce 1678. Objevil ho italský lékař a ichtyolog Stefano Lorenzini (Kalmijn, 1971). Od objevu za jejich hlavní funkci byla považována percepce tlaku a teploty. To, že slouží k vnímání elektrického napětí, odhalili a výzkumem podložili holandští vědci Dijkgraaf a Kalmijn až v 70. letech minulého století (O'Connell et al., 2012).

Lorenziniho ampule vyúsťují na hlavě žraloků jako viditelné póry. Tyto extrémně citlivé buňky reagují na sebemenší změny elektromotorického napětí od velmi nízké hodnoty okolo $5 \mu\text{V}/\text{cm}$ (Murray, 1965). Všechny živé bytosti vytváří elektrické pole svalovou kontrakcí a žralok tak může zaregistrovat tyto impulsy pomocí těchto sensorů na velké vzdálenosti (Fields, 2007). (Paulin, 1995) popisuje u žraloků využití schopnosti precepce elektromotorického napětí k orientaci. Při klidném pohybu žralok ve vodě pohybuje pravidelně hlavou do stran. Když pluje směrem k severnímu pólu, vektor rychlosti pohybu hlavy má konstantní amplitudu a indukované napětí je tak ve fázi s pohybem hlavy. Směrem k jihu je situace zcela opačná. Celá sinusoida je posunuta o 180° , čili proti fázi pohybu hlavy. Pokud žralok směřuje k východu, pociťuje, že síla signálu je dvojnásobná. Směrem k západu je fáze opět posunuta o 180° . Díky měnícímu se napětí v Lorenziniho ampulích tak získává informace o směru, ve kterém se pohybuje. Vestibulární aparát zajišťuje informaci o rotační rychlosti pohybu hlavy. Centrální nervový systém zpracovává veškerá získaná data, umožňuje eliminovat podněty, které souvisejí s pohybem vodní masy, a poskytuje tak parybě možnost určit směr pohybu, aniž by musel znát svou rychlost nebo intenzitu lokálního magnetického pole.

3.4.2 Magnetitová hypotéza

Magnetitová hypotéza je založena na přítomnosti feromagnetických částic, zejména krystalů magnetického minerálu magnetitu (Fe_3O_4) nebo sulfidu greigitu (Fe_3S_4) v tkáních různých živočichů (Lefèvre et al., 2011). Tyto minerály působí jako malé magnety a reagují na magnetické pole v okolí (Wiltschko et Wiltschko, 2006). Mikroskopické částice magnetitu byly objeveny v čichovém epitelu pod kůží (obr. 3) horního zobáku holuba domácího (*Columba livia f. domestica*), pěnice slavíkové (*Sylvia borin*), červenky obecné (*Erithacus rubecula*), kura bankivského (*Gallus gallus*) (Walcott et al., 1979; Fleissner et al., 2007), ale i v tělech dalších živočichů, např. u ryb jako je losos nerka (*Oncorhynchus necra*) (Mann et al., 1988), pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*) (Diebel et al., 2000), úhoř japonský (*Anquilla japonica*) (Nishi, 2004), u mořských želv (Fuentes et al., 2004), u včel (Desoil et al., 2005) a také u bakterií (Yan, 2012).



Obr. 3: Vnitřní část horního zobáku holuba domácího (*Columba livia f. domestica*). Bílé body znázorňují místa, kde se patrně nalézají krystaly magnetického minerálu magnetitu (Fleissner et al., 2003)

Bakterie (*Magnetospirillum magnetotacticum*) byly poprvé objeveny v roce 1963 Salvatorem Bellinim, kterého následoval svými experimenty Roger Blackmore. Ten vyzkoumal, že krystaly feromagnetických částic ve vnitrobuněčné membráně vytvářejí řetězky, které fungují jako střílky kompasu (Yan et al., 2012). Částice jsou uloženy v magnetosomech obalených membránou v jednořetězkových nebo i víceřetězkových strukturách (Hanzlik et al., 1996). Bakteriím pomáhají orientovat se ve vodním prostředí pomocí siločar geomagnetického pole (Blakemore, 1975). Tento jev je pojmenován jako **magnetotaxe** (Schüler, 2008).

Objev magnetotaktických bakterií nabádal ke zkoumání podobných struktur u vyšších organismů, zejména ryb a ptáků (Walker et al., 1997). Feromagnetické částice byly také vyzkoumány v nosní sliznici pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*). Byly rozpoznány jednotlivé neurony, které reagovaly na změnu magnetického pole, ale nikoliv na změnu směru (Winklhofer, 2009). Interakci s geomagnetickým polem zajišťují řetízky magnetitu o délce 1 μm (Vácha et Němec, 2007). Magnetoreceptivní buňky mají konektivitu s nervovým systémem prostřednictvím výběžků trojklanného nervu, která končí uvnitř nosní lamely (Walker et al., 1997; Diebel et al., 2000).

Krystalky magnetitu byly taktéž objeveny u holuba domácího (*Columba livia f. domestica*), na šesti místech v podkoží horní poloviny zobáku inervovaném optickou větví trojklanného nervu. V rozvětvených zakončeních neuronů tzv. dendritech se podél buněčné membrány uspořádávají do shluků o velikosti 1 - 2 μm a jsou pojmenované jako superparamagnetické. Vedle nich se zde objevují destičky amorfního železa, které mohou fungovat jako zesilovače magnetického pole (Fleissner et al., 2003). Vzhledem k tomu, že železo by mohlo být pouze odpadním nebo vedlejším produktem metabolismu, přítomnost magnetitu v živočišné tkáni nemusí přímo znamenat jeho využití v magnetorepci (Johnsen et Lohmann, 2008). Inervace magnetoreceptorů trojklanným nervem byla dokázána jeho přetnutím, holub pak nebyl schopen rozeznat anomálie magnetického pole (Vácha et Němec, 2007).

Magnetické vlastnosti závisí také na velikosti a tvaru částic. Velké částice obsahují více domén, nejsou zahrnuty do spontánní magnetizace a proto nejsou vhodné k detekci geomagnetického pole. Jednodoméno-*vý* magnetit je tvořen malými mikročásticemi, které se projevují jako malé stálé magnety o velikosti asi 0,05 - 1,2 μm . Mají stabilní magnetický moment, který částice otáčí ve směru indukčních čar magnetického pole Země. Vytváří pasivní magnetickou orientaci u bakterií, ale zřejmě i aktivní, a je tak pravděpodobně základem magnetického kompasového smyslu u pstruhů a holubů (Wiltschko et Wiltschko, 2006).

Superparamagnetické částice jsou menší nanokrystalky o velikosti cca 2 - 5 nm. Jejich magnetický moment není stálý a volně se v nich otáčí. Krystal sám o sobě je nehybný a geomagnetické pole má vliv pouze na polohu magnetického vektoru uvnitř částice (Phillips et Deustschlander, 1997). Buňky s obsahem magnetitu mohou detekovat malé změny geomagnetického pole. Bylo zjištěno, že krátké a silné magnetické impulsy (500 μT / 5 ms) mohou měnit směr magnetizace jednodoméno-*vé* částice magnetitu nebo narušit uspořádání řetízků superparamagnetických krystalků. Vliv pulzace na orientaci

živočichů je tedy nepřímý, ale je silným důkazem pro roli magnetitu v magnetorecepci (Wiltschko et Wiltschko, 2005). Tento rušivý vliv není trvalý. Orientační chování je po několika dnech obnoveno (Winklhofer, 2009).

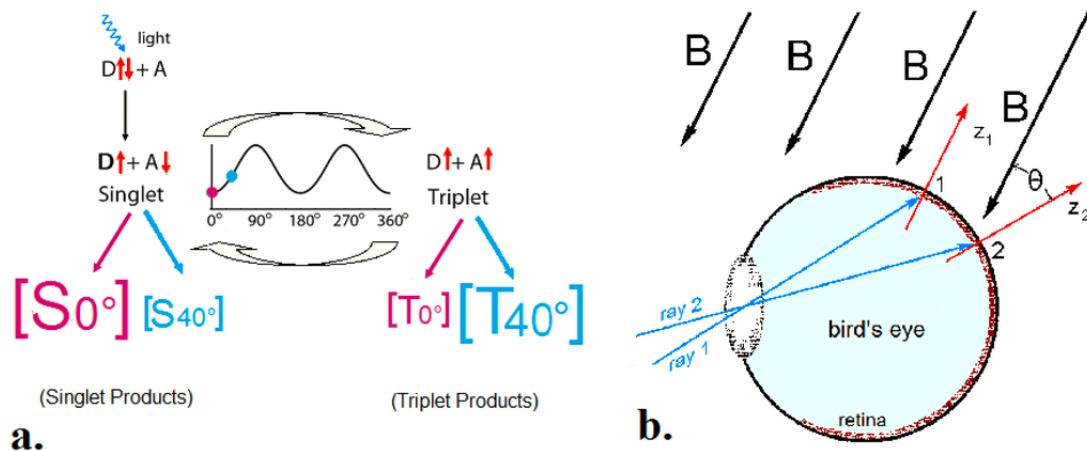
S výjimkou tkáňe zobáku u ptáků je dalším možným místem uložení magnetoreceptoru lagena vnitřního ucha, která obsahuje feromagnetické složky, jenž by mohly stimulovat směrově selektivní receptory buněk. Tato hypotéza je podpořena experimentem, kdy po odstranění lageny bylo pozorováno narušení schopnosti orientace ve směru svého přirozeného tahu u migrujících ptáků (Wu et Dickman, 2011).

3.4.3 Mechanismus radikálových párů

Tento model magnetorecepce byl navržený již v roce 1978 a předpokládá posloupanost na světle závislých chemických reakcí, při kterých se tvoří radikálové páry (Ritz et al., 2002). Mechanismus radikálových párů je hypotéza o podstatě magnetorecepce v živočišné říši inspirovaná jasnými efekty barvy a intenzity světla na magnetický kompas živočichů. Základem jsou specifické směrové interakce radikálových párů a magnetického pole patrně ve spojení s fotoreceptory (Ritz et al., 2000). Při dopadu fotonu dojde k excitaci elektronu do vyššího orbitalu a transportu elektronu jiné molekule. Dochází tak k tvorbě radikálového páru, který je značně nestálý. Volné elektrony mají buď opačnou rotaci nebo přejdou do souhlasné rotace (Vácha et Němec, 2007). Elektron, který byl excitovaný se může opět vrátit zpátky k dárcovské molekule. To ovšem závisí na intenzitě magnetického pole (Ritz et al., 2000). Tento mechanismus byl navržen jako fyzikální základ inkлинаčního magnetického kompasu závislého na světle např. u čolků a ptáků (Philips et Borland, 1992). Mechanismus radikálových párů není funkční při absenci světla nebo po oddělení optického nervu. Magnetický kompas založený na tomto mechanismu není citlivý na polaritu geomagnetického pole či malé změny jeho intenzity, ale může být narušen radiovými vlnami (Winklhofer, 2010).

Jestliže molekula chemické látky obsahuje orbital s jedním nepárovým elektronem, pak se jedná o radikál. Radikálový pár je tedy tvořen dvojicí molekul s nepárovými elektrony, který vzniká např. při předání jednoho elektronu od donoru k akceptoru. Radikály tedy vznikají oxidací nebo redukcí molekul. Nepárový elektron se vyskytuje ve dvou spinových stavech (\uparrow nebo \downarrow). Dle vzájemné orientaci spinů elektronů radikálového páru se rozlišují stavy na antiparalelní, neboli singletový stav ($\uparrow\downarrow$) a paralelní čili tripletový stav ($\uparrow\uparrow$). Všechny elektronové spiny mají přidružený magnetický moment.

Na vzájemnou přeměnu singletového a tripletového stavu (obr. 4) může mít vliv vnitřní nebo vnější magnetické pole (Schulten et Windemuth, 1986).



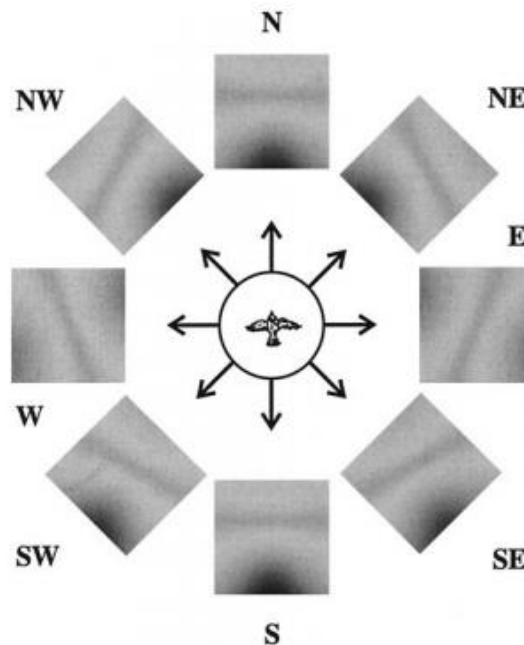
Obr. 4: a: Model mechanismu radikálového páru magnetorecepce. Světlem indukovaný transfer elektronu z donorové molekuly D k akceptorové molekule A. Červené šipky představují spiny elektronů a jejich orientaci (singletový stav S a tripletový stav T). Směr působení geomagnetického pole (0° nebo 40°) má významný vliv na dynamiku změny orientace spinu a tedy i na celkový výsledek produktů.

b: Ptačí oko, kde se světelné paprsky promítají na sítnici. Fotoreceptory v různých částech sítnice jsou orientovány v různých úhlech vůči směru magnetického vektoru. Může se lišit i rozsah jejich ovlivnění geomagnetickým polem. Výsledkem by pak mohl být vznik zrkavých obrazců okolního magnetického prostředí (Wiltschko et Wiltschko, 2014b).

Radikálové páry nejčastěji vznikají ve fotopigmentech (flavinu a chlorofylu), které jsou součástí radikálových párů nebo se podílejí na přenosu excitační energie (Ritz et al., 2002). Fotopigment, který by nejlépe odpovídal na funkci chemického magnetoreceptoru, je v současnosti **kryptochrom**. Jde o fotorecepční protein, který je schopen vytvářet dostatečně dlouho fungující radikálový pár (Ritz et al., 2010a). Kryptochrom je přítomen v sítnici oka obratlovců a je citlivý na světlo v modrozeleném spektru (Ritz et al., 2000). Tyto fotorecepční proteiny mají taková absorpční spektra, která odpovídají spektrům pro využití magnetického kompasu (Vácha et Němec, 2007). Experimentálně byly prokázány u pěníce slavíkové (*Sylvia borin*), která migruje hlavně v noci (Mouritsen et Ritz, 2005).

Tento model předpokládá úzkou vazbu mezi fotorepceí a magnetorepceí. Pokud by se potvrdila tato hypotéza o přítomnosti specializovaných receptorů v sítnici oka živočichů, efektivita přenosu světla by se pak lišila v různých částech sítnice podle toho, jaká by byla poloha vektoru fotopigmentů vzhledem k magnetickému poli planety Země.

Přijímaný signál by tak mohl generovat obrazce, které by se jevily jako oblouky nebo kruhy (obr. 5), a kontrast by byl závislý na aktuální intenzitě magnetického pole. (Ritz et al., 2000).



Obr. 5: Vizualizace zrakového vjemu vytvořeného magnetickým polem Země při ptačím letu rovnoběžně s horizontem při inklinaci geomagnetického pole 68° (Ritz et al., 2000).

Provázanost chemických reakcí magnetorecepce s fotorepceí by vysvětlovala i změny chování, které živočichové vykazují při úplňku. Zvířata, která migrují v noci, pro svou orientaci potřebují světlo příslušných vlnových délek, aby mohli využít kompas založený na principu radikálových párů. Změny geomagnetického pole by tak mohly být vnímány intenzivněji v období úplňku (Nishimure et Fukushima, 2009). Modulace nepředpokládá rozlišení geografického severu a jihu, ale poskytne informaci o sklonu siločar a tedy i o pohybu na severní či jižní polokouli (Ritz et al., 2000).

3.4.4 Mechanismy magnetorecepce u ptáků

Magnetickou fotorepceci podmiňují vhodně orientované fotopigmenty do různých směrů v prostoru. Sférické uspořádání je díky kulovitému tvaru oka. Experimentálně bylo zjištěno, že ptáci, kterým bylo zakryto pravé oko, nebyli schopni orientace, ale po zakrytí levého oka se orientovali bez problémů (Wiltschko et al., 2002). U migrujících pěvců bylo objeveno, že se na magnetorepceci podílí pouze pravé oko a tedy i levá mozková hemisféra (Wiltschko et Wiltschko, 2005). Výzkumy na jiných ptácích, konkrétně na

kachně domácí (*Anas platyrhynchos f. domestica*) tento jev neprokázaly, což signalizuje, že laterizace magnetického kompasu může být omezena jen na některé druhy ptáků (Freire et Birch, 2010).

Ptáci využívají dva modely magnetorecepce - magnetitový a mechanismus radikálových párů. Kuřata kura domácího (*Gallus gallus f. domestica*) byla podrobena výzkumu, při kterém byla umrtvena horní část zobáku lokální anestezií, kde se nalézají feromagnetické struktury považované na potencionální magnetoreceptory. Ani po tomto zásahu kuřata neztratila orientační smysl (Wiltschko et al., 2007b).

Kompas koncipovaný na fotochemickém principu vnímá sklon inklinace geomagnetického pole nikoliv polaritu. Jeho funkčnost je vázána i na celkem úzké rozmezí intenzity magnetického pole (Vácha et Němec, 2007). Je také citlivý na kmitočet o frekvencích v řádu MHz, což jsou radiové vlny a reakce živočichů při behaviorálních testech na tyto oscilace jsou charakteristickým identifikátorem tohoto typu magnetorecepce. Tyto frekvence totiž nemají vliv na mechanismus založený na magnetitové hypotéze (Wiltschko et Wiltschko, 2005).

3.5 Strukturální charakteristika kryptochromů

Kryptochromy se vyskytují u rostlin i živočichů. Jsou to flavoproteinové fotoreceptory citlivé zejména na oblast modrého a UVA spektra světla. Jako kofaktor obsahují flavin adenin dinukleotid nebo flavin mononukleotid (Cashmore et al., 1999). V živočišné říši hrají zásadní úlohu při vzniku a udržování cirkadiálních rytmů a předpokládá se, že mohou fungovat jako magnetoreceptory (Liedvogel et Mouritsen, 2010).

Molekulární vlastnosti tohoto fotoreceptoru byly poprvé objeveny u husečnicku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Předmětem tehdejšího výzkumu byl jeho mutant s nefunkčním kryptochromem, u něhož není hypokotyl inhibován modrou částí světelného spektra (Ahmad et Cashmore, 1993). U rostlin jsou kryptochromy závislé na modrém světle. Mají velký význam při regulaci vývoje a růstu, hormonální signalizaci, metabolismu, fotosyntéze, stresových reakcích, fotoperiodické iniciaci kvetení a synchronizaci cirkadiálních rytmů s denními cykly světlo - tma (Dodson et al., 2013). Další typy kryptochromů byly později objeveny také u dalších druhů rostlin, bakterií, bezobratlých živočichů i obratlovců (Li et al., 2007; Rodgers et Hore, 2009), zejména u myši a člověka (Hsu et al., 1996).

Význam kryptochromů v buněčném signálování v živočišné říši byl poprvé popsán u hmyzu, konkrétně u octomilky obecné (*Drosophila melanogaster*) (Stanewsky et al., 1998; Emery, 1998; Mazzotta et al., 2013). Vědci si všimli, že mutace v kryptochromu octomilky měla za následek nesprávnou synchronizaci cirkadiálního rytmu. Objev interakce kryptochromu s cirkadiálními proteiny navíc potvrdily jeho funkci jako světločivného prostředku synchronizace cirkadiálních hodin (Ashmore et Seghal, 2003; Panda et al., 2003). Kryptochromy jsou schopné vytvářet dlouho žijící radikálové páry s chemicky rozdílnými singletovými a tripletovými stavy (Ritz et al., 2010a). Splňují nejlépe požadavky kladené na magnetorecepční molekulu mechanismu radikálových párů. Díky jejich lokalizaci v sítnici na ně dopadá světlo a může tak dojít k excitaci a tvorbě radikálových párů. Uspořádání fotorecepčního epitelu sítnice je sférické a díky tomu může být v jeden okamžik zachycen vliv geomagnetického pole z kteréhokoliv směru (Nießner et al., 2011).

3.5.1 Rozdělení kryptochromů

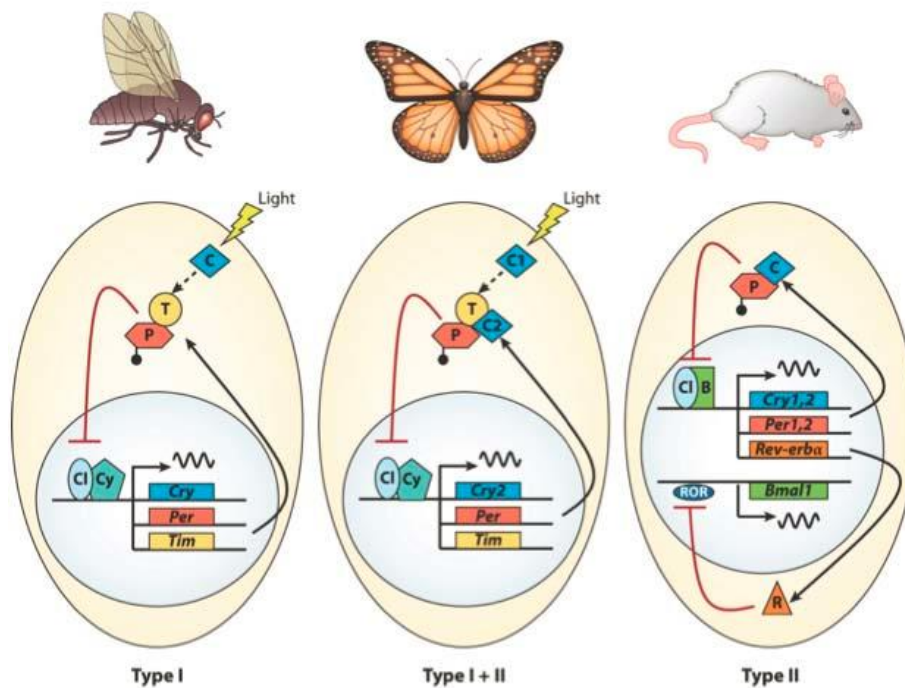
Kryptochromy mohou být rozděleny do hlavních skupin na základě jejich role v cirkadiálních rytmech. Dělí se tedy na rostlinné, živočišné a Cry-DASH kryptochromy. **Rostlinné** jsou citlivé na modré světlo a UVA záření. Na základě jeho absorpce synchronizují cirkadiální hodiny (Somers et al., 1998).

Živočišné nemají zatím prokázanou přímou citlivost na světlo. Řídí intracelulární transkripční vazební smyčku cirkadiálních hodin a slouží jako potencionální represor transkripčních faktorů (Gegear et al., 2008).

Cry-DASH kryptochromy mají fotochemické a strukturální vlastnosti podobné fotolyázám, které jsou schopné opravit DNA, ale jejich signální role není ještě příliš jasně stanovena (Chaves et al., 2011)

Kryptochromy a fotolyázy mají podobné fotoaktivní domény. Kryptochromy oproti fotolyázám sice ztratily schopnost opravit DNA, ale získaly novou funkci v signalizaci (Liedvogel et Mouritsen, 2010). U savců nejsou kryptochromy savčího typu citlivé na světlo, ale mají zásadní vliv na funkci cirkadiálních rytmů (Kume et al., 1999). U octomilky obecné (*Drosophila melanogaster*) kryptochromy hmyzího typu umožňují světelnou synchronizaci cirkadiálních hodin a jejich rytmus může být ovlivněn magnetickým polem (Yoshii et al., 2009; Fedele et al., 2014; Bazalová et al., 2016). Zajímavostí je (obr. 6), že u některých druhů hmyzu se mohou vyskytovat pouze

krytochromy hmyzího typu, zatímco u jiných jen krytochromy savčího typu, nebo i oba druhy společně (Yuan et al., 2007).



Obr. 6: Znárodnění tří typů cirkadiálních systémů a zapojení krytochromů. Vlevo: typ I krytochrom hmyzího typu lokalizován v cytoplazmě charakteristický pro octomilky a další druhy hmyzu. Uprostřed: kombinace I + II typu typický pro monarchu stěhovavého (*Danaus plexippus*) a další druhy hmyzu. Vpravo: typ II krytochrom savčího typu cirkulující mezi jádrem a cytoplazmou nalézající se např. u myši, lidí i hmyzu. Červené linie zobrazují inhibici a černé šipky světlem indukovanou degradaci (Close, 2014).

3.5.2 Cirkadiální rytmy

V živočišné říši krytochromy fungují jako hlavní komponenty cirkadiálních hodin, které řídí fyziologické, biochemické i behaviorální rytmy a z pozice fotoreceptorů synchronizují samotné cirkadiální rytmy. Biologické cirkadiální hodiny jsou svojí podstatou biochemický oscilátor s periodou cyklu přibližně 24 hodin (může kolísat mezi 20 - 28 hodinami). Tento cyklus může být přenastaven po vystavení světlu nebo jiným signálům prostředí. Centrální oscilátor nacházející se v mozku kontroluje cirkadiální projevy celého organismu a zároveň periferní tkáňové oscilátory. Oscilace je způsobena zpětnovazebnou smyčkou, která je tvořena soustavou hodinových transkripčních faktorů: timeless (Tim), period (Per), clock (Clk), Bmal1 a zajisté krytochromy (Cry).

Cílem posledních výzkumů je vysvětlení způsobu, jakým světlo aktivuje živočišné kryptochromy, popis jejich vlivů na cirkadiální rytmy živých organismů a v neposlední řadě i přesná role kryptochromů v magnetorecepci živočichů (Panda et al., 2003).

3.5.3 Fotolyázové skupiny

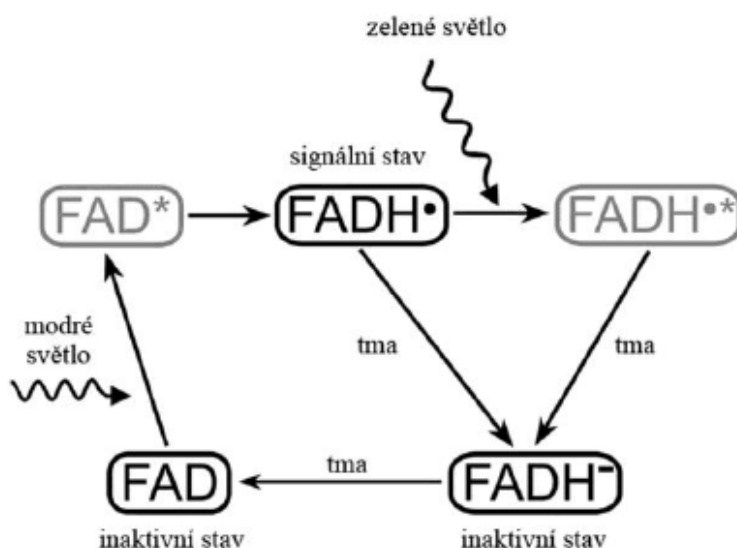
Fotolyázy a všechny kryptochromy sdílejí výraznou sekvenční podobnost v N-terminálních fotoreaktivních doménách. Domény mají bilobární strukturu a jsou rozděleny na dvě subdomény. N-terminální subdoména PHR má trojrozměrnou strukturu skládající se z pěti centrálních β skládaných listů okolní α -šroubovice. Pro kryptochromy jsou charakteristická C-zakončení různých velikostí. U fotolyáz nejsou přítomny. C-koncová doména je pravděpodobně nezbytná pro řadu kryptochromů specifických funkcí. Slouží k interakci s vazebnými partnery. Cry-DASH kryptochromy tuto doménu postrádají (Rodgers et Hore, 2009).

Uvnitř kryptochromů v PHR subdoméně není kovalentně vázaný kofaktor (flavin adenin dinukleotid). Dalším kofaktorem může být methenyltetrahydrofolát nebo pterin sloužící jako chromofor. V blízkosti flavin adenin dinukleotidu se nachází trojice tryptofanových zbytků (Trp₄₀₀, Trp₃₇₇, Trp₃₂₄), kdy jeden je lokalizován nejbližší k flavin adenin dinukleotidu a druhý naopak při povrchu PHR domény. Tento řetězec tří aminokyselin kryptochromů (tzv. tryptofanová triáda) je po absorpci světla součástí intramolekulárního přenosu elektronů k flavin adenin dinukleotidu a podílí se na její fotoredukci $FADH\cdot$ (Hoang et al., 2008). Podle převládajícího modelu radiálové magnetorecepce světlem excitovaný flavin adenin dinukleotid odebere elektron nejbližšímu Trp. Reakce se šíří podél Trp řetězce až k Trp, který je nejbližší k povrchu kryptochromu a ten vytvoří radikál $Trp\cdot$. S $FAD\cdot^-$ pak společně vytváří radikálový pár ($FAD\cdot^-$, $Trp\cdot^+$) (Weber et al., 2010).

Při určitém redoxním stavu flavin adenin dinukleotidu se mění konformace C-konce kryptochromu, který dostává signální stav, že je aktivován. Ve tmě je flavin v základním oxidované stavu. Teprve až po absorpci modrého/UV světla dochází k excitaci a k fotoredukci flavinu. To vede ke vzniku $FAD\cdot^-$. Při konstantním osvětlení se flavin adenin dinukleotid vyskytuje ve třech redoxních formách ($FAD\cdot^-$, $FADH\cdot$, $FADH^-$), které jsou v dynamické rovnováze a mohou se vzájemně přeměňovat. Magnetické pole může posunout poměry těchto stavů a tak i míru signalizace kryptochromů (Shirdel et al., 2008).

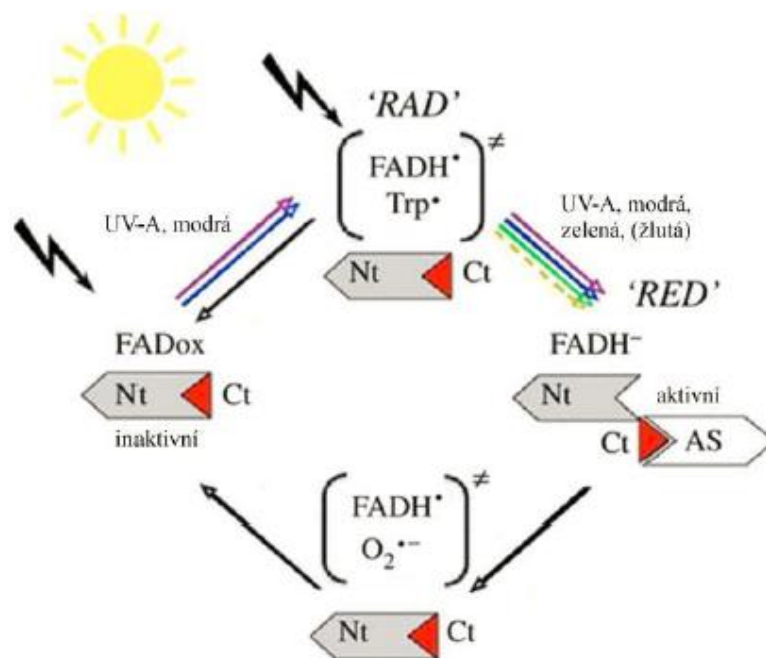
Plně oxidovaná forma chromoforu flavin adenin dinukleotidu (FAD, FAD_{ox}) je pravděpodobně inaktivní neboli nesignální stav. Ve tmě se kumuluje ve velkém množství. Po absorpci krátkovlnného UV záření a modrého světla se flavin adenin dinukleotid dostává do excitovaného stavu (FAD^{*}) a je zahájen elektronový transfer pomocí Trp triády a vzniká tak částečně redukovaná forma semichinonu (FADH[•], FAD^{•-}). Tato forma signálním stavem proteinu (Müller et Carell, 2009).

Fotony zeleného světla jsou pak FADH[•] absorbovány a vzniká plně redukovaná inaktivní forma hydrochinonu (FADH⁻, FADH₂) (Solovyov et Schulten, 2009). Tato plně redukovaná forma se oxiduje na základní stav a cyklus se tak uzavírá (obr. 7). Tato oxidace může probíhat i pomocí oxidačního činidla bez přístupu světla. Popsaný cyklus probíhá tímto směrem pokud jsou elektrony vznikajících radikálových párů v tripletovém stavu. Když jsou spiny elektronů radikálů v singletovém stavu, tak se při zpětném přesunu elektronu z Trp₃₂₄ do FADH ruší aktivní stav kryptochromu (Johnsen et al., 2007).



Obr. 7: Fotocyklus flavinu. Signální stav kryptochromu je dán oxidačním stavem jeho flavinového kofaktoru FAD, který existuje ve třech redoxních formách, jenž mohou mezi sebou vzájemně přecházet (FAD^{•-}, FADH[•], FADH⁻). FAD se akumuluje ve tmě, modré světlo spouští fotoredukci FAD a tvorbu semichinonu FADH[•]. Fotony zeleného světla mohou být absorbovány radikálem FADH[•] a vzniká tak plně redukovaná forma FADH⁻. Ta se ve tmě opět oxiduje do základní inaktivní formy FAD (Solovyov et Schulten, 2009).

Nieβner et al. (2013) navrhují podobný fotocyklus flavinu, kde signální stav kryptochromů spojují s jiným redoxním stavem kofaktoru FADH^- , který vzniká sekundární absorpcí světla až po nezbytné primární absorpci UVA. V druhé absorpci světla jsou zahrnuty i delší vlnové délky, včetně žlutého světla. Různé redoxní stavy flavin adenin dinukleotidu mají odlišné absorpční vlastnosti. Absorpční křivka plně oxidované formy chromoforu flavin adenin dinukleotidu FADox neukazuje téměř žádnou absorpci světla nad 500 nm. Po delší expozici, kdy se flavin adenin dinukleotid redukuje, se absorpce objevuje i v oblastech žlutého světla (obr. 8). Role žlutého světla ve vnímání magnetického směru není zatím úplně zřejmá. Zdá se, že účinek monochromatického žlutého světla ve druhém kroku flavinového cyklu je možný, protože zásoba částečně redukovaného semichinonu, který je nezbytný pro vznik radikálového páru (FADH^\bullet , Trp^\bullet) v tomto stavu určitou dobu (přibližně 30 minut) přetrvává a během této doby může být působením žlutého světla ovlivněna (Nieβner et al., 2013).



Obr. 8: Flavinový fotocyklus kryptochromu. (Nt) N-konec, (Ct) karboxy-konec proteinu. Černé šipky znázorňují na světle nezávislou reakci (Nieβner et al., 2013).

Geomagnetické pole ovlivňuje průchod radikálních párů redoxním cyklem. Magnetické pole mění orientaci spinu a podíl přeměn mezi singletovými a tripletovými stavy. Zatímco pár v singletovém stavu se může zpětným transferem elektronu vrátit do výchozího stavu bez jakékoli signalizace, pár v tripletovém stavu může pokračovat v cyklu a dát vznik rekčním signálním produktům. Tímto způsobem magnetické pole mění dobu, po kterou se kryptochrom nachází v signálním stavu (Rodgers et Hore, 2009). Vzájemná přeměna mezi singletovým a tripletovým stavem může mít vliv na rovnováhu reakce, která je posunuta jedním nebo druhým směrem (Ritz et al., 2000). Může se tak měnit množství signálního produktu, což může být doprovázeno i změnou odpovědi fotoreceptoru (Solovyov et al., 2010).

3.6 Magnetický alignment

Poziční chování neboli magnetický alignment představuje reakci živočichů na geomagnetické pole Země, která není spojená s jakýmkoli prostorovým cílem. Různé druhy živočichů spontánně rovnají osu svého těla ve směru siločar, nebo kolmo na ně jak uvádí studie např. (Burda et al., 1990; Vácha, 1994; Wiltschko et Wiltschko, 1995; Begall et al., 2008; Hart et al., 2013b). Tento jev je nejvíce patrný při odpočinku, ale děje se tak i při různých aktivitách jako např. při budování podzemních chodeb a hnízdišť (Burda et al., 1990), příjmu potravy (Begall et al., 2008, 2013), lovu (Červený et al., 2011), orientaci pod vodou (Hart et al., 2012), přistání na vodní hladinu (Hart et al., 2013a), vyměšování (Hart et al., 2013b) nebo úniku do bezpečí (Obleser et al., 2016).

Lze se domnívat, že živočich tak šetří energii (v případě odpočinku) nebo získává v daných podmínkách určitou výhodu. Dle postavení těla živočichů vůči osám magnetických siločar, se orientace rozlišuje na unimodální, bimodální a quadrimodální. Při unimodální orientaci dochází k preferenci pouze jednoho směru. Bimodální charakter orientace se projevuje dvěma převládajícími směry. Jedním z důvodů kruhové bimodality může být to, že zvířata mají učinit volbu mezi dvěma směry, které jsou více či méně výhodné. Občas se může vyskytnout i quadrimodální charakter orientace, kde postavení čtyř směrů je od sebe vzdáleno 90°. Např. vystavení polarizovanému světlu může vést k takovému vzoru (Batschelet, 1981). Laboratorní studie potvrdily jistou preferenci směrových pohybů v magnetickém poli u bakterií, hmyzu, ryb, obojživelníků, plazů, ptáků a savců např. (Burda et al., 1990; Vácha, 1994; Wiltschko et Wiltschko, 1995; Begall et al., 2008; Hart et al., 2013b).

3.6.1 Směrová preference u bakterií

Magnetotaxe je úkaz, kdy se bakterie obsahující magnetitové částice směrově pohybují v magnetickém poli (Yan et al., 2012). Feromagnetické částice ve formě minerálu magnetitu (Fe_3O_4) nebo sulfidu greigitu (Fe_3S_4) jsou uloženy v magnetosomech obalených membránou (Lefèvre et al., 2011). Magnetosomy uložené v jednořetízkových nebo i víceřetízkových strukturách fungují jako střelky kompasu (Yan et al., 2012). Bakteriím umožňují vnímat geomagnetické pole a pasivně se otáčet podél siločar externího magnetického pole (Blakemore, 1975). Tato orientace umožňuje bakteriím se ve vodním prostředí dostat do semi-anaerobních zón (Begall et al., 2008). Poprvé byl tento jev spatřen u bakterie (*Magnetospirillum magnetotacticum*) (Schüler, 2008).

3.6.2 Směrová preference u hmyzu

U hmyzu byla potvrzena široká škála magnetorecepčních schopností. Hmyz při své orientaci využívá slunečního kompasu, polarizovaného světla, orientačních bodů, feromonů, vibrací a gravitace. Stejně jako u ptáků i u hmyzu nelze vyloučit mechanismus založený na magnetitové hypotéze pro magnetickou mapu ani mechanismus radikálových párů pro magnetickou kompasovou orientaci (Wiltschko et Wiltschko, 2006). Mechanismus založený na magnetitu předpokládá využití krystalků feromagnetických částic přítomných v různých tkáních živočichů (Desoil et al., 2005), zatímco místem světelně závislého magnetického kompasu by mohly být fotosensitivní buňky umístěné v oku (Philips et al., 2010).

Poziční chování se vyskytuje u blanokřídlého (*Hymenoptera*) i dvoukřídlého (*Diptera*) hmyzu (Vácha, 1994; Begall et al., 2008). Mnoho testů a experimentů bylo provedeno na eusociálním hmyzu, a doposud nejvíce prozkoumaným blanokřídlým druhem je zřejmě včela medonosná (*Apis mellifera*), která využívá informace z geomagnetického pole pro svou orientaci. Existují vědecké důkazy, že včely využívají magnetické pole, včetně jeho pravidelných denních změn v intenzitě a směru nejen k synchronizaci cirkadiánních rytmů (Lindauer et Martin, 1972), ale pro orientaci a navigaci při hledání zdrojů potravy, migraci, létání k cíli, pohyb na krátké vzdálenosti v okolí úlu atd. Další formou je vychýlení díla stavby nebo včelí tanečky, u kterých dochází k odchylkám ba dokonce tanec zcela ustane (De Jong, 1982). Magnetorecepce včel byla dokazována pomocí experimentu s miniaturním magnetem, který byl umístěn na trupu včely. Testem úspěšně prošly pouze včely, které na sobě magnet neměly (Gould et al., 1978). Behaviorální experimenty dokazují, že včely jsou extrémně citlivé i na malé

změny v magnetickém poli (Kirschvink et al., 1997) a jsou schopné se naučit rozlišovat větší i menší lokální magnetické anomálie (Kirschvink et al., 1992a). Některé druhy jihoamerických včel jako např. (*Schwarziana quadripunctata*) jsou schopny vnímat také anomálie spojené s magnetickou bouří (Esquivel et al., 2007). U včely (*Tetragonisca angustula*) bylo pozorováno ovlivnění směru letu po otočení vertikální složky magnetického pole (Esquivel et al., 2008). Magnetické podněty mohou také sloužit k vizuálnímu určení orientačních bodů nebo rozlišení mezi panoramatickými modely např. v situaci, kdy včela nemá informaci o poloze slunce (Frier et al., 1996). Závislost magnetorecepce na světle u včel byla popsána již v roce 1984 (Leucht et al., 1984). Výše zmíněné znaky pozičního chování včel dokazují schopnost magnetorecepce, i když samotný mechanismus magnetorecepce nebyl dosud uspokojivě vysvětlen. Pravděpodobně se jedná o kombinaci několika mechanismů (Válková et Vácha, 2012).

Magnetická orientace byla vypořizována u larev druhého instaru octomilky obecné (*Drosophila melanogaster*), kde larvy vykazovaly spontánní quadrimodální orientaci při osvětlení o vlnové délce 365 nm (Dommer et al., 2008; Painter et al., 2013). Při testování magnetické orientace dospělců při stejném světelném spektru bylo prokázáno poziční chování. Při vlnové délce světla 500 nm byla směrová reakce posunuta o 90° oproti testovanému směru. Podobný posun byl vypořizován u potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) (Vácha et al., 2008b) a také u obojživelníků (Phillips et Borland, 1992; Freaque et Phillips, 2005). Na orientaci octomilek má tedy vliv vlnová délka světla a podle všeho tak využívá systém magnetorecepce založený na mechanismu radikálových párů, jenž je závislý na světle. Bylo vyzkoumáno, že jsou octomilky schopny kompasové orientace i v UV spektru světelného záření (Phillips et Sayeed, 1993; Wajnberg et al., 2010) a ukázalo se, že kryptochromy jsou nezbytné pro magnetickou citlivost závislou na světle (Yosii et al., 2009; Bazalová et al., 2016). Octomilky jsou skvělým modelovým organismem z mnoha důvodů, zejména však proto, že jsou dostupné transgenní a mutantní linie, u kterých je možnost vypnout a měnit různé geny a fotorecepční kaskády (Gegear et al., 2008). Mutantní jedinci s chybějícím genem pro kryptochrom nejsou schopni orientace na základě informací z geomagnetického pole (Gegear et al., 2010).

Magnetickou kompasovou orientaci využívají také motýli jako např. monarcha stěhovavý (*Danaus plexippus*) při téměř 4 000 km dlouhé migraci na svá zimoviště v Mexiku (Etheredge et al., 1999; Mouritsen et Frost, 2002) a dále třeba žluťásci, konkrétně žluťásek statirský (*Aphrissa statira*) (Srygley et al., 2006). Severoamerický druh čmeláka

(*Bombus impatiens*) pravděpodobně při orientování ve tmě využívá na světle nezávislou magnetorecepci (Chittka et al., 1999).

Behaviorální testy s potěmníkem moučným (*Tenebrio molitor*) potvrzují, že orientace těchto brouků je závislá nejen na přítomnosti světla (Vácha et al., 2004), ale i na jeho vlnové délce (Vácha et al., 2008b). Pokusy s převrácenou vertikální složkou magnetického pole signalizují, že potěmníci využívají k orientaci inkliniční kompas (Vácha et al., 2008c).

Behaviorálními experimenty švába amerického (*Periplaneta americana*) byly zkoumány nepodmíněné reakce na periodické změny geomagnetického pole. Švábi byli podrobeni výzkumu v délce 90 minut s periodicky rotovanou horizontální složkou geomagnetického pole o 60°. Kontrolou k tomuto testu byli zkoumaní jedinci vystaveni přirozenému poli. Aktivita pohybu byla měřena jako počet otoček těla testovaných jedinců, kteří byli vystaveni rotovanému poli a srovnávaly se s intervaly před a po zásahu do geomagnetického pole s kontrolní skupinou švábů. Změny ve směru magnetického pole zapříčinily u švábů zvýšenou aktivitu (Vácha, 2006). Další výzkumy prokázaly quadrimodální orientaci při odpočinku. Těla švábů byla rozmístěna podél hlavních magnetických os ve všech hlavních směrech. Jedna z teorií nabízí vysvětlení, že může jít o ochranu před predátory, protože skupina švábů má díky tomuto postavení podél os geomagnetického pole dostatečné ukotvení v prostoru nezávislé na pohybu nebo zrakové kontrole. Toto postavení má význam především v neznámém prostředí (Vácha et al., 2010). Poziční chování se u švábů nevytrácí ani po ablaci tykadla, což vylučuje tykadla jako specializovaný orgán pro magnetorecepci. Zatím existuje velmi málo testů reakce hmyzu na směrovou komponentu magnetického pole (Vácha et al., 2008a).

Termity druhu (*Amitermes laurensis*) orientují svá termitišťe výhradně bimodálně, čili stavějí je podél severojižní osy. Během experimentálního výzkumu byla vybrána čtyři hnízda, u kterých byly zakopány magnety po obou stranách. Vědci předpokládali stavbu termitišťe, ale jinak orientovaného nebo deformovaného. Po sedmi letech výzkumu se ukázalo, že vlivem magnetické síly nebo postavení magnetu vůči hnízdu, žádné termitišťe na místě hnízda nevyrostlo. Dokonce ani jedna ze čtyř potencionálních nových kolonií nepřežila, zatímco v případě čtyř kontrolních vzorků, které nebyly vystaveny magnetismu, proběhla výstavba termitišťe bez problémů a vznikly i nové kolonie (Grigg et al., 1988). U termity kompasového (*Amitermes laurensis*) a termity druhu (*Nasutitermes exitiosus*) byly izolovány magnetické nanočástice z hlavy, hrudi a břicha. Nejvíce částic se našlo v hudi a břiše. Analýzy prokázaly jejich biologickou funkčnost (Maher, 1998). Vědci našli

magnetický materiál i v hlavě termita cvakavého (*Neocapritermes opacus*). Přítomnost organizovaného uskupení magnetických částic naznačuje funkci jakožto magnetického senzoru (Alves et al., 2004).

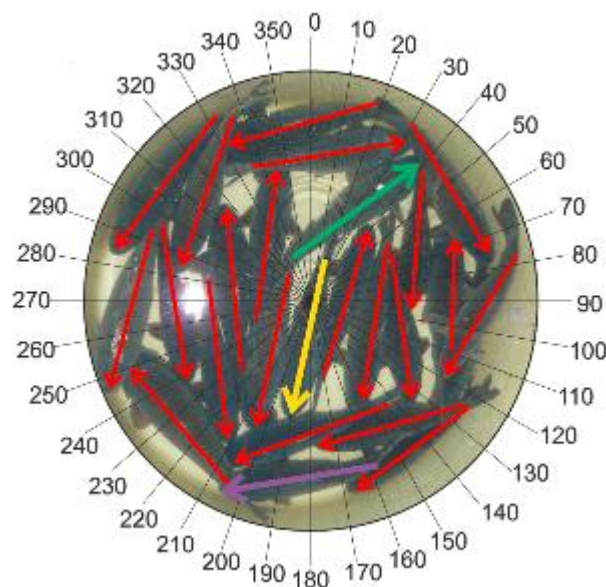
Mravenci jsou také často zkoumanou skupinou eusociálního hmyzu. U mravence rezavého (*Myrmica ruginodis*) a mravence žahavého (*Myrmica laevinodis*) byl objeven oxid železa (Fe_2O_3) v tykadlech v tzv. **Johnstonově orgánu**. (Volwes, 1954). Nález potvrzují i výzkumy mravenců druhu (*Solenopsis substituta*) (Abracado et al., 2005), (*Solenopsis interrupta*) (Abracado et al., 2008) nebo (*Pachycondyla marginata*) (Oliveira et al., 2012). Při zkoumání mravence druhu (*Solenopsis invicta*) nebylo nalezeno železo obsahující magnetitové částice u dělníků, okřídlenců ani královny. Dutina břišní velkých dělníků sice obsahovala velké množství železa, ale nelze vyloučit, že se jednalo pouze o metabolický produkt (Slowik et Thorvilson, 1996). Zkoumáno bylo i poziční chování mravenců v závislosti na změnách magnetického pole. Sběrači mravence krejčíka (*Oecophylla smaragdina*) změnili svůj směr v závislosti na vyvolané změně magnetického pole (Jander et Jander, 1998). Podobné chování se projevilo i u mravenců druhu (*Atta colombica*) při návratu do mraveniště (Riveros et Srygley, 2008) nebo u kolonie mravence druhu (*Pachycondyla marginata*) (Leal et Oliveira, 1995). Mezi další druhy mravenců, u kterých byly provedeny experimenty v oblasti magnetorecepce, patří např. mravenec luční (*Formica substituta*) (Camlitepe et al., 2005) nebo druh (*Solenopsis substituta*) (Wajnberg et al., 2000).

3.6.3 Směrová preference u ryb

První výzkumy magnetorecepce ryb se převážně týkaly migrujících druhů. Orientace těla podél hlavních magnetických os během odpočinku bylo prokázáno u úhoře říčního (*Anquilla anquilla*) (Tesch et Lelek, 1973), karase zlatého (*Carassius auratus*) (Becker, 1974) pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*) (Chew et Brown, 1989; Eder et al. 2012;) lososa nerky (*Oncorhynchus nerka*) (Quinn, 1980; Mann et al., 1988) či lososa čavyči (*Oncorhynchus tshawytscha*) (Kirschvink et al., 1985) Bimodiální orientace byla nedávno prokázána i u akvarijských druhů jako např. danio pruhované (*Danio rerio*) (Takebe et al., 2012) nebo tilápie mozambická (*Tilapia zillii*) (Shcherbakov et al., 2005). Z hlediska magnetismu byl zkoumán tuňák žlutoploutvý (*Thunnus albacares*) (Walker, 1984), úhoř japonský (*Anguilla japonica*) (Nishi et Kawamura, 2005), dále z evropských druhů ryb např. pstruh obecný (*Salmo trutta*), jehož potěr reaguje na magnetické pole (Formicki et al. 2004a), okoun říční (*Perca fluviatilis*), plotice obecná (*Rutilus rutilus*),

perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*) a ouklej obecná (*Alburnus alburnus*), u kterých se také prokázala schopnost vnímat magnetickou energii (Formicki et al., 2004b).

Čeští vědci zkoumali kapra obecného (*Cyprinus carpio*), jenž je jeden z hospodářsky nejvýznamnějších druhů sladkovodních ryb v Evropě. Tato ryba je považována za nemigrující druh, ale v přirozených podmínkách nespoutaných řek, se mohou kapři pohybovat až několik stovek kilometrů (Stuart et Jones, 2006). Data byla získána z 25 míst v předvánočním období. Bylo pořízeno 817 snímků z 80 kádí o průměru 120 cm a hloubce 60 cm. Fotografie byly postupně upravovány tak, aby mohl být získán výsledný vektor převládajícího směru (Hart et al., 2012). Vpusť čerstvé vody pro okysličení té v kádích by mohla vytvářet proudy, které by mohly negativně ovlivnit výsledky (Oca et al., 2004). Proto byly vyselektovány snímky, kde by průtok proudící vody v kádi mohl ovlivnit orientaci ryb. Statistické analýzy potvrdily (obr. 9), že se kapři srovnávají s hlavní magnetickou osou sever - jih (Hart et al., 2012). Magnetický alignment u ryb by se mohl jevit jako unimodální, ale v tomto případě převládál bimodální (Begall et al., 2013). Studijní kádě byly umístěny na rušných ulicích poblíž supermarketů a ve večerních hodinách zde byl vliv světla z pouličních lamp. Tyto vlivy lze označit jako elektromagnetické znečištění, které může mít negativní dopad na magnetorecepci (Burda et al., 2009). Dopad světla z pouličních lamp se neprokázal jako rušivý element (Hart et al., 2012).



Obr. 9: Grafické znázornění měření azimutů kapra obecného (*Cyprinus carpio*). Vypracované šipky podél osy těla ryb zobrazují orientaci kaprů ve zkoumaných kádích (Hart et al., 2012).

3.6.4 Směrová preference u obojživelníků

Při výzkumu magnetorecepce obojživelníků byla jednoznačně prokázána schopnost homingu a vytváření magnetických map. Někteří vědci v této souvislosti hovoří o geomagnetickém **imprintingu**, kdy si živočichové již v prenatalním stádiu vývoje vtisknou charakteristiku geomagnetického pole. Většina studií se věnuje především čolkům a zatím velmi málo experimentů se provedlo na bezocasé obojživelníky (Freake et Phillips, 2005).

Výzkumům byl nejvíce podroben čolek zelenavý (*Notophthalmus viridescens*), který preferuje v klidném geomagnetickém poli axiální orientaci východ - západ, a to i ve tmě. Během experimentálního výzkumu bylo magnetické pole obráceno o 180° a skupina zkoumaných čolků zareagovala synchronizací s vektorem magnetického pole čili rovněž otočením o 180° (Schlegel, 2006). Bylo prokázáno, že tento druh čolka je schopen si vytvářet magnetickou mapu (Sinsch, 2006). Použití magnetického kompasu a reakce na magnetické pole byla také objevena u mločika zářivého (*Eurycea lucifuga*) (Phillips et Adler, 1978), čolka horského (*Triturus alpestris*) (Diego-Rasilla et al., 2005; Schlegel et Rennen, 2007) a čolka hranatého (*Lissotriton helveticus*) (Diego-Rasilla et al., 2008). Poziční chování bylo prokázáno i u macaráta jeskynního (*Proteus anguinus*), který vykazoval bimodální orientaci (Schlegel, 1996).

Zajímavé jsou i studie věnované vlivu magnetického pole na embryonální vývoj některých druhů žab. Africké žáby rodu (*Xenopus*) byly podrobeny výzkumu, při kterém bylo sledováno mitotické dělení ve vajíčku, které probíhalo souběžně s vektorem magnetického pole (Denegre et al., 1998). Drápatka vodní (*Xenopus laevis*) vykazuje na světle závislou směrovou selektivitu vzhledem k úhlovým změnám v inklinaci magnetického pole již při nízké intenzitě (Leucht, 1990). Pomocí experimentu, při kterém byl připevněn magnet na hlavě ropuchy obecné (*Bufo bufo*) a ropuchy krátkonožé (*Epidalea calamita*), byla zjištěna neschopnost nalézt cestu zpět do domovské tůně (Freake et Phillips, 2005). Výraznou reakci na magnetické pole při migraci ropuchy doložil výzkum, kde bylo otočeno magnetické pole a migrace žab se změnila z unimodální na bimodální (Landler et Gollmann, 2001).

3.6.5 Směrová preference u plazů

Plazi jsou z hlediska magnetorecepce poměrně málo prozkoumanou skupinou živočichů, ale i oni mají schopnost vytváření magnetických map a homingu (Lohmann et Lohmann, 2012). To může ovlivňovat i výběr místa pro kladení vajec, neboť při dlouhodobém výzkumu, který trval 19 let se analyzovala hnízda karety obrovské (*Caretta*

caretta) se dospělo k závěru, že drobné změny geomagnetického pole ovlivňovaly hustotu želvích hnízd. Počet a hustota hnízdišť byla vyšší v místech, která konvergovala s vtištěnou charakteristikou geomagnetického pole, jenž karety získaly při svém vývoji a následném vylíhnutí na domovské pláži (Putman et Lohmann, 2008; Brothers et Lohmann 2015). Stejným způsobem se projevuje i poziční chování u karety obrovské tichomořské (*Chelonia mydas agassizi*) v jižním Mexiku. Zde je lokální geomagnetické pole ovlivněno výskytem magnetických minerálů. Při umístění hnízd želvy vyhledávají lokality se stabilním magnetickým polem a menší velikostí magnetitových zrn (Fuentes-Farias et al., 2008). Další výzkumy migrujících mořských želv prokázaly schopnost určit zeměpisnou šířku (Lohmann et Lohmann, 1994), rozlišovat různé intenzity magnetického pole podél migrační trasy (Lohmann et Lohmann, 1998) a udržovat směr pomocí geomagnetického pole Země (Lohmann et Lohmann, 1996). Vědci určili magnetoreceptci a schopnost rozlišovat různé inklinací úhly za směrnici k nalezení místa vylíhnutí a tedy i místa, kde budou klást vajíčka (Lohmann et Lohmann, 1994). Magnetorecepce závislá na světle se prokázala i u největší žijící želvy kožatky velké (*Dermochelys coriacea*) (Lohmann et Lohmann, 1993).

U denního ještěra agamy australské (*Pogona vitticeps*) byla experimentálně prokázána schopnost magnetorecepce a zároveň možnost vnímat i nízké frekvence magnetického pole. Působením frekvence 6 - 8 Hz se ještěři stavěli do pozice, kterou zaujímají v přítomnosti predátora (Nishimura et al., 2010). Mezi další studované druhy z hlediska magnetorecepce patří např. gekon filipínský (*Cyrtodactylus philippinicus*) (Marek et al., 2010) nebo aligátor severoamerický (*Alligator mississippiensis*), který prokazatelně používal magnetickou mapu k návratu do místa odchyty. Úspěšnost se zlepšovala s rostoucím věkem (Rodda, 1984). Ve studii Diego-Rasilla et al. (2017) byla pozorována ještěrka Lifordova (*Podarcis lifordi*) a ještěrka zední (*Podarcis muralis*) během vyhřívání na slunci. Oba druhy vykazovali bimodální orientaci severo - jižním směrem bez ohledu na polohu slunce.

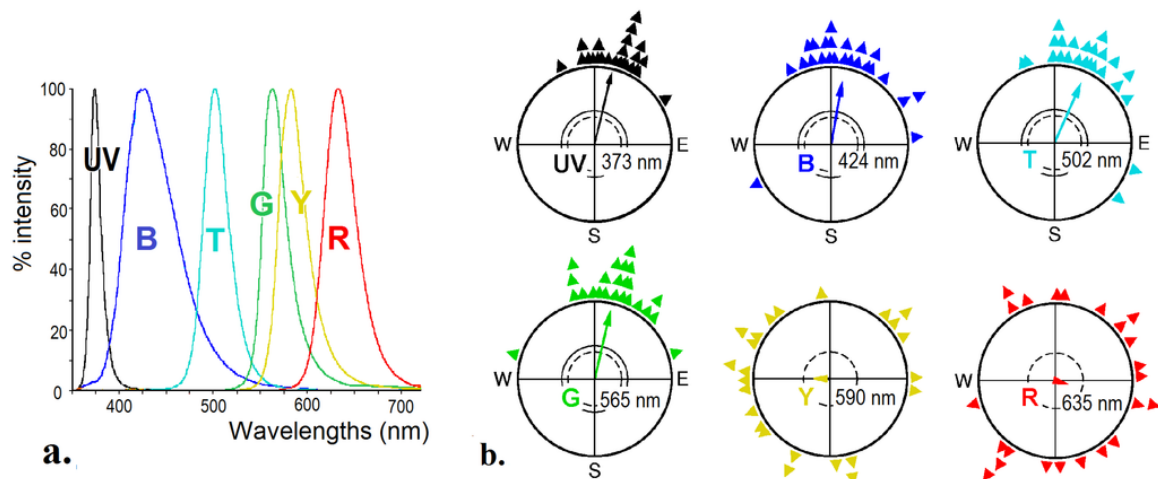
3.6.6 Směrová preference u ptáků

Při zkoumání magnetorecepce a pozičního chování byla v minulosti největší pozornost věnována ptákům (Yan et Tao, 2013). Ptáci při magnetoreceptci pravděpodobně využívají mechanismus radikálových párů pro získání směrové informace a částice magnetitu v horní části zobáku, pomocí kterých si optaří informace pro vytvoření magnetické mapy. Magnetický kompas u ptáků je inklinací a je založen na mechanismu

radikálových párů. Jeho umístění je pravděpodobně v oku a patričný kryptochrom je navrhován jako magnetoreceptor. Kryptochrom by mohl mít i funkci fotosenzoru (Mitsui et al., 2015), neboť závislost magnetorecepce ptáků na vlnové délce světla byla prokázána v mnoha experimentech (Muheim et al., 2002; Wiltschko et al., 2010b).

Prvním druhem, u kterého bylo prokázáno používání magnetorecepce byla červenka obecná při migraci. Červenky měnily směr letu při změně magnetického pole (Wiltschko et al., 1972). Rovněž behaviorální testy ukázaly, že orientace ptáků je závislá na vlnové délce a intenzitě světla. Ptáci jsou schopni se orientovat při vystavení světlu o krátkých vlnových délkách. U červenek byla testována orientace při světle v rozmezí ultrafialového spektra 370 nm až do zelené části spektra o vlnové délce 565 nm, kdy ptáci přirozeně preferovali severní až severo-východní směr. Při testech se světlem o větších vlnových délkách byly červenky výrazně dezorientované. Je tedy zřejmé, že ptáci pro magnetickou orientaci potřebují světlo o krátkých vlnových délkách (Wiltschko et al., 1999; Wiltschko et al., 2007c).

Normální migrační orientaci, kterou lze pozorovat v širokospektrém bílém, a při monochromatickém zeleném, tyrkysovém a modrém světle (obr. 10), vykazuje sezónní změny, kdy ptáci při testech směřují v podzimním období na jih a na jaře na sever (Wiltschko et al., 2010b).

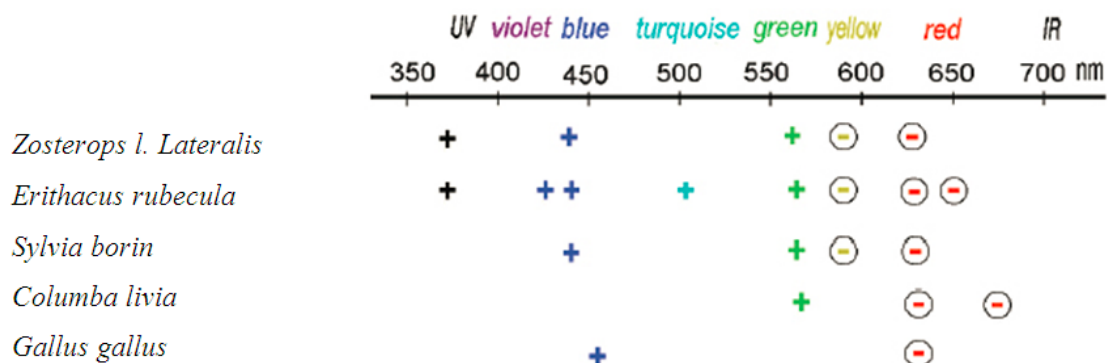


Obr. 10: a: Orientace červenky obecné (*Erithacus rubecula*) ve světle o různých vlnových délkách. b: Preferovaný směr ptáků ve světelném spektru (UV - ultrafialové, B - modré, T - tyrkysové, G - zelené, Y - žluté, R - červené) při různých vlnových délkách. Každý trojúhelník představuje jednoho jedince. Během experimentu byla použita intenzita světla 8×10^{15} fotonů/s/m², kromě ultrafialového spektra, kde byla testovaná intenzita $0,8 \times 10^{15}$ fotonů/s/m² (Wiltschko et al., 2014b).

Při světelném spektru o nízké intenzitě ($6 - 8 \times 10^{15}$ fotonů/s/m²) ptáci vykazují normální směrovou preferenci severo - severo - východním směrem při vlnových délkách v intervalu 424 - 565 nm. Pokud se ptákům zvýší intenzita monochromatického osvětlení ($26 - 51 \times 10^{15}$ fotonů/s/m²), vykazují potom zcela úplně jiný typ pozičního chování (Wiltschko et al., 2007a). Při některých testech s vyšší intenzitou osvětlení byli ptáci dezorientováni (Muheim et al., 2002). Ztráta orientace se vyskytla i po lokální anestézii receptorů v horní části zobáku (Wiltschko et al., 2004) nebo při působení červeného světla (Wiltschko et al., 1993).

Orientace v krátkých vlnových délkách světla přestává fungovat v situaci, ve které jsou ptáci vystaveni oscilujícímu magnetickému poli. Toto pole by mělo narušovat mechanismus radikálových párů. Při experimentech s dlouhými vlnovými délkami světla během vystavení oscilačnímu magnetickému poli k žádné změně v pozičním chování nedošlo, ale bylo zpozorováno po lokálním znecitlivění horní části zobáku (Wiltschko et al., 2004). Tyto výsledky naznačují, že při osvětlení krátkými vlnovými délkami je funkční magnetorecepční mechanismus radikálových párů. Zatímco za podmínek, kdy kratší vlnové délky nejsou k dispozici, přebírá funkci jiný mechanismus, pravděpodobně magnetitový. Dosud nebylo zcela jasně vysvětleno dezorientační chování ptáků v některých světelných podmínkách, ale patrně by se mohlo jednat o interferenci mezi působením dvou úplně odlišných mechanismů (Wiltschko et al., 2010a).

V následujících letech bylo zkoumání magnetorecepce podrobeno mnoho druhů ptáků (obr. 11). Mezi další zkoumané ptáky patří např. kruhoočko stříbrné (*Zosterops l. lateralis*) (Wiltschko et al., 1993), holub domácí (*Columba livia f. domestica*) (Hanzlik et al., 2000; Mora et al., 2004; Wilzeck et al., 2010), slavík tmavý (*Luscinia luscinia*) (Fransson et al., 2001), strnad obecný (*Emberiza citrinella*), vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*), zebřička pestrá (*Taeniopygia guttata*) (Williams et Wild, 2001), pěnice slavíková (*Sylvia borin*), kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*) (Fankelberg et al., 2010), bažant obecný (*Phasianus colchicus*), havran polní (*Corvus frugilegus*), kavka obecná (*Corvus monedula*) (Dvořák, 2014), kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) a další druhy nejen vodních ptáků (Hart et al., 2013a).



Obr. 11: Orientační reakce v závislosti na vlnové délce světelného spektra u pěti druhů zkoumaných ptáků. Testovaní jedinci vykazují pozitivní magnetickou orientaci (+) v modrém, tyrkysovém a zeleném světle. Ve žlutém a červeném světelném spektru jsou ptáci dezorientováni (-), neboli vykazují negativní magnetickou orientaci (Wiltschko et Wiltschko, 2002).

Rozšíření poznatků v oblasti výzkumu magnetorecepce ptáků slibuje i monitoring ptačích vajec přímo v hnízdě. Technologie umožňuje zaznamenávat vliv lokálního magnetického pole na orientaci vajec v hnízdě. Sleduje se vychýlení podélné osy vajíček a používaná technika je schopna zaregistrovat i velmi malé změny úhlů v rozmezí 1° - 2°. Monitoring pohybu ptačích vajec v hnízdě byl testován zejména u mořských ptáků jako je např. alkoun aleutský (*Ptychoramphus aleuticus*), racek západní (*Larus occidentalis*) nebo albatros layysanský (*Phoebastria immutabilis*) (Schaffer et al., 2014).

3.6.7 Směrová preference u savců

U savců jsou v oblasti magnetorecepce nejvíce zkoumanou skupinou hlodavci. Mnoho studií se zabývá orientací hnízd u různých druhů žijících v podzemí a jejich excelentní orientací. Poprvé se začalo uvažovat o magnetickém kompasu u hlodavců při studiu homingu (návratu do hnízda) myšice křovinné (*Apodemus sylvaticus*) (Mather et Baker, 1980, 1981).

Poměrně dobře prozkoumanou skupinou se stali podzemní hlodavci z čeledi rypošovitých (*Bathyergidae*) s typickým modelovým druhem rypošem hotentotským (*Fucomys anelli* dříve *Cryptomys hottentotus*), u kterého Burda et al. (1990) provedli laboratorní testy v kruhové aréně, přičemž využili toho, že tito rypoši si stavějí hnído v severo-východním směru. Pomocí Hemholtzových cívek posouvali magnetický sever o 180°. Po otočení magnetického pole přemístili svá hnízda a zásoby potravin adekvátně k nově generovanému magnetickému poli. Tato studie jasně dokázala, že tito hlodavci

vnímají magnetické pole. Tento pokus byl silnou inspirací pro další zkoumání a obdobné behaviorální experimenty, kde se opět došlo ke stejným výsledkům (Marhold et al., 1997). V mozku rypoše byly nalezeny směrově orientované neurony, které reagují na magnetické stimuly a jsou v samostatné vrstvě. Tento objev lze považovat za důkaz specifických mozkových struktur pro magnetorecepci v souladu s magnetitovou hypotézou (Němec et al., 2001). Dalšími experimenty se ukázaly, že magnetický kompas rypoše je na rozdíl od ptáků, který je založen na radikálových párech, postaven na jednodoménovém magnetitu (Wiltschko et Wiltschko, 2005; Thalau et al., 2006). Tuto domněnku potvrzuje skutečnost, že při vystavení vysokofrekvenčnímu magnetickému poli rypoš neztratil schopnost orientace (Thalau et al., 2006), jako je tomu například u ptáků (Holland et Helm, 2013). Vliv magnetického pole na stavbu hnízd a magnetorecepce byl také objeven u rypoše obřího (*Fukomis mechowi*) a rypoše stříbřitého (*Heliophobius argenteocinereus*), kteří preferují západní směr. Rovněž byla vysledována reakce na otočení magnetického pole (Oliveriusová et al., 2012).

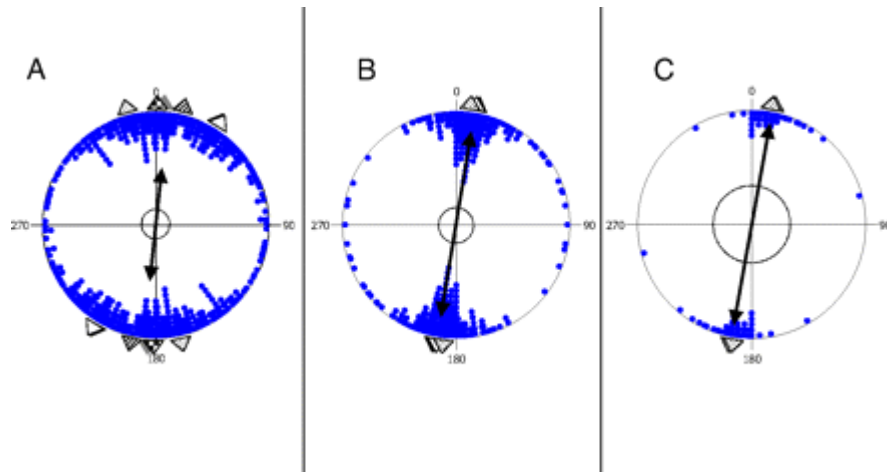
Dalším zkoumaným podzemním hlodavcem byl slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*), který v přirozeném magnetickém poli vykazoval preferenci jižního sektoru osmiramenného labyrintu, kde byly prováděny 3 pokusy. V prvním byla hledána směrová preference při stavbě hnízd, v druhém bylo zkoumáno, zda objevená magnetorecepce je závislá na světle a v posledním bylo testováno, zda slepci k orientaci používají magnetické pole. Potočením magnetického pole pomocí Helmholtzových cívek o 180 ° se hlodavec přemístil do severního sektoru labyrintu kam natahal i zásoby potravin a uhnízdil se zde. Jejich schopnost magnetorecepce je na světle nezávislá a k orientaci využívají magnetický kompas (Kimchi et Terkel, 2001).

Schopnost vnímat magnetické pole byla prokázána i u křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*). Jedinci byli přemístěni do vytvořené kruhové arény a snažili se utíkat směrem ke svému hnízdu. Po otočení magnetického pole křečci přechali na opačnou stranu (August et al., 1989). Dále byla zkoumána vačice krysí (*Monodelphis domestica*) (Madden et Philips, 1987), křeček džungarský (*Phodopus sungorus*) (Deutschlander et al., 2003), tukotuko talaský (*Ctenomys talarum*) (Schleich et Antinuchi, 2004) a také v neposlední řadě laboratorní myš (*Mus musculus varieta alba*) (Muheim et al., 2006). U laboratorních myší byl také objeven vliv magnetického pole na vnímání bolesti. Během experimentu byli jedinci ponecháni hodinu denně v laboratoři s odstíněným magnetickým polem a vykazovali sníženou citlivost na vnímání bolesti (Prato et al., 2009, 2013).

Pro netopýry je charakteristický život a létání ve tmě. Netopýři se na krátkou vzdálenost orientují pomocí echolokace, ale k navigaci na delší úseky využívají informace z geomagnetického pole (Wang et al., 2007). Schopnost vnímat magnetické pole bylo prokázáno experimenty v umělém magnetickém poli, ale i v jejich přirozeném prostředí (Holland et al., 2006). Netopýři ve visu byli vystaveni umělému magnetickému poli, u kterého byla změněna vertikální i horizontální složka. Experimenty prokázaly využití polaritního kompasu (Wang et al., 2007). Holland et al. (2008) dospěli ke stejnému výsledku při zkoumání netopýra hnědého (*Eptesicus fuscus*), u kterého potvrdili, že jeho orientace pracuje na principu polaritního kompasu. Rovněž v buňkách smyslových orgánů byly objeveny částice magnetitu. Tian et al. (2010) provedl experiment s migrujícími a nemigrujícími druhy netopýrů. Výsledky studie prokázaly přítomnost magnetitových částic v mozku. Migrující druhy měly mozky více nasyceny magnetitem než druhy nemigrující.

Hypotéza, že netopýři používají magnetický kompas kalibrovaný západem slunce, byla dále zkoumána u netopýra velkého (*Myotis myotis*). Magnetické manipulace při západu slunce proti směru hodinových ručiček měly za následek posun v orientaci ve srovnání s kontrolními skupinami, přičemž ovlivnění magnetického pole po západu slunce nemělo žádný vliv na orientaci netopýrů (Holland et al., 2010).

Schopnost magnetorecepce byla zkoumána i u velkých savců. (Begall et al., 2008; Burda et al., 2009; Obleser et al., 2016). Předmětem výzkumu bylo poziční chování během pastvy a odpočinku srnce obecného (*Capreolus capreolus*), jelena lesního (*Cervus elaphus*) a tura domácího (*Bos primigenius f. taurus*). Data byla získána pomocí satelitních snímků *Google Earth*. Z 308 náhodně vybraných lokalit na 6 kontinentech bylo opatřeno 8 510 kusů dobytka, zároveň bylo možné pozorovat i poziční chování lesní zvěře, při kterém bylo zajištěno 2 974 dat platných pro srnčí a jelení zvěř. Všechny tři studie prokázaly, že zvířata spontánně zarovávají osu svého těla v severojižním směru (obr. 12). Klimatické podmínky, zejména vliv větru a slunečních paprsků se neukázaly jako klíčové faktory ovlivňující polohu těla zvířat vůči magnetické ose sever - jih. Na základě těchto výsledků Begall et al. (2008) tvrdí, že magnetické pole má vliv na prostorovou orientaci skotu a spárkaté zvěře.



Obr. 12: Axiální data, která znázorňují orientační chování všech tří sledovaných druhů přežvýkavců v rámci studie. A) tur domácí (*Bos primigenius f. taurus*), B) srnec obecný (*Capreolus capreolus*), C) jelen lesní (*Cervus elaphus*). Modré body představují výslednou pozici těla zvířat z každého monitorovaného místa. Výsledný vektor pro všechny lokality je vyznačen dvojitou černou šipkou, jejíž délka značí hodnotu výsledného vektoru. Tojůhelníky vně kružnice charakterizují průměrné vektory na jednotlivých kontinentech (Begall et al., 2008).

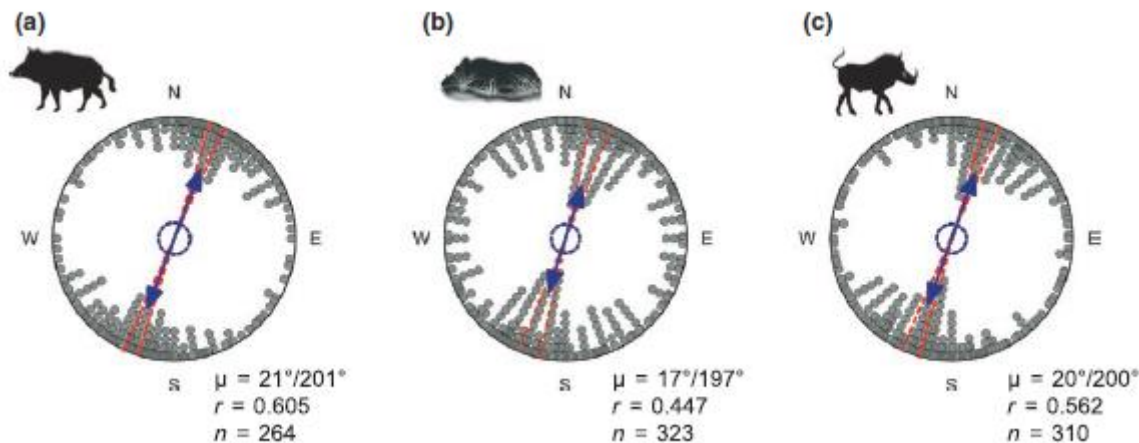
V roce 2011 Hert et al. ve své studii popřeli směrovou preferenci a schopnost magnetorecepce u tura domácího. Na toto téma reagovali Begall et al. (2011) novou prací, opět potvrdili své závěry z roku 2008 a poukázali na chyby v metodice při vyhodnocování dat ve studii Hert et al. (2011). Se severojižní orientací tura domácího při odpočinku souhlasí i Slabý et al. (2013). Opět pomocí aplikace *Google Earth* byla analyzována data 2 235 kusů dobytka. Vedle prokázané preference orientace těla ve směru sever - jih autoři poukázali i na možnost závislosti této preference na vzdálenosti mezi jednotlivci. Při větší hustotě stáda klesá tendence k pozičnímu chování.

Ve studii Obleser et al. (2016) sledovali volně stojící nebo pasoucí se srnčí zvěř, jejichž těla byla vyrovnána přibližně podél severojižní osy. Celkem bylo vyvoláno 188 umělých provokací (v mnoha případech z východu a západu) a sledovala se trajektorie úniku zvířat na volné ploše. Zvěř prchala severním nebo jižním směrem, nikoliv přímo od hrozby pryč. Vědci došli k závěru, že vyrovnání podél severojižní osy vyjadřuje připravenost k útěku podél této osy a může pomoci k synchronizaci pohybu, soudržnosti skupiny a také podporuje mentální mapování prostoru.

Velmi zajímavé studie o pozičním chování byly vypracovány o šelmách. Výzkumy Červeného et al., (2011) se zaměřily na směrovou orientaci lišky obecné (*Vulpes vulpes*) při myškování. To je způsob lovu ve vysoké trávě nebo sněhu, kdy liška po lokalizaci kořisti sluchem vyskočí do výšky, aby ji mohla překvapit. Celkem bylo monitorováno 84 volně žijících lišek v 65 lokalitách České republiky v různých obdobích a časech, aby mohl být eliminován vliv světelných a klimatických podmínek. Bylo analyzováno celkem 592 loveckých skoků z nichž bylo 74% úspěšných. Veškeré úspěšné výskoky byly konány ve směru magnetického severu, zatímco útoky vedené jakýmkoli jiným směrem byly neúspěšné. Je pravděpodobné, že lišky využívají informace z magnetického pole pro upřesnění vzdálenosti od lovené kořisti. Při hledání kořisti pod sněhem liška lokalizuje zvukové vlny, dále postupuje proti magnetickému severu a zaútočí v okamžiku, kdy se zvukový vjem dostane do souladu s inklinací magnetického pole. Výzkum tak poprvé nabízí možnost využití magnetického kompasu pro odhad vzdálenosti a nikoli pouze pro orientaci.

Poziční chování bylo zkoumáno u psů. Během dlouholetého výzkumu bylo sledováno 70 psů 37 různých plemen. Byla monitorována osa těla během urinace a defekace, jakožto činnosti nejméně ovlivněné člověkem. Celkem bylo nasbíráno 7 473 dat (1 893 defekace, 5 582 urinace), která se dále třídila podle geomagnetických podmínek. Z denních magnetogramů byla získána data o změnách intenzity magnetického pole a deklinace. Pokud je magnetické pole v klidovém stavu, psi spontánně natáčí osu svého těla ve směru severojižní osy. Bylo prokázáno, že psi vnímají magnetické pole a velmi rychle reagují na jeho změny (Hart et al., 2013b).

Ve studii Červený et al. (2016) byla zkoumána magnetorecepce prasat divokých (*Sus scrofa*) a prasat savanových (*Phacochoerus africanus*). Oba druhy byly pozorovány při odpočinku nebo příjmu potravy, s rozdělením do věkových tříd na mláďata, dospívající a dospělé jedince. Tyto tři věkové třídy byly rozlišeny na základě morfologie, chování a kompozice stád. Mláďata se vždy vyskytovala se svou matkou a někdy se svými dospívajícími sourozenci. Dospělí, s výjimkou chovných samic, jsou většinou samotáři. Celkem bylo naměřeno 3 463 divokých prasat (včetně jejich zálehů) na 31 různých lokalitách v České republice a 1 347 prasat savanových na 33 rozdílných lokalitách v šesti afrických zemích. Oba druhy pozorovaných prasat měli tendenci se axiálně zarovnávat podél magnetické severojižní osy s mírným posunem směrem k východu (obr. 13). U obou druhů byla zpozorována významnější směrová preference u mláďat.



Obr. 13: Směrová preference prasat divokých a savanových, která znázorňuje převládající směr přibližně podél magnetické severojižní osy. A) přímo pozorovaná prasata divoká, B) zálehy divokých prasat, C) přímo pozorovaná prasata savanová. Každá protichůdná dvojice bodů v kruhu reprezentuje střední axiální směr dvou stád. Modré šipky s dvojitou hlavou znázorňují výsledný axiální vektor (μ). Délky výsledných vektorů (r) poskytují měřítko stupně shlukování v rozdělení výsledných vektorů. Přerušované červené čáry reprezentují 95% interval spolehlivosti a vnitřní kruhy označují 1% hladinu významnosti Rayleighova testu (Červený et al., 2016).

Vliv magnetického pole Země je zkoumán i u člověka. Přítomnost biogenního magnetitu byla potvrzena v tkáních lidského těla (Kirschvink et al., 1992b). U lidí byl nalezen kryptochrom, což potvrzuje domněnku o schopnosti magnetorecepce závislé na světle (Foley et al., 2011). S lidmi byl proveden pokus, při kterém měli zavázané oči a byli schopni se orientovat dle magnetického pole. Po umístění magnetu na hlavu byli jedinci dezorientováni (Baker 1980). Tyto závěry se neúspěšně pokoušeli ověřit Gould et Able (1981), Fildes et al. (1984) a Westby et Pertridge (1986). Prozatím nebyl podán žádný přesvědčivý důkaz o schopnosti lidí vnímat magnetické pole (Foley et al., 2011).

3.7 Rušivé elementy magnetorecepce

3.7.1 Radiofrekvenční pole

Poslední výzkumy dokazují, že živočichové jsou velmi citliví na slabá radiofrekvenční pole. Podnětná práce vznikla při studiu vlivu elektrosmogu na magnetorecepci ptáků, když se vědecký tým dánského biologa Henrika Mouritzena snažil zopakovat již několikrát provedený experiment s červenkami. Teprve až po odstínění výzkumné laboratoře od elektromagnetického záření pomocí hliníkového plechu a uzemnění, orientační chování červenek se opět projevilo. Vědci zjistili, že ptáky nejvíce ruší frekvence vln v řádu kHz - MHz. To odpovídá středním radiovým vlnám a elektromagnetickému poli, které produkují běžné elektrické spotřebiče (Engels et al., 2014). Jedná se o magnetické pole, které je mnohem slabší, než je geomagnetické pole Země. Informace magnetického pole ale nejsou to jediné na co ptáci spoléhají. V případech kdy je geomagnetické pole narušeno např. magnetickými bouřemi, ptáci jsou schopni svůj kompas vypnout a spoléhají pravděpodobně na ostatní smysly. Na základě těchto experimentů se projevuje první známý vliv radiofrekvenčního pole, na který jsou živočichové schopni reagovat. Otázkou však zůstává, zda narušení magnetorecepce způsobuje živočichům i jiné komplikace, než jsou v souvislosti s orientací v prostoru.

V několika studiích z posledních let bylo experimentálně prokázáno, že radiofrekvenční pole v rozsahu MHz ruší magnetickou orientaci založenou na mechanismu radikálových párů. Tento efekt byl testován v pokusech kromě červenky obecné také s kurem bankivským (Wiltschko et al., 2014a), pěnící slavíkovou (Kavokin et al., 2014) a zebříčkou pestrou (Keary et al., 2009).

Pro vliv slabého radiofrekvenčního pole existuje hypotéza, že interferuje s přirozenými oscilacemi mezi spinovými stavy radikálů a může ovlivnit přeměnu mezi singletovými a tripletovými stavy. Experimentální testy s červenkami, které byly vystaveny pre-expozici vysokofrekvenčního pole (1.3 MHz) ukazují jasnou orientaci v migračním směru. Tento experiment jasně dokazuje, že radiofrekvenční pole má vliv po dobu jeho působení, bez trvalého poškození recepčního mechanismu (Wiltschko et al., 2014a). Výsledky Wiltschkovy vědecké skupiny ukazují, že prahová intenzita, při které se objevují rušivé účinky radiofrekvenčního pole je závislá na frekvenci a nejnižší účinná hodnota byla nalezena v blízkosti Lamorovy frekvence. To napovídá o rezonančních mechanismech odpovídajících predikcím vztahujícím se velmi selektivně pouze na mechanismus radikálových párů.

Na druhé straně, jiné experimenty s migrujícími ptáky prokázaly, že i v přítomnosti širokospektrého elektromagnetického smogu nejsou ptáci schopni používat svůj magnetický kompas. Zdá se tedy, že rušivý vliv radiofrekvenčního pole není omezen pouze na úzké frekvenční pásmo (Engels et al., 2014).

Radiofrekvenční pole vede k rušivému účinku pouze v případě, když je aplikováno v určitém úhlu k magnetickému vektoru. Je-li aplikováno paralelně s magnetickým vektorem, nemá žádný účinek a ptáci vykazují směřování v očekávaném migračním směru, stejně jako kontrolní skupiny testovaných ptáků. Toto zjištění je v souladu s teorií o radikálových párech postrádajících velmi jemné interakce (Ritz, 2011). Radiofrekvenční pole tedy působí velice specificky a s rozdílnými efekty (Thalau et al., 2005).

3.7.2 Vedení vysokého napětí

Schopnost magnetorecepce může být narušena působením extrémně nízkých frekvencí geomagnetických polí např. vedením vysokého napětí. Z analýzy dat vyplynulo, že ve vzdálenosti do 150 m od drátů vysokého napětí dobytek nevykazoval žádnou směrovou preferenci a byl zcela náhodně rozmístěn. S rostoucím odstupem od vedení vysokého napětí vliv nízkých frekvencí klesá. Po překonání určité vzdálenosti se zvířata opět spontánně natácejí ve směru severojižní osy (Burda et al., 2009; Begall et al., 2013).

Zdravotní účinky magnetických polí s extrémně nízkou frekvencí (50 - 60 Hz) byly široce zkoumány. Např. ve studii Kolbabová et al. (2015) byl při pokusech s mladými telaty v magnetickém poli o frekvenci 50 Hz zjištěn vliv na tvorbu melatoninu. Výsledky tak naznačují, že expozice takovému prostředí může narušit cirkadiální rytmy a snížit produkci melatoninu v krvi a tím podpořit rakovinogenezi.

3.7.3 Monochromatické osvětlení o vyšší intenzitě

Při osvětlení o nízké intenzitě ($6 - 8 \times 10^{15}$ fotonů/s/m²) ptáci vykazují prakticky normální směrovou preferenci severo-severo-východním směrem (při vlnových délkách 424 - 565 nm). Jestliže se testovaným ptákům zvýší intenzita monochromatického osvětlení ($26 - 51 \times 10^{15}$ fotonů/s/m²), projevují se pak úplně jiným typem chování. Při vlnových délkách 424 a 565 nm vykazují ptáci bimodální charakter orientace (východo-západní), při 510 nm severo-severo-západní orientaci a při 590 nm nevykazovali opět žádnou významnou orientaci. Při některých experimentech s vyšší intenzitou osvětlení testování ptáci zareagovali dezorientací (Wiltschko et Wiltschko, 2005; Wiltschko et al., 2007a).

3.7.4 UV osvětlení o vyšší intenzitě

Při nízké intenzitě UV osvětlení vykazují ptáci normální migrační orientaci. Při zvýšení intenzity je tato orientace pozměněna a ptáci se orientují spíše východo-západním směrem (Wiltschko et al., 2007a).

3.7.5 Preexpozice dlouhovlnnému světlu a tmě

Další změny orientačního chování byly pozorovány při červeném osvětlení, které však leží mimo absorpční oblast základního stavu flavin adenin dinukleotidu. Červenky byly vystaveny červenému světlu po dobu 60 minut před experimentálním testem. Preexpozice vede k orientaci v jejich normálním sezónním migračním směru. Tento typ chování však podle autorů není normální kompasovou orientací. Je také pozorován po preexpozici ve tmě, ale není pozorován po vystavení žlutému světlu. Orientace pozorovaná při monochromatickém žlutém a červeném osvětlení po preexpozici těmito vlnovým délkám nevykazuje žádné změny mezi sezónním orientačním chováním na jaře a na podzim. Inverze vertikální složky nevedla k nějaké významné změně v behaviorálním projevu. Vystavení oscilačnímu poli nemělo žádný vliv, zatímco anestézie receptorů v horní části zobáku způsobila dezorientaci. Tento typ orientačního chování vykazuje podobnost s tzv. „fixed-direction“, tedy orientací pozorovanou v extrémních světelných podmínkách. Autoři dospěli k závěru, že je pravděpodobně zprostředkovává magnetitovými částicemi v horní části zobáků spíše, než reakcemi radikálových párů (Wiltschko et al., 2004; Wiltschko et al., 2005; Wiltschko et al., 2010b).

3.7.6 Vystavení oscilujícímu magnetickému poli

Orientace v krátkých vlnových délkách světla přestává fungovat tehdy, jsou-li ptáci vystaveni oscilujícímu magnetickému poli v rozsahu MHz. Toto pole by mělo narušovat mechanismus radikálových párů - viz. kapitola 3.7.1. Při testech s dlouhými vlnovými délkami světla při vystavení oscilačnímu radiofrekvenčnímu poli k žádným změnám v chování nedošlo, ale bylo pozorováno po lokální anestézii horní části zobáku (Wiltschko et al., 2004). Tato data naznačují, že při osvětlení krátkými vlnovými délkami je funkční mechanismus magnetorecepce založený na tvorbě radikálových párů, zatímco za podmínek absence krátkých vlnových délek přepírá funkci zcela jiný typ mechanismu (pravděpodobně magnetitový). Zatím nebylo podrobně vysvětleno dezorientační chování ptáků v některých světelných podmínkách, ale zřejmě by se mohlo jednat o interferenci mezi působením dvou zcela rozdílných mechanismů magnetorecepce (Wiltschko et al., 2010a).

4. Metodika

Pro práce mající různý cíl a sledující různé druhy ptáků s rozdílnými životními nároky a při odlišných behaviorálních projevech, je obtížné formulovat univerzální metodiku. Proto jsou konkrétní metodiky uvedeny v každém článku ve výsledkové části předložené práce a jsou svým způsobem originální. Je však několik společných bodů, které každá metodika musí splňovat. Podkapitoly 4.1. - 4.3. vysvětlují význam správného výběru lokalit, získání a zpracování dat a jejich následné vyhodnocení.

4.1 Výběr lokalit monitoringu

V případě laboratorních experimentů je výběr stanoviště často komplikovaný. Pokusná aréna nebo bludiště musí být totiž v místě, kde nepůsobí radiofrekvenční a elektromagnetické disturbance. To představuje ve městech a železobetonových budovách s vodní a elektrickou instalací a mnoha elektrickými a elektronickými přístroji v okolí mnohdy značný problém. Laboratoř nebo pokusná místnost musí být navíc odstíněna i od dalších vlivů jako např. světelný či tepelný gradient a zdroj hluku, které by mohly monitorovaným živočichům poskytovat směrové informace a mít tak negativní vliv na výsledky výzkumu. Experimentální pokusy se pak provádějí v elektromagnetických cívkách (např. Hemholtzova či Merritova) a arénách, které musí být postaveny z nemagnetického materiálu.

V případě monitorování volně žijících živočichů v přírodě musíme rovněž brát v úvahu faktory, které magnetické pole resp. magnetorepci mohou narušovat (např. elektromagnetický smog, radiové frekvence, přítomnost elektrického vedení, elektrických ohradníků a vysílačů, železných materiálů a konstrukcí, letadel, automobilů, vliv antropogenní činnosti atd.) nebo překrývat (vítr, déšť, teplota, sluneční záření, svahovitý terén, motivace, přítomnost jiných zvířat atd.). Všechny takové parametry je zapotřebí sledovat, měřit a protokolovat. Samozřejmostí je i protokolace souřadnic lokality, habitatu, pozorovatele, data a času pozorování pro případné dohledání meteorologických dat a zejména údajů o magnetickém počasí, jež jsou poskytovány geomagnetickými observatořemi a na internetu jsou veřejně přístupné.

4.2 Získání dat

Data byla získávána několika způsoby. Nejjednodušší byl odečet směrů os těl živočichů přímo v terénu. Data se zaznamenávala do terénního zápisníku a následně byla přepsána do tabulek programu **Microsoft Excel**. Tyto záznamy ale mohou být zatíženy chybou měřiče. Chyba v odečtu dat z kompasu však může být max. do 10°, což nehraje zásadní roli pro následné vyhodnocení.

Problémem při pozorování volně žijících živočichů v přírodě je, že často neznáme motivaci monitorovaného jedince, a že zde působí celá řada nekontrolovatelných endogenních a exogenních podmínek, které mohou poziční orientaci živočicha ovlivnit a případný magnetický alignment maskovat. Řešením je studium velkého vzorku monitorovaných jedinců. Vycházíme z toho, že motivační a environmentální faktory jsou v čase a prostoru stochasticky rozloženy. To znamená, že působí náhodně všemi směry a tvoří tak pouze šum, který lze statisticky odbourat, zatímco působení magnetického pole je v čase a prostoru stejné a jeho vliv se tak ve velkém vzorku sčítá. Dalším problémem je, že je potřeba monitorovat co nejvíce jedinců na různých místech a v různém čase, aby se vyloučily pseudoreplikace.

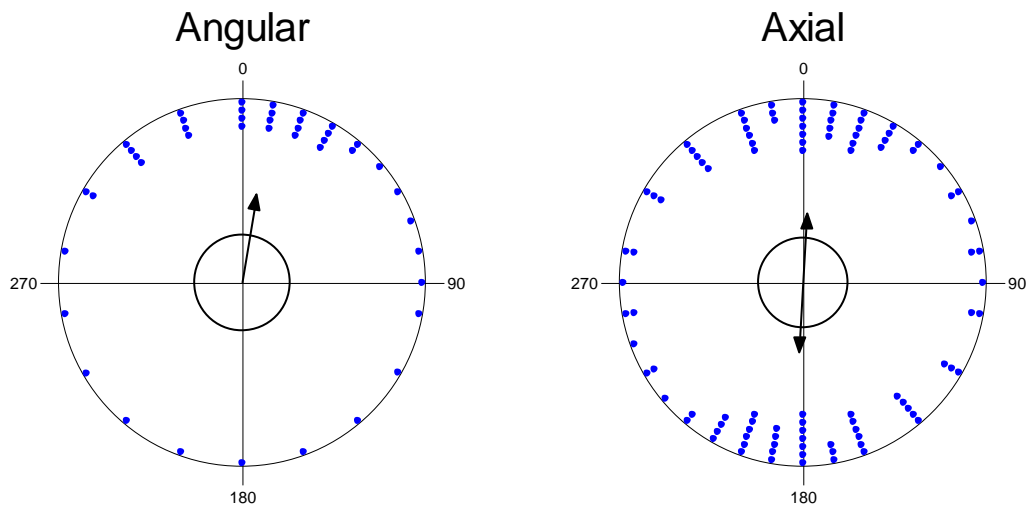
Problémem může být i možná zaujatost pozorovatele, resp. že vidí to, co očekává. Tato chyba zřejmě není zdaleka tak podstatná, zvláště v případě záznamu a zpracování velkého množství dat, přesto v zájmu objektivizace je třeba ji uvažovat. Vyloučit ji lze např. slepým vyhodnocováním alignmentu, kdy se vyhodnocují fotografické nebo video záznamy a hodnotitel neví, kde je magnetický sever.

4.3 Vyhodnocení dat

K vyhodnocení získaných dat byl nejčastěji používán program pro kruhovou statistiku **Oriana 4** (Kovach Computing). Statistické výsledky bývají ilustrovány v grafech různého typu, nejčastěji v kruhových diagramech se zobrazenými body na vnější kružnici, které znázorňují jednotlivce nebo skupiny jedinců, nasměrované v naměřených směrech. Šipka vycházející ze středu diagramu, znázorňuje směr a délku průměrného vektoru. Vnitřní kruh odpovídá 1% nebo 5% hladině významnosti (p) Rayleighova testu, a pokud středová šipka překročí hranici tohoto vnitřního kruhu, je výsledek na dané hladině statisticky signifikantní.

Jestliže data mají unimodální charakter, používá se angulární vyhodnocení, které znázorní převládající směr předního konce těla (tzv. „heading“) změřených jedinců.

V případě bimodální povahy dat, se použije axiální, které zobrazuje převládající osu těla (bez ohledu na heading) změřených jedinců (obr. 14). Quadrimodální charakter nebyl ve studiích, jež jsou předmětem této dizertační práce, zjištěna.



Obr. 14: Ukázka kruhových diagramů (vlevo angulární vyhodnocení, vpravo axiální vyhodnocení) získaných dat.

5. Výsledky

5.1 Preference přistání ve směru kompasu u vodních ptáků

Přistávání je nejnáročnější část letu. Ptáci musí vizuálně kontrolovat rychlost, vzdálenost k cíli a sklon sestupu. Navíc pokud letí v hejnech musí své přistání koordinovat tak, aby nedošlo ke kolizi. Spolehlivým ukazatelem směru přistání je vítr. Z hlediska aerodynamiky ptáci přistávají zpravidla proti větru. Otázkou je, dle čeho ptáci orientují přistání za bezvětří. Celkem bylo provedeno 3 338 měření 14 druhů ptáků na 30 různých lokalitách v osmi zemích.

Bylo zjištěno, že preferovaný směr přistání, nezávisle na směru odkud ptáci přiletěli, je podél magnetické severojižní osy. Byl analyzován vliv ročního období, denní doba (a tím i poloha slunce), stav počasí (slunečno vs zataženo), mírný vánek, lokalita, zeměpisná šířka a magnetická deklinace u 2 431 divokých kachen (*Anas platyrhynchos*) a nebyl prokázán žádný systematický účinek těchto faktorů na preferovaný směr přistání. Bylo objeveno, že magnetický sever byl lepší indikátor směru pro přistání než zeměpisný sever (viz. příloha č. 1).

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. Directional Compass Preference for Landing in Water Birds. *Frontiers in Zoology*. 2013a. roč. 10. č. 1. s. 38.

5.2 Podporuje směrový indikátor a magnetický kompas plameňáky při sledování slunce ?

Zvířata přizpůsobují osu svého těla vzhledem k různým podnětům (např. pozici slunce, směru větru, magnetickému poli) a signálu (informujícího o zdroji zájmu) v různých souvislostech chování. Existence magnetického alignmentu naznačuje schopnost rozpoznat takové podněty nebo signály a jeho studie může osvětlit mechanismus jeho vnímání. Globální podněty (poloha slunce, magnetické pole) můžou poskytnout směrový odkaz (indikátor) pro organizaci kongitivní mapy nebo koordinované vzlety. Existence společného směrového ukazatele může být důležitá zejména u ptáků žijících ve velkých koloniích, které brání manévrovatelnosti. Celkem bylo zaznamenáno 34 322 jedinců 4 druhů plameňáků na 18 lokalitách v osmi zemích. Měření probíhalo v zoologických zahradách a ve volné přírodě v různých ročních obdobích a denních dobách. Předmětem monitoringu bylo zarovnání osy těla plameňáků.

Plameňáci v Evropě vykazovali výraznou preferenci zarovnávání jižním směrem při všech zaznamenaných stacionárních aktivitách (péče, odpočinek, stání), zatímco jedinci z Keni směřovali k severu. Naopak rozložení tělních zarovnání při lokomočních aktivitách (chůze, brodění, krmení) bylo náhodné. Během zataženého počasí, obzvláště v ranních hodinách, byl magnetický jih nebo sever lepším indikátorem směru než slunce (viz. příloha č. 2).

NOVÁKOVÁ, P.; KOŘANOVÁ, D.; BEGALL, S.; MALKEMPER, E. P.; PLESKAČ, L.; ČAPEK, F.; ČERVENÝ, J.; HART, V.; HARTOVÁ, V.; HUSINEC, V.; BURDA, H. Direction indicator and magnetic compass-aided tracking of the sun by flamingos? *Folia Zoologica* (in press).

5.3 Prostorová orientace krkavcovitých při hledání potravy je v souladu se spontánními reakcemi magnetického alignmentu zpozorovaného u různých volně žijících obratlovců

Spontánní magnetické uspořádání, ve kterém živočich nebo skupina zvířat sladí svou osu těla v pevně stanovenou orientaci vzhledem k geomagnetickému poli, bylo pozorováno u různých obratlovců. Ačkoliv podle všeho je prostorové chování všudypřítomné, adaptivní význam a sensorické mechanismy spontánního magnetického uspořádání zůstávají nejasné. Zde je uveden další příklad spontánní magnetické orientace při hledání potravy u krkavcovitých (*Corvidae*), dobře známého a geograficky rozšířeného taxonu. Celkem bylo zmonitorováno 2 362 ptáků 5 druhů krkavcovitých na 15 různých lokalitách ve třech zemích.

V souladu s předchozími studii magnetické orientace vykazují krkavcovití axiální vyrovnání odpovídající magnetické ose sever-jih. Když byla data analyzována s ohledem na pozici slunečního azimutu, bylo zjištěno mnohem slabší shlukování než průměrná střední hodnota, což naznačuje, že magnetické pole je silnějším indikátorem směru v porovnání s nebeskými impulsy (viz. příloha č. 3).

PLESKAČ, L.; HART, V.; NOVÁKOVÁ, P.; PAINTER, M. Spatial orientation of foraging *Corvids* is consistent with spontaneous magnetic alignment responses observed in a variety of free-roaming vertebrates. *Folia Zoologica* (in press).

6. Diskuze

Skupinově žijící živočichové musí využívat impulsy nebo signály nesoucí stejnou směrovou orientaci (tzv. „direction indicator“), aby synchronizovali svůj pohyb, nenaráželi do sebe nebo si vzájemně nekřížili trajektorii pohybu, udržovali soudržnost skupiny atd.

U vodního ptactva bylo zjištěno, že při dosedu na vodní hladinu vzrůstá přesnost alignmentu v severojižní ose s rostoucí velikostí skupiny. V dané práci byly diskutovány i alternativy či komplementární vysvětlení této závislosti s možností přesnějšího směru měření dosedu více jedinců než je tomu v případě jednorázového měření jednotlivce. Takováto metodická chyba by mohla vysvětlit větší či menší rozptyl (směrodatnou odchylku a délku průměrného vektoru) měření (čili skutečný nález), neměla by však vést k systematickému úhlovému posunu výsledného vektoru. U prací, které se zabývají orientací živočichů ve volném prostoru, je velmi důležité, aby byl vyloučen vliv větru, poloha slunce, teréní svahovitost atd. (viz. výše). V našich výzkumech jsme si těchto faktorů vědomi. Zásadně se neprovádí monitorování živočichů na svahu, v blízkosti komunikací, automobilů, elektrického vedení (pokud to ovšem charakter výzkumu přímo nevyžaduje). Rovněž se neměří jedinci, kteří zjistili naši přítomnost. Protokoluje se druh aktivity živočichů, lokalita, biotop, datum, čas a stav počasí (slunečno, polojasno, oblačno, zataženo, deštivo atd.). Monitoring se provádí za bezvětří až slabého větru (stupeň 3 Beaufortovy stupnice). V případě měření za silnějšího větru se zaznamenává i směr a síla větru pomocí anemometru. Vliv polohy slunce byl testován nepřímo tím, že byl zvláště analyzován alignment živočichů za různých podmínek počasí, v různých měsících a především v různé denní době. Vliv směru a síly větru byl analyzován, pokud tyto parametry byly měřeny (viz. výše). Jinak se vycházelo z toho, že bylo bezvětří anebo mírný vánek až slabý vítr, jehož směr se ale v prostoru a čase stochasticky mění a pokud by se zvířata jeho směrem řídila, zvětšoval by tento faktor pouze šum a tím i rozptyl záznamů (ve statistické analýze by zkracoval délku vektoru), ale systematicky by se nesčítal a průměrný směr vektoru neposouval.

Sluneční (solární) kompas či kalibrace magnetického kompasu sluncem jsou prokázány např. u včel (viz. např. Dovey et al., 2013), ptáků (viz. např. Schmidt-Koenig, 1990; Budzynski et al., 2000) dokonce i u netopýrů (Holland et al., 2010). Solární kompas

ale vyžaduje složitější smyslové a kognitivní schopnosti (např. časovou korekci) nežli magnetický kompas, a navíc jeho použití je omezeno počasím, denní dobou a biotopem. Lze tedy usoudit, že využití magnetického pole je vhodnější a jednodušší řešení pro stereotypní přistávání, únikové reakce či obecně pro synchronizaci a koordinaci pohybu skupin v každodenním životě zvířat. V prospěch magnetického kompasu, využívaného pro dosedání kachen na vodní hladinu, jak popisuje práce Hart et al., (2013a), jsou navíc dvě další zjištění.

Preference směrového přistávání se nezměnila v průběhu dne, ani v průběhu roku, ani nebyla rozdílná např. mezi Finskem a Itálií, kde je relativní pozice slunce odlišná. Při zamračeném a mlhavém počasí se ptáci při dosedech orientovali stále velmi přesně a dokonce byl naměřen o něco nižší rozptyl ve směrech dosedajících ptáků na vodní hladinu. Je třeba také zdůraznit, že případné zjištění, že poziční orientace živočichů byla ovlivněna sluncem, větrem, terénní svahovitostí atd. více než magnetickým polem nijak nefalzifikuje hypotézu magnetického alignmentu. Z definice jakéhokoli (a tedy i magnetického) alignmentu totiž vyplývá, že daný alignment se projeví až tehdy, když není příslušný vliv maskován jinými, pro daného živočicha v daném behaviorálním kontextu, v konkrétním místě a konkrétním čase důležitějšími (nadřazenějšími) faktory. Jistě by bylo zajímavé v dalším výzkumu také analyzovat tyto další možné faktory a zjistit jejich prahové hodnoty, např. od jaké síly větru, od jakého sklonu svahu atd. začne být tento faktor nadřazen magnetickému alignmentu.

Zatímco preference pro přistání vodního ptactva podél severojižní zemské osy je nesporná, skutečnou výzvou je vysvětlit biologický význam této orientace, který je ale dosud stále v rovině hypotéz. Jisté ale je, že magnetorecepce u kachen byla prokázána již autory Freire et al. (2012), tedy není pochyb, že kachny umí vnímat a využívat magnetické pole Země. Zajímavé je potvrzení existence společného preferovaného směru, který byl již dříve u ptáků (a mezi nimi zvláště u kachen) popsán, a který přitom nesouvisí se směrem tahu.

Autoři těchto pozorování, Matthews (1961) a Thake (1981), mluví o tzv. nesmyslné orientaci (nonsense orientation). Thake (1981) spekuluje, že tento upřednostňovaný společný směr může usnadnit tvorbu hejna v únikovém kontextu. Výsledky práce Hart et al. (2013a) ukazují, že existence jednoho referenčního směru a jeho dodržování, nemusí být výhodou jen při vzletu či jiném společném úniku, ale i při dosedání, kde může společný směr být ještě důležitější. I když toto vysvětlení je nejjednodušší a tudíž by mělo být (na základě parsimonie) preferováno, nelze ignorovat ani další hypotézy, které nejsou

ale nutně alternativní a vysvětlují také důležitost magnetického alignmentu při přistávání. Jde o hypotézu magnetického dálkoměru a magnetického inklinoměru, které jsou inspirovány teoretickým uvažováním Johna Phillipse (zejména Phillips et al., 2010) a byly vysvětleny v pracích Červený et al. (2011) a Hart et al. (2013a).

Nabízí se alternativa, že sítnice oka v magnetorecepci slouží jako sklonoměr pro odhad a kontrolu úhlu sestupu (Ritz et al., 2000). Změny ve vertikální rovině mohou být vizuálně kontrolovány pomocí úhlu mezi špičkou zobáku a horizontem. Nicméně, protože tyto dva body leží ve dvou různých rovinách ostrosti, nemohou být zaměřeny současně a jejich porovnání není pro ptáka optimální. Pokud, jak předpokládá hypotéza, ptáci vnímají magnetické pole jako vzor vizuální modulace, mohou zjistit magneticky vzrušenou oblast sítnice korespondující s optimálním úhlem sestupu za předpokladu, že hlava si udržuje konstantní úhel k horizontu (který může být realizován umístěním obrazu horizontu v oblasti nejvyšší ostrosti vidění). V souladu s tím by pták musel získat specifický a konstantní vztah těchto dvou vzrušených oblastí na sítnici s cílem zajistit optimální přistání. Využití takového „sítnicového magnetického inklinometru“ by vysvětlovalo, proč ptáci během přistávání udržují hlavu poměrně rovně (Green et al., 1992).

Na základě výsledků výzkumu plameňáků je zde návrh, že magnetický alignment kalibrovaný solárním alignmentem nebo solární alignment kompenzován a korigován magnetickým alignmentem v zatažených podmínkách počasí a za bezvětří by mohl sloužit jako směrový indikátor. Toto poziční chování by mohl být projev připravenosti plameňáků vzlétnout v daném směru v případě náhlého vyrušení hejna. V tomto případě by se tedy jednalo o tzv. „nesmyslnou orientaci“ čili o silnou tendenci létat jedním směrem, která nesouvisí s jakoukoli naváděcí schopností (Matthews, 1961). Thake (1981) popsal tento jev v kontextu únikového chování a tvrdí, že ptáci, kteří preferují orientaci jsou dostatečně podobní ptákům kolem nich, aby umožnili hejnu stát ve výhodě nad ptáky, jejichž preferování směru je obtížné. Nutno poznamenat, že hypotéza o indikátoru směru „nesmyslné orientace“ se nesnaží konkurovat s komplexními modely vysvětlující koordinované synchronizované pohyby a změny směru v rojích hmyzu a hejnech ryb nebo ptáků např. (Couzin et al., 2005; Buhl et al., 2006; Katz et al., 2011). Směrový ukazatel platí v situacích, kdy je manévrovatelnost omezená (např. u větších a těžších ptáků během vzletu nebo přistání) nebo při zrakové kontrole („co dělá můj soused“) je nějaká překážka (např. při současném vzletu z pozic ukrytých v hustém porostu). Je zde předpoklad, že existuje hierarchie impulsů, které slouží jako směrové indikátory také v souvislosti s hierarchií efektivnosti smyslů, které je registrují a následně zpracovávají. Z hlediska

aerodynamických důvodů je neúčinnější indikátor směru pro vzlet a přistání směr větru. Není-li vítr k dispozici, slunce může jednoznačně posloužit jako směrový ukazatel. Magnetorecepce je pravděpodobně smysl, který má nižší hodnotu v hierarchii smyslů a je aktivní pouze v případech, kdy vnímání dalších dominantnějších smyslů není možné. Pokud magnetorecepce byla založena na mechanismu radikálových párů a zorné pole bylo modifikováno pomocí magnetického pole zprostředkováním vzoru v sítnici oka (Solovyov et al., 2010), nabízí se spekulace, že za slunečního počasí sluneční světlo může maskovat nebo zatemnit takový vzor. Bylo by jistě zajímavé studovat tělesnou orientaci spících plameňáků v noci během zatažené oblohy a za narušených magnetických polí, ať už kvůli geomagnetickým bouřím (Hart et al., 2010b) nebo vlivu elektromagnetického smogu (Engels et al., 2014).

Axiální uspořádání krkavcovitých během příjmu potravy podél magnetické severojižní osy je v souladu s předchozími studiemi. Překvapivě nebyla nalezena žádná interakce mezi magnetickým uspořádáním ptáků a velikostí hejna nebo mezi denní dobou a orientací vzhledem k pozici slunečního azimutu, jak by se očekávalo. Tyto údaje poskytují první příklad spontánní magnetické orientace u krkavcovitých a vzhledem k jejich všudypřítomnému geografickému rozložení spolu s jejich pozoruhodnou inteligencí (Emery et al., 2004) by mohli hrát významnou roli při charakterizaci senzorických mechanismů a funkčního významu.

Zatímco adaptivní význam spontánní magnetické orientace nebyl doposud identifikován, bylo navrženo několik teorií. Jak navrhuje Phillips et al., (2010) magnetické pole, všudypřítomné a globální signály mohou poskytovat koordinační rámec, který pomůže zjednodušit složité komplexní neurální zpracování spočívající v prostorovém poznávání či orientaci, nebo by mohl poskytnout stabilní odkaz, se kterým budou zakotveny integrační systémy, které jsou náchylné na akumulaci chyb, a proto se stávají nespolehlivé při dálkové navigaci bez pevného odkazu na „kompas“ (Cheung et al., 2008). Spontánní magnetická orientace byla také navržena pro koordinaci pohybu eusociálních živočichů žijících ve skupinách nebo hejnech při přistání ptáků na vodní hladinu nebo při únikovém chování volně žijící lesní zvěře (Hart et al., 2013a; Obleser et al., 2016). Autoři těchto studií narhují, že magnetické pole poskytuje referenční rámec, pomocí něhož lze odhadnout trajektorii letu během přistání na vodní hladinu a podporovat soudržnost stád při nečekaných únikových odezvách, při nichž může docházet ke koordinaci chování skupiny, kde se zvyšuje pravděpodobnost individuálního přežití.

U příjmu nebo hledání potravy krkavcovitými je jednou z možností, jak bylo popsáno ve studii Phillips et al., (2010) je, že „magnetický souřadný rámec“ může přispět k organizaci prostorového chování tím, že umístí sousední místa biotopu do registru a poskytne tak základy pro kongitivní mapy. Podobně jako funkční význam navrhovaný pro spontánní magnetickou orientaci pozorovaný u pasoucích se kopytníků (Begall et al., 2008), magnetické uspořádání během příjmu potravy u krkavcovitých může poskytnout referenční rámec pro efektivitu orientace a účinnost krmení ve velkých polích homogenizovaného přirozeného prostředí bez vymežujících prostorových vlastností nebo může pomoci kódovat relativní umístění krmných políček v registru.

Současná studie doplňuje rostoucí seznam volně žijících živočichů, u kterých je prokázána spontánní magnetická orientace, nicméně je zřejmé, že budou potřeba další studie k identifikaci funkčního významu a sensorických mechanismů zprostředkujících spontánní magnetickou orientaci. Krkavcovití, široce rozšířený a pozoruhodně inteligentní ptačí taxon, by mohl hrát klíčovou roli při poskytnutí náhledu do adaptivního významu, který je základem magnetické orientace. Například experimenty v terénu nebo laboratorních podmínkách by mohly být navrženy tak, aby testovaly, zda magnetické impulsy zvyšují efektivitu příjmu potravy nebo krmení. Vzhledem k jejich inteligenci můžou být vhodné pro studium magnetorecepce zahrnující výcvikové paradigmy (naučené magnetické reakce), které by mohly být použity pro další charakterizaci biofyzikálních mechanismů, jenž jsou základem magnetického vnímání.

7. Závěr

Předložená dizertační práce se zabývá studiem vliv magnetického pole Země na různé druhy živočichů, zejména pak ptáků a představuje nové poznatky o smyslové ekologii vybraných druhů obratlovců. Tyto poznatky lze výhledově použít pro zlepšení managementu zvěře a divokých zvířat. Je nesporné, že pro efektivní řízení populací volně žijících živočichů a pro získání kompletního a komplexního obrazu o jejich pohybu a ekologii, musíme mít detailní znalosti jejich biologie, včetně jejich smyslových schopností. Využití našich poznatků v lesnické zoologii a myslivosti je zatím, jako u každého teprve se rozvíjejícího základního výzkumu, spekulativní. Lze si však například představit cílené vyvěšování ptačích budek pro určité druhy ptáků na určitých druhích stromů v konkrétních směrech, plánování a výstavba ptačích voliér, farem, bažantnic atd. s určitou geometrií a v určitém směru.

S rostoucí infrastrukturou se zvyšuje i mortalita živočichů, zejména pak lesní zvěře. Té by se dalo zabránit nebo se jí snažit maximálně eliminovat např. plánováním a výstavbou zelených mostů (přechodů pro zvěř přes dálnice) přednostně v severojižní ose, čili v úsecích, kde je dálnice zkonstruována ve směru východ-západ. Stejná myšlenka by se dala prakticky využít u podchodů silničních komunikací pro menší chráněné nebo ohrožené obratlovce. Výsledky výzkumu by se daly dále využít např. pro plánování a výstavbu farem, stájí, ohrad, krmelců, pro cílené budování mysliveckých posedů v určitém směru, naháňky konané určitým směrem atd.

Cílem základního výzkumu ale nikdy není a nemá být poskytnutí návodu na praktické řešení nějakého problému, proto také toto nebylo mým hlavním záměrem. Aplikovaný výzkum hledá návody a inspiraci na řešení problémů a zakázek praxe v poznacích základního výzkumu. Pevně věřím, že čím větší zásobu takových poznatků budeme mít k dispozici, tím více inspirací v ní aplikovaný výzkum nalezne. Toto ukazuje historie našeho poznání ve všech oblastech přírodních a lékařských věd a dějiny smyslové ekologie obecně a výzkumu magnetorecepce obzvláště.

8. Použitá literatura

- ABLE, K. P. Magnetic orientation and magnetoreception in birds. *Progress in Neurobiology*. 1994. roč. 42. č. 4. s. 449-473.
- ABRACADO, L.; ESQUIELD. M.; WAJNBERG, E. Magnetic Material in Head, Thorax, and Abdomen of *Solenopsis Substituta* Ants: a Ferromagnetic Resonance Study. *Journal of Magnetic Resonance*. 2005. roč. 175. č. 2. s. 309-316.
- ABRACADO, L.; ESQUIELD. M.; WAJNBERG, E. Oriented Magnetic Material in Head and Antennae of *Solenopsis interrupta* Ant. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*. 2008. roč. 320. č. 14. s. 204-206.
- AHMAD, M.; CASHMORE A.R. Hy4 gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*. 1993. č. 366. s. 162-66.
- ALVES, O. C.; WAJNBERG, E.; OLIVEIRA, J. F.; ESQUIVEL, D. M. Magnetic Material Arrangement in Oriented Termites: a Magnetic Resonance Study. *Journal of Magnetic Resonance*. 2004. roč. 168. č. 2. s. 246-251.
- ASHMORE L. J.; SEHGAL A. A fly's eye view of circadian entrainment. *J. Biol. Rhythms*. 2003. č. 18. s. 206-216.
- AUGUST, P. V.; AYVAZIN, S. G.; ANDERSON, J. G. T. Magnetic Orientation in a Small Mammal, *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy*. 1989. roč. 70. č. 1. s. 1-9.
- BAKER, R. R. Goal Orientation by Blindfolded Humans After Long Distance Displacement: Possible Involvement of a Magnetic Sense. *Science*. 1980. roč. 210. č. 4469. s. 555-557.
- BATSCHLET, E. Circulat Statistic in Biology. *Academic Press*. London. 1981. s. 372.
- BAZALOVÁ, O.; KVÍČALOVÁ, M.; VÁLKOVÁ, T.; SLABÝ, P.; BARTOŠ, P.; NETUŠIL, R.; TOMANOVÁ, K.; BRAEUNIG, P.; LEE, H. J.; SAUMAN, I.; DAMULEWICZ, M.; PROVAZNÍK, J.; POKORNÝ, R.; DOLEŽEL, D.; VÁCHA, M. Cryptochrome 2 mediates directional magnetoreception in corksroaches. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2016. roč. 113. č. 6. s. 1660-1665.
- BEAZLEY, M. Anatomie Země. *Albatros*. Praha. 1995. s. 122.
- BECKER, G. Einfluss des Magnetfelds auf das Richtungsverhalten von Goldfischen. *Naturwiss*. 1974. č. 61. s. 220-221.
- BEGALL, S.; ČERVENÝ, J.; NEEF, J.; VOJTĚCH, O.; BURDA, H. Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA. 2008. roč. 105. č. 36. s. 13451-13455.
- BEGALL, S.; BURDA, H.; ČERVENÝ, J.; GERTER, O.; NEEF-WEISSE, J.; NĚMEC, P. Further Support for the Alignment of Cattle Along Magnetic Field Lines: Reply to Hert et al. *Journal of Comparative Physiology*. 2011. roč. 197. č. 12. s. 1127-1133.
- BEGALL, S.; MALKEMPER, E.P.; ČERVENÝ, J.; NĚMEC, P.; BURDA, H. Magnetic alignment in mammals and other animals. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*. 2013. roč. 78. č. 1. s. 10-20.

- BLAKEMORE, R. Magnetotactic bacteria. *Science*. 1975. roč. 190. č. 4212. s. 377-379.
- BUCHER, E.H; ECHEVARRIA, A.L; JURI, M.D; CHANI, J.M. Long-term survey of Chilean flamingo breeding colonies on Mar Chiquita Lake, Cordoba, Argentina. *Waterbirds*. 2000. č. 23. s. 114-118.
- BRASSART, J.; KIRSCHVINK, J.; PHILLIPS, J.B.; BORLAND, S. C. Ferromagnetic material in the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. *The Journal of Experimental Biology*. 1999. č. 202. s. 3155-3160.
- BROTHERS, J. R.; LOHMANN, K. J. Evidence for Geomagnetic Imprinting and Magnetic Navigation in the Natal Homing of Sea Turtles. *Current Biology*. 2015. roč. 25. č. 3. s. 392-396.
- BUDZYNSKI, C. A.; DYER, F. C.; BINGMAN, V. P. Partial experience with the arc of the sun is sufficient for all-day sun compass orientation in homing pigeons, (*Columba livia*) *J. Exp. Biol.* 2000. 203: 2341-2348.
- BUHL, J.; SUMPTER, D. J. T.; COUZIN, I. D.; HALE, J. J.; DESPLAND, E.; MILLER, E. R.; SIMPSON, S. J. From order to disorder in marching locusts. *Science*. 2006. 312: 1402-1406.
- BURDA, H.; MARHOLD, S.; WESTENBERGER, T.; WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W. Magnetic Compass Orientation in the Subterranean Rodent *Cryptomys hottentotus* (*Bathyergidae*). *Experientia*. 1990. roč. 46. č. 5. s.528-530.
- BURDA, H.; BEGALL, S.; ČERVENÝ, J.; NEEF, J.; NĚMEC, P. Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants. *Proc Natl Acad Sci. USA*. 2009. 106: 5708-5713.
- CAIN, S. D. Magnetic Orientation and Navigation in Marine Turtles, Lobsters, and Molluscs: Concepts and Conundrums. *Integrative and Comparative Biology*. 2005. roč. 45. č. 3. s.
- CAMLITEPE, Y.; AKSOY, V.; UREN, N.; YILMAZ, A.; BECENEN, I. An Experimental Analysis on the Magnetic Field Sensitivity of the Black-Meadow Ant *Formica pratensis* Retzius (*Hymenoptera: Formicidae*). *Acta biologica Hungarica*. 2005. roč. 56. č. 3-4. s. 215-224.
- CASHMORE A. R.; JARILLO J. A.; WU Y. J.; LIU, D. Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals. *Science*. 1999. 284: 760-765.
- CLOSE, J.P. The compass within the clock - Part 1: The hypothesis of magnetic fields as secondary zeitgebers to the circadian system - logical and scientific objections. *Hypothesis*. 2014. 12 (1).
- COLDING, E. A.; PITCHFORD, J. W.; SIMPSON, S.D. Group navigation and the "many-wrongs principle" in models of animal movement. *Ecology*. 2007, 8: 1864-1870.
- COUZIN, I. D.; KRAUSE, J.; FRANKS, N. R.; LEVIN, S. A. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*. 2005, 433: 513-516.
- ČERVENÝ, J.; BEGALL, S.; KOUBEK, P.; NOVÁKOVÁ, P.; BURDA, H. Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes. *Biology Letters*. 2011. roč. 7. č. 3. s. 355-357.
- ČERVENÝ, J.; BURDA, H.; JEŽEK, M.; KUŠTA, T.; HUSINEC, V.; NOVÁKOVÁ, P.; HART, V.; HARTOVÁ, V.; BEGALL, S.; MALKEPER, E. P. Magnetic alignment in warthogs (*Phacochoerus africanus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Mammal Review*. 2016. roč. 47. č. 1. s. 1-5.

- DENEGRE, J. M.; VALLES, J. M.; LIN, K.; JORDAN, W. B.; MOWRY, K. L. Cleavage planes in frog eggs are altered by strong magnetic fields. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1998. roč. 95. č. 25. s. 14729-14732.
- DE JONG, D. The orientation of comb-building by honeybees. Department of entomology. Cornell University. Ithaca. New York. USA. *J. Comp. Physiol.* 1982. 147:495-501.
- DESOIL, M.; GILLIS, P.; GOSSUIN, Y.; PNAKHURST, Q. A.; HAUTOT, D. 2005. Definitive identification of magnetite nanoparticles in the abdomen of the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Physics*. Conference Series. 17: 45-49.
- DEUTSCHLANDER, M. E.; FREAK, M. J.; BORLAND, S. CH.; PHILLIPS, J. B.; MADDEN, R. C.; ANDERSON, L. E.; WILSON, B. W. Learned Magnetic Compass Orientation by the Siberian Hamster, *Phodopus sungorus*. *Animal Behaviour*. 2003. roč. 65. č. 4. s. 779-786.
- DEUTSCHLANDER, M. E.; MUHEIM, R. Magnetic Orientation In Migratory Songbirds. *Encyclopedia of Animal Behavior*. 2010. roč. 2. s. 314-323.
- DIEBEL, C. E.; PROKSCH, R.; GREEN, C. R.; NEILSON, P.; WALKER, M. M. Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature*. 2000. 20: 299-302.
- DIEGO-RASILLA, F. J.; LUENGO, R. M.; PHILLIPS, J. B. Magnetic Compass Mediates Nocturnal Homing by the Alpine Newt, *Triturus alpestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2005. roč. 58. č. 4. s. 361-365.
- DIEGO-RASILLA, F. J.; MELLADO, V. P.; CEMBRANOS, A. P. Spontaneous magnetic alignment behaviour in free-living lizards. *The Science of Nature*. 2017. roč. 104. s. 13.
- DODSON C. A.; HORE, P. J.; WALLACE, M. I. A radical sense of direction: signaling and mechanism in magnetoreception. *Trends Biochem. Sci.* 2013.
- DOMMER, D. H.; GAZZOLO, P. J.; PAINTER, M. S.; PHILIPS, J. B. Magnetic compass orientation by larval *Drosophila melanogaster*. *Journal of insect physiology*. 2008. 54: 719-726.
- DOVEY, K. M.; KEMFORT, J.R.; TOWNE, W. F. The depth of the honeybee's backup sun-compass systems. *J. Exp. Biol.* 216: 2129-2139.
- DVOŘÁK, M. Magnetorecepce ptáků. *Diplomová práce*. Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita v Praze. 2014. s. 64.
- EDER, S. H. K.; CADIOU, H.; MUHAMAD, A.; MCNAUGHTON, P. A.; KIRSCHVINK, J. L.; WINKLHOFER, M. Magnetic Characterization of Isolated Candidate Vertebrate Magnetoreceptor Cells. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 2012. roč. 109. č. 30.
- EMERY, P.; SO, W. V.; KANEKO, M.; HALL, J. C.; ROSBASH, M. CRY, a *Drosophila* clock and light-regulated cryptochrome, is a major contributor to circadian rhythm resetting and photosensitivity. *Cell*. 1998. 95: 669-679.
- EMERY, N. J.; CLAYTON, N. S. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*. 2004. 306(5703): 1903-1907.

- ENGELS, S.; SCHNEIDER, N. L.; LEFELDT, N. L.; HEIN, CH. M.; ZAPKA, M.; MICHALIK, A.; ELBERS, D.; KITTEL, A.; HORE, P. J.; MOURITSEN, H. Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*. 2014. roč. 509. č. 7500 s. 353-356.
- ETHEREDGE, J. A.; PEREZ, S. M.; TAYLOR, O. R.; JANDER, R. Monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) use a magnetic compass for navigation. *PNAS*. 1999. 96: 13845-13846.
- ESQUIVEL, D. M. S.; WAJNBERG, E.; NASCIMENTO, F. S.; PINHO, M. B.; LINS DE BARROS, H. G. P.; EIZEMBERG, R. Do geomagnetic storms change the behaviour of the stingless bee guirucu (*Schwarziana quadripunctata*)? *Naturwissenschaften*. 2007. 94: 139-142.
- ESQUIVEL, D. M. S.; ACOSTA-AVALOS, D.; SABAGH, L. T.; CORREIA, A. A. C.; BARBOSA M.A.; WAJNBERG E. Nest-exiting flight angles of stingless bee *Tetragonisca angustula*: magnetic field effects. In *RIN 08: Orientation and navigation: birds, humans and other animals*. London, UK: Royal Institute of Navigation. 2008.
- FALKENBERG, G.; FLEISSNER, G.; SCHUCHARDT, K.; KEUHBACHER, M.; THALAU, P.; MOURITSEN, H.; HEYERS, D.; WELLENREUTHER, G.; FLEISSNER, G. Avian Magnetoreception: Elaborate Iron Mineral Containing Dendrites in the Upper Beak Seem to Be a Common Feature of Birds. *PLoS ONE*. 2010. roč. 5. č. 2. s. 9231.
- FEDELE, G.; EDWARDS, M. D.; BHUTANI, S.; HARES, J. M.; MURBACH, M.; GREEN, E.W.; DISSEL, S.; HASTINGS, M. H.; ROSATO, E.; KYRIACOU, C. P. Genetic analysis of circadian responses to low frequency electromagnetic fields in *Drosophila melanogaster*. *PLOS Genet* 10. 2014.
- FIELDS, R. D. The Shark's Electric Sense, An astonishingly sensitive detector of electric fields helps sharks zero in on prey. *Scientific American* 2. 2007. s. 75-81.
- FILDES, B. N.; O'LOUGHLIN, B. J.; BRADSHAW, J. L.; EWENS, W. J. Human Orientation with Restricted Sensory Information: no Evidence for Magnetic Sensitivity. *Perception*. 1984. roč. 13. č. 3. s. 229-236.
- FISCHER, J.,H.; FREAKE, M. J.; BORLAND, S. C.; PHILLIPS, J. B. Evidence for the use of magnetic map information by an amphibian. *Animal Behaviour*. 2001. roč. 62. č. 1. s. 1-10.
- FLEISSNER, G. et al. Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *The Journal of Comparative Neurology*. 2003. roč. 458. č. 4. s. 350-360.
- FLEISSNER G., STAHL B., THALAU P., FALKENBERG G., FLEISSNER G. A novel concept of Femineral based magnetoreception: Histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons. *Naturwissenschaften*. 2007. 94: 631-642.
- FOLEY, L. E.; GEGEAR, R. J.; REPERT, S. M. Human Cryptochrome Exhibits Light-Dependent Magnetosensitivity. *Nature Communications*. 2011. roč. 2. č. 356.
- FORMICKI, K.; SADOWSKI, M.; TANSKI, A.; KORZELECKA-ORKISZ, A.; WINNICKI, A. Behaviour of Trout (*Salmo trutta* L.) Larvae and Fry in a Constant Magnetic Field. *Journal of Applied Ichthyology*. 2004a. roč. 20. č. 4. s. 290-294.
- FORMICKI, K.; SADOWSKI, M.; TANSKI, A.; WINNICKI, A. Effects of Magnetic Fields on Fyke Net Performance. *Journal of Applied Ichthyology*. 2004b. roč. 20. č. 5. s. 402-406.

- FRANSSON, T.; JAKOBSSON, S.; JOHANSSON, P.; KULLBERG, C.; LIND, J.; VALLIN, A. Bird migration: Magnetic cues trigger extensive refuelling. *Nature*. 2001. 414: 35-36
- FREAKE, M. J.; PHILLIPS, J. B. Light-dependent shift in bullfrog tadpole magnetic compass orientation, evidence for a common magnetoreception mechanism in anuran and urodeles amphibians. Department of Biological Sciences, Virginia Tech, Blacksburg, VA 24061, USA, *Ethology*. 2005. 111: 241-254.
- FREIRE, R.; BIRCH, T. E. Conditioning to magnetic direction in the Peking duck (*Anas platyrhynchos domestica*). *Journal of Experimental Biology*. 2010. roč. 213. č. 20. s. 3423-3426.
- FREIRE, R.; DUNSTON, E.; FOWLER, E. M.; MCKENZIE, G. L.; QUINN, C. T.; MICHELSEN, J. Conditioned response to a magnetic anomaly in the Peking duck (*Anas platyrhynchos domestica*) involves the trigeminal nerve. *J. Exp. Biol.* 2012. 215: 2399-2404.
- FRIER, H. J.; EDWARDS, E.; SMITH, C.; NEALE, S.; COLLET, T. S. Magnetic compass cues and visual pattern learning in honeybees. *J. Exp. Biol.* 1996. 199: 1353-1361.
- FUENTES, A.; URRUTIA-FUCUGAUCHI, J.; GARDUÑO, V.; SANCHEZ, J.; RIZZI A. Magnetite in black sea turtles (*Chelonia agassizi*). *American Geophysical Union*. Fall Meeting. 2004. abstract #B21B-0884.
- FUENTES-FARIAS, A. L.; URRUTIA-FUCUGAUCHI, J.; GUTIERREZ-OSPINA, G.; PEREZ-CRUZ, L.; GAR-DUNO-MONROY, V. H. Magnetic features of marine black turtle natal beaches and implications for nest selection. *Geofis. Intl.* 2008. roč. 47. č. 4. s. 311-318.
- GIBBS, M. A.; NORTH CUTT, R. G. Development of the lateral line system in the shovelnose sturgeon. *Brain Behav Evol.* 2004. 64 (2): 70-84.
- GEGEAR, R. J.; CASSELMAN, A.; WADDELL, S.; REPERT, S. M. Cryptochrome mediate light dependent magnetosensitivity in *Drosophila*. *Nature*. 2008. 454: 367-550.
- GOULD, J. L.; ABLE, K. P. Human homing: An elusive phenomenon. *Science*. 1981. roč. 212. č. 4498. s. 1061-1063.
- GREEN, P. R. ; Davies, M. N. O.; THORPE, P. H. Head orientation in pigeons during landing flight. *Vision Res.* 1992. 32: 2229-2234.
- GRIGG, G.; JACKYLN, P.; TAPLIN, L. Effects on buried magnets on colonies of *Amitermes spp.* building magnetig mound in notther Australia. *Physiological Entomology*. 1988. č. 13. s. 285-289.
- GUERRA P. A.; GEGEAR R. J.; REPERT S. M. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications*. 2014. 5: 4164.
- HANZLÍK, M.; WINKLHOFER M.; PETERSEN N. Spatial arrangement of chains of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *Earth and Planetary Science Letters*. 1996. roč. 145. č. 4. s. 125-134.
- HANZLÍK, M.; HEUNEMANN, CH.; HOLTKAMP-RÖTZLER, E.; WINKLHOFER, M.; PETERSEN, N.; FLEISSNER, G. Superparamagnetic Magnetite in the Upper Beak Tissue of Mohing Pigeons. *BioMetals*. 2000. č. 13. s. 325-331.

- 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.; ROMAN, G. Magnetic Alignment in Carps: Evidence from the Czech Christmas Fish Market. *PLOS ONE*. 2012. roč. 7. č. 12. s. 1-7
- 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. Directional Compass Preference for Landing in Water Birds. *Frontiers in Zoology*. 2013a. roč. 10. č. 1. s. 38.
- HART, V.; NOVÁKOVÁ, P.; MALKEMPER, E. P.; BEGALL, S.; HANZAL, V.; JEŽEK, M.; KUŠTA, T.; NĚMCOVÁ, V.; ADÁMKOVÁ, J.; BENEDIKTOVÁ, K.; ČERVENÝ, J.; BURDA, H. Dogs are Sensitive to Small Variations of the Earth's Magnetic Field. *Frontiers in Zoology*. 2013b. roč. 10. č. 1. s. 80.
- HERT, J.; JELÍNEK, L.; PEKÁREK, L.; PAVLÍČEK, A. No Alignment of Cattle Along Geomagnetic Field Lines Found. *Journal of Comparative Physiology A*. 2011. roč. 197. č. 6. s. 677-682.
- HOANG, N.; SCHLEICHER, E.; KACPRZAK, S.; BOULY, J.; PICOT, M.; WU, W.; BERNDT, A.; WOLF, E.; BITTL, R.; AHMAD, M. Human and *Drosophila* cryptochromes are light activated by flavin photoreduction in living cells. *PLoS Biol*. 2008. č. 6. s. 160.
- HOLÁ, M. Interakce architektury a geomagnetického pole. Disertační práce. *Vysoké učení technické v Brně*. 2012. s. 161.
- HOLLAND, R. A.; THORUP, K.; VONHOF, M. J.; COCHRAN, W. W.; WIKELSKI, M. Bat Orientation Using Earth's Magnetic Field. *Nature*. 2006. roč. 444. č. 7. s. 702.
- HOLLAND, R. A.; KIRSCHVINK, J. L.; DOAK, T. G.; WIKELSKI, M. Bats Use Magnetite to Detect the Earth's Magnetic Field. *PLOS ONE*. 2008. roč. 3. č. 2. s. 1-6.
- HOLLAND, R. A.; BORISSOV, I.; SIEMERS, B. M. A nocturnal mammal, the greater mouse-eared bat, calibrates a magnetic compass by the sun. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010. 107: 6941-6945.
- HOLLAND, R. A.; HELM, B. A Strong Magnetic Pulse Affects the Precision of Departure Direction of Naturally Migrating Adult but not Juvenile Birds. *Journal of the Royal Society Interface*. 2013. roč. 10. č. 81. s. 20121047.
- HSU, D. S.; ZHAO, X.; ZHAO, S.; KAZANTSEV, A.; WANG, R. P. *et al.*, Putative human blue-light photoreceptors hCRY1 and hCRY2 are flavoproteins. *Biochemistry*. 1996. 35: 13871-13877.
- CHAVES, I.; POKORNÝ, R.; BYRDIN, M.; HOANG, N.; RITZ, T.; BRETTEL, K.; ESSEN, L.O.; VAN DER HORST, G. T. J.; BATSCHAUET, A.; AHMAD, M. The Cryptochromes: Blue Light Photoreceptors in Plants and Animals. *Annual Review of Plant Biology*. 2011. 62: 335-364.
- CHEUNG, A.; ZHANG, S.; STICKER, C.; SRINIVASAN, M. V. Animal navigation: general properties of directed walks. *Biological Cybernetics*. 2008. 99(3): 197-217.
- CHEW, G. L.; BROWN, G. E. Orientation of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in normal and null magnetic fields. *Can J Zool*. 1989. 67: 641-643.
- CHITTKA, L.; WILLIAMS, N. M.; RASMUSSEN, H.; THOMSON, J. D. Navigation without vision: bumblebee orientation in complete darkness. *Proc. R. Soc. Lond*. 1999. 266: 45-50.

- JANDER, R.; JANDER, U. The Light and Magnetic Compass of the Weaver Ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*. 1998. roč. 104. č. 9. s. 743-748.
- JOHNSEN, S.; LOHMANN, K. J. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews. Neuroscience*. 2005. 6: 703-712.
- JOHNSEN, S.; MATTERN, E.; RITZ, T. Light-dependent magnetoreception: quantum catches and opponency mechanisms of possible photosensitive molecules. *J. Exp. Biol.* 2007. č. 201. s. 3171-3178.
- JOHNSEN, S.; LOHMANN, K. J. Magnetoreception in animals. *Phys. Today*. 2008. roč. 61. č. 3. s. 29-35.
- JOHNSON, A.R. Movements of greater flamingos (*Phoenicopterus ruber roseus*) in the Western Palearctic. *Rev Ecol*. 1989. 44:75-94.
- KALMIJN, A. J. The Electric Sense of Sharks and Rays. *Journal of Experimental Biology*. 1971. č. 55. s. 371-383.
- KATZ, Y.; TUNSTROM, K.; IOANNOU, C.C.; HUEPE, C.; COUZIN, I.D. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011. 108:18720-18725.
- KAVOKIN, K.; CHERNESTOV, N.; PAKOMOV, A.; BOJARINOVA, J.; KOBYLKOV, D.; NAMOZOL, B. Magnetic orientation in garden warblers (*Sylvia borin*) under 1.4 MHz radiofrequency field. *J.R. Coc. Interface 11*. 2014. 20140541
- KEARY, N.; RUPLO, T.; VOSS, J.; THALAU, P.; WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W.; BISCHOF, H.J. Oscillating magnetic field disturb magnetic orientation in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Frontiers in Zoology*. 2009. č. 6. s. 25.
- KIMCHI, T.; TERKEL, J. Magnetic Compass Orientation in the Blind Mole Rat *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Experimental Biology*. 2001. roč. 204. č. 4. s. 751-758.
- KIRSCHVINK, J. L.; WALKER, M. M.; CHANG, S-B. R.; DIZON, A. E.; PETERSON, K. A. Chains of Single-Domain Magnetite Particles in Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Journal of Comparative Physiology A*. 1985. roč. 157. s. 375-381.
- KIRSCHVINK, J. L.; KUWAJIMA, T.; UENO, S.; KIRSCHVINK, S. J.; DIAZ-RICCI, J. C.; MORALES, A.; BARWIG, S.; QUINN, K. Discrimination of low-frequency magnetic fields by honeybees: Biophysics and experimental tests. In: *Sensory Transduction* (eds. D.P. Corey & S.D. Roper). *Society of General Physiologists*, 45th Annual Symposium, Rockefeller University Press, New York. 1992a. s. 225-240
- KIRSCHVINK, J. L.; KOBAYASHI-KIRSCHVINK, A.; DIAZ-RICCI, J. C.; KIRSCHVINK, S. J. Magnetite in Human Tissues: a Mechanism for the Biological Effects of Weak ELF Magnetic Fields. *Bioelectromagnetics*. 1992b. roč. 13. č. 1. s. 101-113.
- KIRSCHVINK, J. L.; PADMANABHA, S.; BOYCE, C. K.; OGLESBY, J. Measurements of the threshold sensitivity of honeybees to weak, extremely low-frequency magnetic fields. *J. Exp. Biol.* 1997. 200: 1363-1368.
- KIRSCHVINK, J. L. Sensory biology: Radio waves zap the biomagnetic compass. *Nature*. 2014. roč. 509. č. 7500. s. 296-297.

- KOLBABOVÁ, T.; MALKEMPER, E.; BARTOŠ, L.; VANDERSTRAETEN, J.; TURČÁNI, M.; BURDA, H. Effect of exposure to extremely low frequency magnetic fields on melatonin levels in calves is seasonally dependent. *Scientific Reports*. 2015. roč. 2015. č. 5. s. 1-9. ISSN: 2045-2322.
- KULLBERG, C.; LIND, J.; FRANSSON, T.; JAKOBSSON, S.; VALLIN A. Magnetic cues and time of season affect fuel deposition in migratory thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) *Proc. Biol. Sci.* 2003. Feb. 22; 270 (1513): 373-8.
- KUME, K.; ZYLKA, M. J.; SRIRAM, S.; SHEARMAN, L. P.; WEAVER, D. R.; JIN, X.W.; MAYWOOD, E. S.; HASTINGS, M. H.; REPERT, S. M. mCRY1 and mCRY2 are essential components of the negative limb the circadian clock feedback loop. *Cell*. 1998. 98: 193-205.
- LANDLER, L.; GOLLMANN, G. Magnetic Orientation of the Common Toad: Establishing an Arena Approach for Adult Anurans. *Frontiers in Zoology*. 2011. roč. 8. č. 6. s. 1-9.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavioral Ecology of the Neotropical Termite-Hunting ant *Pachycondyla (Termitopone) Marginata*: Colony Founding, Group-Raiding and Migratory Patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1995. roč. 37. s. 373-383.
- LEFEVRE, C. T.; MENGUY, N.; ABREU, F.; LINS, U.; POSFAI, M.; PROZOROV, T.; PIGNOL, D.; FRANKEL, R.B.; BAZYLINSKI, D. A. A Cultured Greigite-Producing Magnetotactic Bacterium in a Novel Group of Sulfate-Reducing Bacteria. *Science*. 2011. roč. 334. č. 6063. s. 1720-1723.
- LEUCHT, T. Responses to light under varying magnetic conditions in the honeybee, *Apis mellifera*. *J. Comp. Physiol. A*. 1984. 154: 865-870.
- LEUCHT, T. Interactions of Light and Gravity Reception With Magnetic Fields in *Xenopus laevis*. *Journal of Experimental Biology*. 1990. č. 148. s. 325-334.
- LI, Q. H.; YANG, H. Q. Cryptochrome signaling in plants. *Photochem. Photobiol.* 2007. 83: 94-101.
- LIGHT, P.; SALOMON, M.; LOHMANN, K. J. Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *J. Exp. Biol.* 1993. 182: 1-10.
- LIEDVOGEL, M.; MOURITSEN, H. Cryptochromes - a potential magnetoreceptor: What do we know and what do we want to know? *J. R. Soc. Interface* 7. 2010. s. 147-162.
- LINDAUER, M.; MARTIN, H. Magnetic effects on dancing bees. In *Animal orientation and navigation* (eds S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs & R. E. Belleville). Washington DC: US Government Printing Office. 1972.
- LOHMANN, K. J.; LOHMANN C. M. F. A Light-Independent Magnetic Compass in the Leatherback Sea Turtle. *The Biological Bulletin*. 1993. roč. 185. č. 1. s. 149-151.
- LOHMANN, K. J.; LOHMANN, C. M. F. Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitude. *Journal of Experimental Biology*. 1994. roč. 194. s. 23-32.
- LOHMANN, K. J.; LOHMANN C. M. F. Detection of Magnetic Field Intensity by Sea Turtles. *Nature*. 1996. roč. 380. s. 59-61.
- LOHMANN, K. J.; LOHMANN C. M. F. Migratory Guidance Mechanisms in Marine Turtles. *Journal of Avian Biology*. 1998. roč. 28. s. 585-596.

- LOHMANN, K. J.; LOHMANN, C.M.F. Sea turtles, lobsters, and oceanic magnetic maps. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 2006. 39: 49-64.
- LOHMANN K.J., LOHMANN C.M.F., PUTMAN N.F. Magnetic maps in animals: nature's GPS. *J. Exp. Biol.* 2007. 210: 3697-3705.
- LOHMANN, K. J.; PUTMAN, N. F.; LOHMANN, C. M. F. Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of a long distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2008. 105 (49): 19096-101.
- LOHMANN, K. J. Animal behaviour: Magnetic-field perception. *Nature.* 2010. 464: 1140-1142.
- LOHMANN, K. J.; LOHMANN, C. M. F. The Magnetic Map of Hatchling Loggerhead Sea Turtles. *Current Opinion in Neurobiology.* 2012. roč. 22. č. 2. s. 336-342.
- MADDEN, R. C.; PHILLIPS, J. B. An Attempt to Demonstrate Magnetic Compass Orientation in Two Species of Mammals. *Animal Learning and Behaviour.* 1987. roč. 15. č. 2. s. 130-134.
- MAHER, B. A. Magnetite Biomineralization in Termites. *Proceedings: Biological Sciences.* 1998. roč. 265. č. 1397. s. 733-737.
- MANN, S.; SPARKS, N. H. C.; WALKER M. M.; KIRSCHVINK, J. L. Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from sockeyes salmon, *Oncorhynchus nerka*: Implications for magnetoreception. *J. Exp. Biol.* 1988. 140: 35-49.
- MARHOLD, S.; WILTSCHKO, W.; BURDA, H. A magnetic polarity compass for direction fading in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften.* 1997. 84: 421-42.
- MAREK, C.; BISSANTZ, N.; CURIO, E.; SIEGERT, A.; TACUD, B.; ZIGGEL, D. Spatial Orientation of the Philippine Bent-Toed Gecko (*Cyrtodactylus philippinicus*) in Relation to its Home Range. *Salamandra.* 2010. roč. 46. č. 2. s. 93-97.
- MATHER, J. G.; BAKER, R. R. A demonstration of navigation by small rodents using an orientation cage. *Nature.* 1980. roč. 284. č. 5753. s. 259-262.
- MATHER, J. G.; BAKER, R. R. Magnetic sense of direction in woodmice for route-based navigation. *Nature.* 1981. roč. 291. č. 5811. s. 152-155.
- MATTHEWS, G. V. T. 'Nonsense' orientation in Mallard *Anas platyrhynchos*, and its relation to experiments on bird navigation. *Ibis.* 1961. 103: 211-230.
- MAZZOTTA, G.; ROSSI, A.; LEONARDI, E.; MASON, M.; BERTOLUCCI, C.; CACCIN, L.; SPALAOORE, B.; MARTIN, A. J.; SCHLICHTING, M.; GREBLER, R.; HELFRICH/FORSTER, C.; MAMMI, S.; COSTA, R.; TOSATTO, S. C. Fly cryptochrome and the visual system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2013. 110 (15): 6163-8.
- MERRIL, T. R. Our magnetic Earth. The Science of geomagnetism. Chicago: *University of Chicago Press.* 2010. s. 261.
- MITSUI, H.; MAEDA, T.; YAMAGUCHI, CH.; TSUJI, Y.; SAFARI, R.; KUBO, Y.; OKANO K.; OKANO, T. Overexpression in yeast, photocycle, and in vitro structural change of an avian putative magnetoreceptor cryptochrome 4. *Biochemistry.* 2015. roč. 54. č. 10. s. 1908-17.
- MORA, C. V.; DAVISON, M.; WILD, J. M.; WALKER, M. M. Magnetoreception and its Trigeminal Mediation in the Homing Pigeon. *Nature.* 2004. roč. 432. s. 508-511.

- MORITZ, R. E.; BURDA, H.; BEGALL, S.; NĚMEC, P. Subterranean rodents: News from underground. *Berlin: Springer*. 2007. s. 161-174.
- MOURITSEN, H.; FROST, B. J. Virtual Migration in Tethered Flying Monarch Butterflies Reveals Their Orientation Mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 2002. roč. 99. č. 15. s. 10162-10166.
- MOURITSEN, H.; RITZ, T. Magnetoreception and its use in bird navigation. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2005. 15: 406-414.
- MUHEIM, R.; BÄCKMAN, J.; ÅKESSON S. Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light. *J. Exp. Biol.* 2002. 205: 3845-3856.
- MUHEIM, R.; EDGAR, N. M.; SLOAN, K. A.; PHILLIPS, J. B. Magnetic Compass Orientation in C57BL/6J Mice. *Learning and Behavior*. 2006. roč. 34. č. 4. s. 366-373.
- MÜLLER, M.; CARELL, T. Structural biology of DNA photolyases and cryptochromes. *Curr. Opin. Struc. Biol.* 2009. č. 19. s. 227-285.
- MURRAY, R. W. Electoreceptor mechanisms: the relation of impulse frequency to stimulus strengt and responses to pulsed stimuli in the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs. *The Journal of Physiology*. 1965. roč. 180. č. 3. 592-606.
- NĚMEC, P.; ALTMANN, J.; BURDA, H.; OLESCHLÄGER, H. H. A. Neuroanatomy of Magnetoreception: The Superior Colliculus Involved in Magnetic Orientation in a Mammal. *Science*. 2001. roč. 294. č. 5541. s. 366-368.
- NIEßNER, CH.; DENZAU, S.; GROSS, J. CH.; PEICHL, L.; BISCHOF, H. J.; FLEISSNER, G.; WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Avian Ultraviolet/Violet Cones Identified as Probably Magnetoreceptors, *PLOS ONE*. 2011.
- NIEßNER, CH.; DENZAU, S.; STAPPUT, K.; AHMAD, M.; PIECHL, L.; WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Magnetoreception: activated cryptochrome 1a concurs with magnetic orientation in birds. *J.R. Soc. Interface*. 2013. 10:20130638
- NISHI, T. Magnetic sense in the Japanese eel, *Anguilla japonica*, as determined by conditioning and electrocardiography. *Journal of Experimental Biology*. 2004. roč. 207. č. 17. s. 2965-2970.
- NISHI, T.; KAWAMURA, G. *Anguilla japonica* is already magnetosensitive at the glass eel phase. *J Fish Biol.* 2005. 67: 1213-1224.
- NISHIMURA, T., FUKUSHIMA, M. Why animals respond to the full moon: Magnetic hypothesis. *Bioscience Hypotheses*. 2009. roč. 2. č. 6. s. 399-401.
- NISHIMURA, T.; OKANO, H.; TADA, H.; NISHIMURA, E.; SUGIMOTO, K.; MOHRI, K.; FUKUSHIMA, M. Lizards respond to an extremely low-frequency electromagnetic field. *Journal of Experimental Biology*. 2010. roč. 213. č. 12. s. 1985-1990.
- NOVÁKOVÁ, P.; KOŘANOVÁ, D.; BEGALL, S.; MALKEMPER, E. P.; PLESKAČ, L.; ČAPEK, F.; ČERVENÝ, J.; HART, V.; HARTOVÁ, V.; HUSINEC, V.; BURDA, H. Direction indicator and magnetic compass-aided tracking of the sun by flamingos? *Folia Zoologica* (in press).

- OBLESER, P.; HART, V.; MALKEMPER, E. P.; BEGALL, S.; HOLÁ, M.; PAINTER, M.; ČERVENÝ, J.; BURDA, H. Compass-controlled escape behavior in roe deer. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2016. roč. 70. č. 8. s. 1345-1355.
- O'CONNELL, P. C.; STROUD, M. E.; HE, P. The emerging field of electrosensory and semiochemical shark repellents: Mechanisms of detection, overview of past studies, and future directions. *Ocean & Coastal Management.* 2012. s. 1-10.
- OLIVEIRA, J. F.; WAINBERG, E.; ESQUIVEL, D. M. S.; WEINKAUF, S.; WINKLHOFER, M.; HANZLIK, M. Ant *Antennae*: are They Sites for Magnetoreception? *Journal of the Royal Society.* 2012. roč. 7. č. 42. s. 143-152.
- OLIVERIUSOVÁ, L.; NĚMEC, P.; KRÁLOVÁ, Z.; SEDLÁČEK, F. Magnetic Compass Orientation in Two Strictly Subterranean Rodents: Learned or Species-Specific Innate Directional Preference? *Journal of Experimental Biology.* 2012. roč. 215. č. 20. s. 3649-3654.
- PAINTER, M. S.; SOMMER, D. H.; ALTIZER, W. W.; MUHEIM, R.; PHILIPS, J. B. Spontaneous magnetic orientation in larval *Drosophila* shares properties with learned magnetic compass response in adult flies and mice. *J.Exp.Biol.* 2013. 216: 1307-1316.
- PANDA, S.; HOGENESCH, J. B.; KAY, S. A. Circadian light input in plants, flies and mammals. *Novartis Found Symp.* 2003. 253: 73-82.
- PAULIN, M. G. Academic Press Limited Electoreception and the Compass Sense of Sharks. Department of Zoology. University of Otago. New Zealand. *J. theor. Biol.* 1995. 174: 325-339.
- PHILLIPS, J. B.; ADLER, K. Directional and Discriminatory Responses of Salamanders to Weak Magnetic Fields. *Proceedings in Life Science.* 1978. s. 325-333.
- PHILLIPS, J. B. Two magnetoreceptor pathways in a migratory salamander. *Science.* 1986. 233: 142-144.
- PHILLIPS, J. B.; BORLAND, S. C. Wavelength specific effect of light on magnetic compass orientation of the eastern red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens*. *Ethol. Ecol. Evol.* 1992. 4:33-42.
- PHILLIPS, J. B.; SAYEED, O. Wavelength-dependent effects of light on magnetic compass orientation in *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol. A.* 1993.172: 303-308.
- PHILLIPS, J. B.; DEUTSCHLANDER, M. E. Magnetoreception in terrestrial vertebrates: implications for possible mechanisms of EMF interaction with biological systems. In the melatonin hypothesis: electric power and the risk of breast cancer. *Battelle Press Columbus.* Ohio. 1997. s. 111-172.
- PHILLIPS, J. B.; JORGE, P. E.; MUHEIM, R. Light-dependent magnetic compass orientation in amphibians and insects: candidate receptors and candidate molecular mechanism. *J. R. Soc. Interface.* 2010. s 241-256.
- PLESKAČ, L.; HART, V.; NOVÁKOVÁ, P.; PAINTER, M. Spatial orientation of foraging *Corvids* is consistent with spontaneous magnetic alignment responses observed in a variety of free-roaming vertebrates. *Folia Zoologica* (in press).

- PRATO, F. S.; DESJARDINS-HOLMES, D.; KEENLISIDE, L. D.; MCKAY, J. C.; ROBERTSON, J. A.; THOMAS, A. W. Light Alters Nociceptive Effects of Magnetic Field Shielding in Mice: Intensity and Wavelength Considerations. *Journal of Royal Society Interface*. 2009. roč. 6. č. 30. s. 17-28.
- PRATO, F. S.; DESJARDINS-HOLMES, D.; KEENLISIDE, L. D.; DEMOOR, J. M.; ROBERTSON, J. A.; THOMAS, A. W. Magnetoreception in Laboratory Mice: Sensitivity to Extremely Low-Frequency Fields Exceeds 33 nT at 30 Hz. *Journal of Royal Society Interface*. 2013. roč. 10. s. 20121046.
- PUTMAN, N. F.; LOHMANN, K. J. Compatibility of magnetic imprinting and secular variation. *Current Biology*. 2008. roč. 18. č. 14. s. 596-597.
- QUINN, T. P. Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *J. Comp. Physiol. A*. 1980. 137: 243-248.
- RITZ, T.; ADEM, S.; SCHULTEN, K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*. 2000. roč. 78. s. 707-718.
- RITZ, T.; DOMMER, D. H.; PHILLIPS, J. B. Shedding Light on Vertebrate Magnetoreception. *Neuron*. 2002. roč. 34. č. 4. s. 503-506.
- RITZ, T.; AHMAD, M.; MOURITSEN, H.; WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W. 2010. Photoreceptor-based magnetoreception: optimal design of receptor molecules, cells, and neuronal processing. *J.R. Soc. Interface*. 7: 135-146.
- RITZ, T. Quantum Effects in Chemistry and Biology. *Procedia Chemistry*. 2011. 3: 262-275.
- RIVEROS, A. J.; SRYGLEY, R. B. Do Leafcutter Ants, *Atta colombica*, Orient Their Path-Integrated Home Vector with a Magnetic Compass? *Animal Behaviour*. 2008. roč. 75. č. 4. s. 1273-1281.
- RODGERS, C. T.; HORE, P. Chemical magnetoreception in birds: the radical pair mechanism. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2009. 106: 353-360.
- ROTH, A.; TSCHARNTKE, H. Ultrastructure of the ampullary electroreceptors in lungfish and Brachiopterygii. *Cell Tissue Res*. 1976. roč. 173. č. 1. s. 95-108.
- SHAFFER, S. A.; CLATTERBUCK, C. A.; KELSEY, E. C.; NAIMAN, A. D.; YOUNG, L. C.; VANDERWERF, E. A.; WARZYBOK, E. A.; BRADLEY, R.; JAHNCKE, J.; BOWER, G. C. As the Egg Turns: Monitoring Egg Attendance Behavior in Wild Birds Using Novel Data Logging Technology. *PLOS ONE*. 2014. roč. 9. č. 6.
- SHIRDEL, J.; ZIRAK, P.; PENZKOFER, A.; BREITKREUZ, H.; WOLF, E. Absorption and fluorescence spectroscopic characterisation of the circadian blue-light photoreceptor cryptochrome from *Drosophila melanogaster* (dCry). *Chem. Phys*. 2008. č. 352. s. 35-37.
- SHCHERBAKOV, D.; WINKLHOFER, M.; PETERSON, N.; STEIDLE, J.; HILBIG, R. Magnetosensation in zebrafish. *Curr. Biol*. 2005. 15: 161-162.
- SCHLEGEL P. Behavioral evidence and possible physical and physiological mechanisms for earth magnetic orientation in the European Blind Cave Salamander, *Proteus anguinus*. *Mémoires de Biospéologie*. 1996. 23: 5-16.

- SCHLEGEL, P. A. Spontaneous preferences for magnetic compass direction in the American red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae, Urodela). *Journal of Ethology*. 2006. roč. 25. č. 2. s. 177-184.
- SCHLEGEL, P. A.; RENNER, H. Innate Preference for Magnetic Compass Direction in the Alpine Newt, *Triturus alpestris* (Salamandridae, Urodela.) *Journal of Ethology*. 2007. roč. 25. č. 2. s. 185-193.
- SCHMIDT-KOENIG, K. The sun compass. *Experientia*. 1990. 46: 336-342.
- SCHÜLER, D. Genetics and cell biology of magnetosome formation in magnetotactic bacteria. *FEMS Microbiology reviews*. 2008. roč. 32. č. 4. s. 654-672.
- SCHULTEN, K.; WINDEMUTH, A. Model for a physiological magnetic compass. In *Biophysical Effects of Steady Magnetic Fields* (ed. G. Maret, N. Boccara and J. Kiepenheuer). Berlin. Heidelberg. New York: Springer-Verlag. 1986. s. 99-106.
- SINSCH, U. Orientation and Navigation in Amphibia. *Marine and Freshwater Behaviour Physiology*. 2006. roč. 39. č. 1. s. 65-71.
- SLABÝ, P.; TOMANOVÁ, K.; VÁCHA, M. Cattle on Pastures do Align Along the North-South Axis, but the Alignment Depends on Herd Density. *Journal of Comparative Physiology A*. 2013. roč. 199. č. 8. s. 695-701.
- SLOWIK, T. J.; THORVILSON, G. Localization of Subcuticular Iron-Containing Tissue in the Red Imported Fire Ant. *Southwestern Entomologist*. 1996. roč. 21. č. 3. s. 247-253.
- SOLOVYOV, I. A.; SCHULTEN, K. Magnetoreception through cryptochrome may involve superoxide. *Biophysical Journal*. 2009. č. 96. s. 4804-4813.
- SOLOVYOV, I. A.; MOURITSEN, H.; SCHULTEN, K. Acuity of a Cryptochrome and Vision-Based Magnetoreception System. *Biophys J*. 2010. 99: 40-49.
- SOMERS, D. E.; DELVIN, P. F.; KAY, S. A. Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the *Arabidopsis* circadian clock. *Science*. 1998. 282: 1488-1490.
- SRYGLEY, R. B.; DUDLEY, R.; OLIVEIRA, E. G.; RIVEROS, A. J. Experimental evidence for a magnetic sense in Neotropical migrating butterflies (*Lepidoptera: Pieridae*). *Anim. Behav.* 2006. 71:183-191.
- STANEWSKY, R.; KANEKO, M.; EMERY, P.; BERETTA, B.; WAGER-SMITH, K. The cryb mutation identifies cryptochrome as a circadian photoreceptor in *Drosophila*. *Cell*. 1998. 95: 681-692.
- STUART, I. G.; JONES, M. J. Movement of common carp, *Cyprinus carpio*, in a regulated lowland Australian river implications for management. *Fish Manag. Ecol*. 2006. 13: 213-219.
- TAKEBE, A.; FURUTANI, T.; WADA, T.; KOINUMA, M.; KUBO, Y. Zebrafish respond to the geomagnetic field by bimodal and group-dependent orientation. *Sci. Reports*. 2012. 2: 727.
- TESCH, F.; LELEK, A. Directional behaviour of transplanted stationary and migratory forms of the eel, *Anguilla anguilla*, in a circular tank. *Neth. J. Sea Res*. 1973. 7: 46-52.
- THAKE, M. A. Nonsense orientation: an adaptation for flocking during predation? *Ibis*. 1981. 123: 47-248.

- THALAU, P.; RITZ, T.; STAPPUT, K.; WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W. Magnetic compass orientation of migratory birds in the presence of a 1.315 MHz oscillating field. *Naturwissenschaften*. 2005. 92: 86-90.
- THALAU, P.; RITZ, T.; BURDA, H.; WEGNER, R. E.; WILTSCHKO, R. The Magnetic Compass Mechanism of Birds and Rodents are Based on Different Physical Principles. *Journal of the Royal Society Interface*. 2006. roč. 3. č. 9. s. 583-587.
- TIAN, L.; LIN, W.; ZHANG, S.; PAN, Y. Bat Head Contains Soft Magnetic Particles: Evidence From Magnetism. *Bioelectromagnetics*. 2010. roč. 31. s. 499-503.
- VÁCHA, M. Kompas zvířat a co o něm víme. *Vesmír*. 1994. roč. 73. s. 249-251.
- VÁCHA, M.; SOUKOPOVÁ, H. Magnetic orientation in the mealworm beetle *Tenebrio* and the effect of light. *J. Exp. Biol.* 2004. 207: 1241-1248.
- VÁCHA, M. 2006. Laboratory behavioural assay of insect magnetoreception: magnetosensitivity of *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.* 2006. 209: 3882-3886.
- VÁCHA, M.; NĚMEC, P. Kompas a mapa: Orientace v geomagnetickém poli. *Vesmír*. 2007. roč. 86. č. 4. s. 224-228.
- VÁCHA, M.; PŮŽOVÁ, T.; DRŠTKOVÁ, D. Ablation of antennae does not disrupt magnetoreceptive behavioural reaction of the American cockroach to periodically rotated geomagnetic field. *Neuroscience Letters*. 2008a. 435: 103-107.
- VÁCHA, M.; PŮŽOVÁ, T.; DRŠTKOVÁ, D. Effect of light wavelength spectrum on magnetic compass orientation in *Tenebrio molitor*. *J. Comp. Physiol. A*. 2008b. 194: 853-859.
- VÁCHA, M.; DRŠTKOVÁ, D.; PŮŽOVÁ, T. *Tenebrio* beetles use magnetic inclination compass. *Naturwissenschaften*. 2008c. 95: 761-765.
- VÁCHA M.; KVÍČALOVÁ, M.; PŮŽOVÁ T. American cockroaches prefer four cardinal geomagnetic positions at rest. *Behaviour*. 2010. 147: 425-440.
- VÁLKOVÁ, T.; VÁCHA, M. How do honeybees use their magnetic compass? Can they see the North?. *Bulletin of Entomological Research*. 2012. roč. 102. č. 4. s. 461-467.
- VOWLES, D. M. The Orientation of Ants II. Orientation to Light, Gravity and Polarized Light. *Journal of Experimental Biology*. 1954. roč. 31. s. 356-357.
- WALKER, M. M. Learned magnetic discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *J. Comp. Physiol. A*. 1984. 155: 673-679.
- WAJNBERG, E.; ACTOSA-AVALOS, D.; EL-JAICK, L. J.; ABRACADO, L.; COELHO, J. L.; BAKUZIS, A. F.; MORAIS, P. C.; ESQUIELD, M. Electron Paramagnetic Resonance Study of the Migratory Ant *Pachycondyla marginata* Abdomens. *Biophysical Journal*. 2000. roč. 78. č. 2. s. 1018-1023.
- WAJNBERG, E.; ACTOSA-AVALOS, D.; ALVES, O. C.; OLIVEIRA, J. F.; SRYGLEY, R. B.; ESQUIVEL, D. M. Magnetoreception in Eusocial Insect: an Update. *Journal of the Royal Society*. 2010. roč. 7. č. 2. s. 207-225.
- WALKER, M. M.; DIEBEL, C. E.; HAUGH, C. V.; PANKHURST, P. M.; MONTGOMERY J. C. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*. 1997. 390: 371-376.

- WALCOTT, C.; GOULD, J.L.; KIRSCHVINK, J.L. Pigeons have magnets. *Science*. 1979. 205: 1027-1028.
- WANG, Y.; PAN, Y.; PARSONS, S.; WALKER, M.; ZHANG, S. Bats Responds to Polarity of a Magnetic Field. *Proceedings of the Royal Society B*. 2007. roč. 274. č. 1627. s. 290-2905.
- WEBER, S.; BISKUP, T.; OKAFUJI, A.; MARINO, A. R.; BERTHOLD, T.; LINK, G.; HITOMI, K.; GETZHOFF, E. D.; SCHLEICHER, E.; NORRIS, J. R. Origin of light-induced spin-corelated radical pairs in cryptochrome. *J. Phys. Chem.* 2010. č 18. s. 114-145.
- WESTBY, G. W.; PERTRIDGE, K. J. Human Homing: Still no Evidence Despite Geomagnetic Controls. *Journal of Experimental Biology*. 1986. roč 120. s. 325-331.
- WILLIAMS, M. N.; WILD, J. M. Trigeminally Innervated Iron-Containing Structures in the Beak of Homing Pigeons, and Other Birds. *Brain Research*. 2001. roč. 889. č. 1. s. 243-246.
- WINKLHOFER, M.; DYLD, E.; THALAU, P.; WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Avian magnetic compass can be tuned to anomalously low magnetic intensities. *Proceedings of the Royal Society B*. 2013. 280: 20130853.
- WINKLHOFER, M. The physics of geomagnetic-field transduction in animals. *Transactions on magnetics*. 2009. 45: 5259-5265.
- WINKLHOFER, M. Magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*. 2010. č. 7. s. 131-134.
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Magnetic compass of European robins. *Science*. 1972. 176: 62-64
- WILTSCHKO, W.; MUNRO, U.; FORD, H.; WILTSCHKO, R. Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds. *Nature*. 1993. 364: 525-527.
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Magnetic orientation in animals. *Zoophysiology*. 1995. roč. 33. s. 293.
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Magnetic orientation in birds. *Journal of Experimental Biology*. 1996. č. 199. s. 29-38.
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European robins *Erithacus rubecula*. *J. Comp. Physiol. A*. 1999. 184: 295-299.
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften*. 2002. 89:445-452.
- WILTSCHKO, W.; MÖLLER, A.; GESSON, M.; NOLL, C.; WILTSCHKO, R. Light-dependent magnetoreception in burds: analysis of the behaviour under red light after pre-exposure to red light. *J. Exp. Biol*. 2004. 207:1193-1202.
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. Magnetic orientation and magnetoreception in Birds and other animals. *J Comp Physiol A*. 2005. 191: 675- 693.
- WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W. Magnetoreception. *BioEssays*. 2006. 28: 157-168.

- WILTSCHKO, R.; STAPPUT, K.; BISCHOF, H. J.; WILTSCHKO, W.. Light-dependent magnetoreception in birds: Increasing intensities of monochromatic light changes the nature of the response. *Frontier in Zoology* . 2007a . 4:5.
- WILTSCHKO, W.; FREIRE, R.; MUNRO, U.; RITZ, T.; ROGERS, L.; THALAU, P.; WILTSCHKO, R. The magnetic compass of domestic chickens, *Gallus gallus*. *Journal of Experimental Biology*. 2007b. roč. 210. č. 13. s. 2300-2310.
- WILTSCHKO, R.; STAPPUT, K.; RITZ, T.; THALAU, P.; WILTSCHKO, W. Magnetoreception in birds: different physical processes for two types of directional responses. *HFSP J*. 2007c. 1: 41-48.
- WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W. Avian Navigation. *The Auk*. 2009. roč. 126. č. 4. s. 717-743.
- WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W. Avian magnetic compass: Its functional properties and physical basis. *Current Zoology*. 2010a. 56: 265-276.
- WILTSCHKO, R.; STAPPUT, K.; THALAU, P.; WILTSCHKO, W. Directional orientation of birds by the magnetic field under different light conditions. *J. R. Soc. Interface* 7. 2010b. s. 163-177.
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R.; RITZ, T. The mechanism of the avian magnetic compass. *Procedia Chemistry*. 2011. roč. 3. č. 1. s. 276-284.
- WILTSCHKO, R.; THALAU, P.; GEHRING, D.; NIEBNER, CH.; RITZ, T.; WILTSCHKO, W. Magnetoreception in birds: the effect of radio-frequency fields. *J. R. Soc. Interface*. 2014a. 12: 1103.
- WILTSCHKO, R.; WILTSCHKO, W. Sensing Magnetic Directions in Birds: Radical Pair Processes Involving Cryptochrome. *Biosensors*. 2014b. 4: 221-242.
- WILZECK, CH.; WILTSCHKO, W.; GÜUNTÜRKÜN, O.; WILTSCHKO, R.; PRIOR, H. Lateralization of Magnetic Compass Orientation in Pigeons. *Journal of Royal Society Interface*. 2010. roč. 7. s. 235-240.
- WU, L.Q.; DICKMAN, J.D. Magnetoreception in an avian brain in part mediated by inner ear lagena. *Current Biology*. 2011. roč. 21. č. 5. 418-423.
- YAN, L.; ZHANG, S.; CHEN, P.; LIU, H.; YIN, H.; LI, H. Magnetotactic bacteria, magnetosomes and their application. *Microbiological Research*. 2012. roč. 167. č. 9. s. 77-102.
- YAN, L.; TAO, S. Avian Magnetoreception Model Realized by Coupling Magnetite-based Mechanism with Radical-pair-based Mechanism. *Chinese Physics B*. 2013. roč. 22. č. 4. s.1-8.
- YOSHII, T.; AHMAD, M.; HELFRICH-FÖRSTER, C. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila*'s circadian clock. *PLOS Biol*. 2009. č.7.
- YUAN, Q.; METTERVILLE, D.; BRISCOE, A. D.; REPERT, S. M. 2007. Insect Cryptochromes: Gene Duplication and Loss Define Diverse Ways to Construct Insect Circadian Clocks. *Mol. Biol. Evol*. 2007. roč. 24. č. 4. s. 948-955.

9. Přílohy

9.1 Příloha č. 1

Hart et al. *Frontiers in Zoology* 2013, **10**:38
<http://www.frontiersinzoology.com/content/10/1/38>



FRONTIERS IN ZOOLOGY

RESEARCH

Open Access

Directional compass preference for landing in water birds

Vlastimil Hart¹, Erich Pascal Malkemper², Tomáš Kušta¹, Sabine Begall², Petra Nováková¹, Vladimír Hanzal¹, Lukáš Pleskač¹, Miloš Ježek¹, Richard Policht¹, Václav Husinec¹, Jaroslav Červený¹ and Hynek Burda^{1,2*}

Abstract

Introduction: Landing flight in birds is demanding on visual control of velocity, distance to target, and slope of descent. Birds flying in flocks must also keep a common course of landing in order to avoid collisions. Whereas the wind direction may provide a cue for landing, the nature of the landing direction indicator under windless conditions has been unknown. We recorded and analysed landing directions of 3,338 flocks in 14 species of water birds in eight countries.

Results: We show that the preferred landing direction, independently of the direction from which the birds have arrived, is along the north-south axis. We analysed the effect of the time of the year, time of the day (and thus sun position), weather (sunny versus overcast), light breeze, locality, latitude, and magnetic declination in 2,431 flocks of mallards (*Anas platyrhynchos*) and found no systematic effect of these factors upon the preferred direction of landing. We found that magnetic North was a better predictor for landing direction than geographic North.

Conclusions: In absence of any other common denominator determining the landing direction, the alignment with the magnetic field lines seems to be the most plausible if not the only explanation for the directional landing preference under windless and overcast conditions and we suggest that the magnetic field thus provides a landing direction indicator.

Keywords: Bird flight, Water birds, Magnetoreception, Magnetic orientation, Sun compass, Flight control

Introduction

Landing is the most challenging and complex part of flight in both, aircraft and birds. Birds must visually control velocity, distance to the target and slope of descent. Birds flying in flocks must also coordinate their landing flight in order to avoid collisions with their neighbours. This is of particular importance in larger water birds (such as geese and ducks) which have longer braking distances when landing on water surface, when manoeuvring possibilities are constrained. The birds may synchronize the landing direction in that they all copy the direction of the leading bird. Not all flocks have, however, a defined leader, and the birds land often simultaneously, in an extended formation, rather than

sequentially, in a row (own observations). Furthermore, every bird must strictly keep the common course of landing and must not deviate from it and cross the landing trajectory of any other bird. Whereas the landing course of an aircraft is dictated by air-traffic controllers and the "landing direction indicators" on airports, the birds have to "agree upon" a common directional cue. It should be noted that water birds often circle above the water before landing (probably as a mean of "security control"), and the landing direction usually does not correspond to the direction from which the birds have arrived. A reliable landing direction indicator is the wind and landing against the wind is also aerodynamically important. The problem is, however, which cue could serve as a landing direction indicator if there is no wind or only a gentle breeze. The position of the sun might be theoretically also used as a landing direction indicator, yet this cue is not always available. Given that birds use magnetic compass orientation and navigation for keeping the migration course and for homing [1-3] and given

* Correspondence: hynek.burda@uni-due.de

¹Department of Game Management and Wildlife Biology, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences, 16521 Praha 6, Czech Republic

²Department of General Zoology, Faculty of Biology, University of Duisburg-Essen, 45117 Essen, Germany



© 2013 Hart et al.; licensee BioMed Central Ltd. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/2.0>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

the fact that magnetic field provides a reliable, globally and at all times available orientation cue, we suggest that the magnetic field lines may serve also as a landing direction indicator. To test this hypothesis we measured the direction of landing of birds on water surface. The question was, whether under windless conditions the direction of landing is random or whether a certain compass direction of landing is preferred as predicted by the "landing direction magnetic indicator hypothesis".

Results

Thirteen of the observed 14 bird species showed bimodally distributed landing directions which were significantly different from random distribution (Table 1). The grand mean vector of all species was highly significant and corresponded well with the geomagnetic north-south axis ($\mu = 3^\circ/183^\circ \pm 3^\circ$ (mean vector orientation angle; 95% confidence interval), $r = 0.986$ (mean vector length), Rayleigh test: $n = 14$, $p = 8.36 \times 10^{-7}$, $Z = 13.616$; second order (weighted) statistics: WMV: $3^\circ/183^\circ$, $r = 0.649$, Hotelling test: $n = 14$, $p = 1.82 \times 10^{-5}$, $F = 31.005$; Figure 1).

Flight phases

While during arrival the mallards showed at best a slight preference for a southeast-northwest direction, during the preparation and landing phases they clearly preferred the north-south axis. The preference for north-south was highly significant for both of the last phases but the vector length r was increased in the final landing stage (arrival: $\mu = 62^\circ/242^\circ \pm 7^\circ$, $r = 0.11$, $n = 2,393$, $p < 10^{-12}$, $Z = 29.206$; preparation: $\mu = 8^\circ/188^\circ \pm 1^\circ$, $r = 0.567$, $n = 2,285$, $p < 10^{-12}$, $Z = 733.848$; landing: $\mu = 9^\circ/189^\circ \pm 1^\circ$, $r = 0.575$, $N = 2431$, $p < 10^{-12}$, $Z = 802.861$; Figure 2).

Table 1 Axial headings of landing in 14 species of birds

Species	n	m μ (axial)	Circular SD	r	p
<i>Alopochen aegyptiaca</i>	189	175°/355°	28°	0.631	< 0.01
<i>Anas penelope</i>	91	7°/187°	16°	0.858	< 0.01
<i>Anas platyrhynchos</i>	2431	9°/189°	30°	0.575	< 0.01
<i>Anser anser</i>	16	6°/186°	29°	0.605	0.50 > p > 0.10
<i>Aythya ferina</i>	155	8°/188°	31°	0.558	< 0.01
<i>Cygnus olor</i>	15	3°/183°	28°	0.616	< 0.01
<i>Dendrocygna viduata</i>	30	4°/184°	28°	0.625	< 0.01
<i>Larus canus</i>	107	6°/186°	14°	0.885	< 0.01
<i>Larus nidibundus</i>	119	19°/199°	44°	0.301	< 0.01
<i>Mergellus albellus</i>	33	3°/183°	22°	0.735	< 0.01
<i>Mergus merganser</i>	22	5°/185°	17°	0.846	< 0.01
<i>Nettion auritus</i>	14	176°/356°	23°	0.723	< 0.01
<i>Vanellus armatus</i>	31	177°/357°	29°	0.608	< 0.01
<i>Vanellus coronatus</i>	85	179°/359°	27°	0.643	< 0.01

n refers to the number of recordings (flocks), m μ : mean vector with respect to magnetic North, r: vector length, p: probability value of Rayleigh statistics.

Flock size

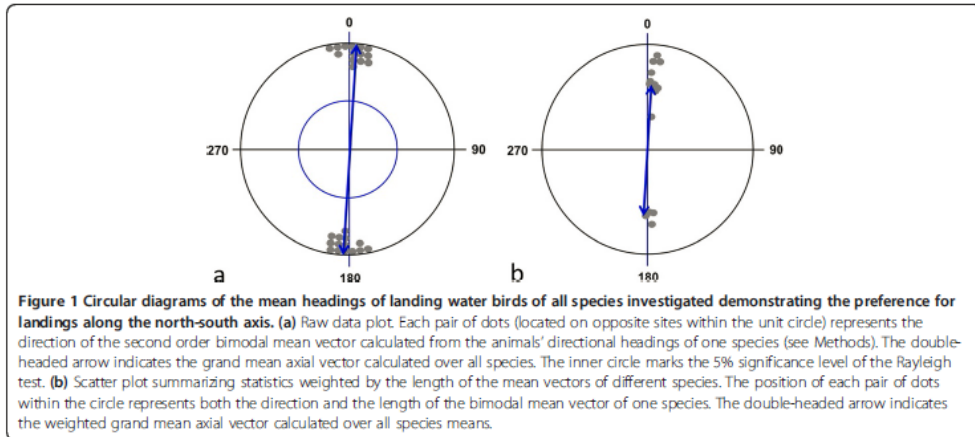
Even though just single data points were recorded for each flock independent of its size, a possible influence of the size of the flocks on landing direction was analysed. The mean flock size of mallards was 5 ± 7 (SD). The significant north-south preference during preparation and landing was found to be independent of flock size, but the circular standard deviation of the headings during landing decreased with increasing flock size (Pearson correlation, $R^2 = 0.961$, $p = 0.002$). The accuracy of the landings was thus found to be highest in larger flocks compared to singly or pairwise flying birds.

Flock size in autumn (September-November) was significantly larger than in spring (March-May; Shapiro-Wilk normality test: $p < 0.05$; Mann-Whitney U-test, mean autumn: 8.6 ± 8.9 , mean spring: 1.8 ± 1.5 ; $p < 0.001$).

Interestingly, a positive correlation between the mallard flock size and the eastward deflection of the mean landing direction from the magnetic north-south axis was also revealed (Pearson correlation, $R^2 = 0.952$, $p = 0.003$).

Countries, localities, and observers

No systematic differences were found between the headings of landing mallards at the different localities as well as between the datasets of different observers. However, there were significant differences between the data sets of the different countries regarding mean vectors as well as distributions even when sample size was normalized (multisample Watson-Williams F-test; $F = 7.238$, $p = 1.13 \times 10^{-7}$; multisample Mardia-Watson-Wheeler test, $W = 292.709$, $p < 10^{-12}$). Interestingly, while the mallards in all countries of the eastern hemisphere preferred a NE-SW landing axis, the only group from the western hemisphere (Nanaimo, Canada)



showed a deflection towards the NW-SE axis (Figure 3). The mean direction of the landings in western Canada was significantly different from the mean landing directions in all other countries ($p < 0.01$; pairwise Watson-Williams F-test, Table 2).

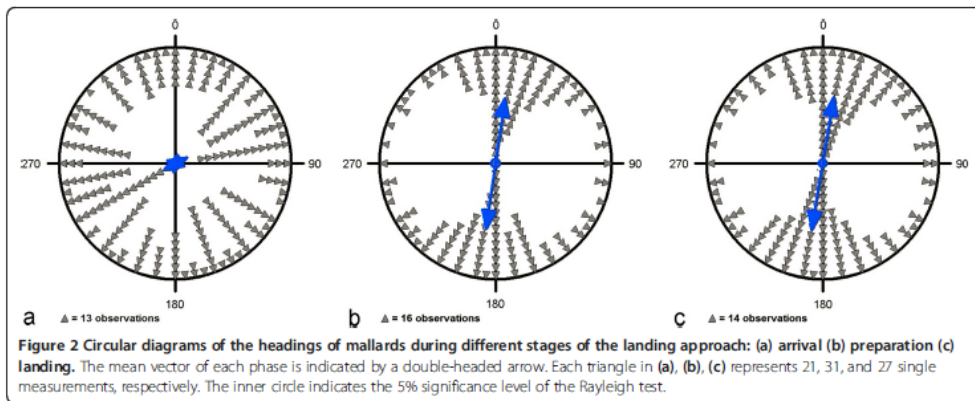
Wind

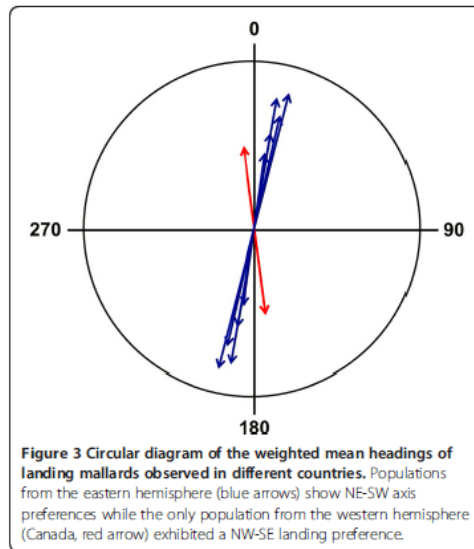
As expected, wind was found to influence the landing directions but the significant preference for the north-south axis was retained under all wind directions. (Note, however that we recorded only under breeze not under stronger wind conditions). A weak positive correlation between the wind directions and the angular directions of landing indicated the birds preference for landing against the wind (circular-circular correlation coefficient, $n = 736$, $r = 0.006$, $p < 0.05$). However, the distribution of the mallard angular landing directions was highly

significantly different from the distribution of wind directions (Mardia-Watson-Wheeler test: $W = 30.483$, $p = 2.4 \times 10^{-7}$). We can conclude that direction of breeze had no major influence on the landing directions.

Sun position

Statistical differences were found between the landing directions on cloudy (overcast) vs. sunny days with less scattered data under overcast conditions ($n = 554$ for each group; Mardia-Watson-Wheeler test; $W = 40.825$, $p = 1.36 \times 10^{-9}$; Figure 4). The position of the sun on sunny days was weakly correlated to the direction of landing (circular-circular correlation coefficient $r = 0.012$, $p < 0.05$). However, the distribution of the mallard angular landing directions differed significantly from the distribution of sun positions (Mardia-Watson-Wheeler test: $W = 383.436$, $p < 10^{-12}$). Thus, we conclude that





sun position had just minor influence on landing directions.

Time of day

The landing directions of the mallards were significantly different between midday (10 am till 3 pm) and all other times of the day both with respect to the mean vector as well as the distribution ($n = 282$ for each group; multisample Watson-Williams F-test; $F = 8.215$, $p = 2.07 \times 10^{-5}$; multisample Mardia-Watson-Wheeler test, $W = 59.803$, $p = 4.93 \times 10^{-11}$). Landings during midday showed a higher deflection towards east and had a larger r-value as well as a smaller circular standard deviation

($n = 282$ for each group; midday: $\mu = 16^\circ \pm 3^\circ$, $r = 0.8$; mean of all other daytimes: $\mu = 7^\circ \pm 4^\circ$, $r = 0.552$).

Season

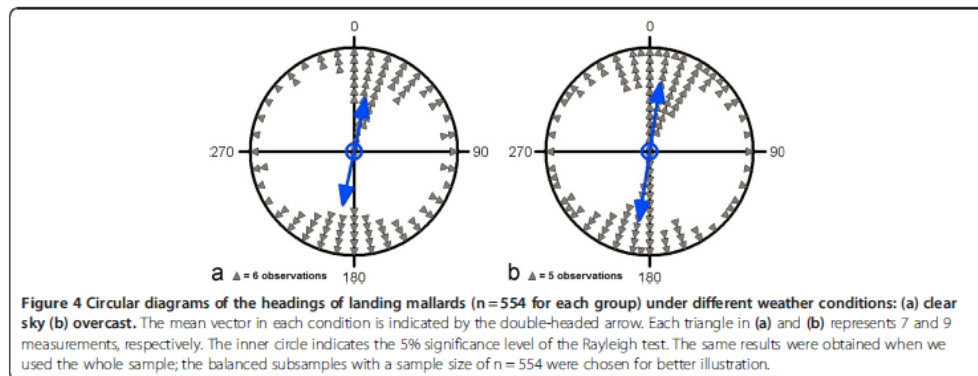
Landing directions did also differ between the different seasons of the year (multisample Watson-Williams F-test; $F = 12.743$, $p = 2.91 \times 10^{-8}$; multisample Mardia-Watson-Wheeler test, $W = 106.287$, $p < 10^{-12}$). The majority of measurements was conducted in spring (March – May) and autumn (September – November). Landing directions were less scattered and on average more deflected to east in autumn compared to spring ($n = 1,040$ for each group; spring $\mu = 7^\circ/187^\circ \pm 2^\circ$, $r = 0.467$; autumn: $\mu = 12^\circ/192^\circ \pm 1^\circ$, $r = 0.702$; Watson-Williams F-test; $F = 15.666$, $p = 7.81 \times 10^{-5}$; Mardia-Watson-Wheeler test, $W = 225.377$, $p < 10^{-12}$; Figure 5).

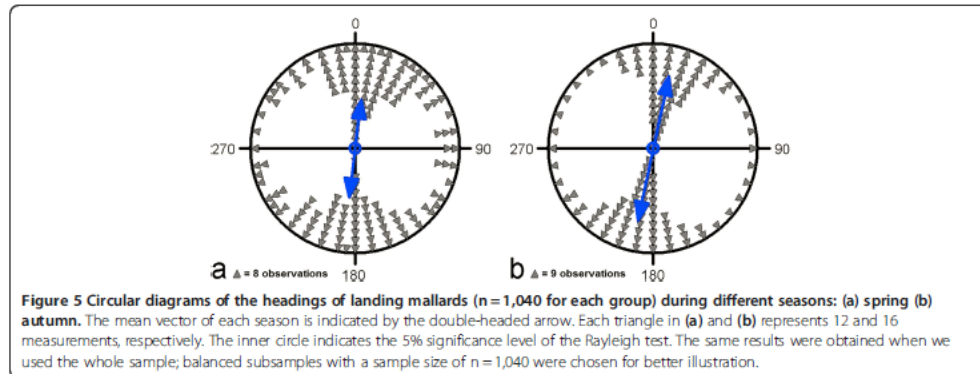
Magnetic declination

The magnetic declination (angular difference between magnetic North and geographic North) at the studied localities varied between $3^\circ\text{--}4^\circ$ (Czech Rep., Italy, Poland) to $15^\circ\text{--}17^\circ$ (in western Canada and southern Botswana). The difference between the mean heading ($m\mu$) of the water birds and magnetic North (mN) was significantly smaller than the difference between the mean heading ($g\mu$) and geographic North (gN) calculated for each country separately (one-tailed paired t-test, $|\text{delta}(mN, m\mu)|$: $8.3^\circ \pm 4.3^\circ$; $|\text{delta}(gN, g\mu)|$: $14.9^\circ \pm 3.7^\circ$; $p < 0.001$, Table 2). Delta refers to the smallest angle between mN and $m\mu$ (and gN and $g\mu$, respectively).

Measurement accuracy

The difference between the assessed and actual directions (Δ) was on average 1° (circular SD = 16° , $r = 0.963$, $n = 3,184$, $p < 10^{-12}$, see Figure 6). (Note that although each of the eight persons should have made 400 trials, some of the observers did not catch the relatively high





rate and missed some records). The performance (i.e. accuracy of recording) was highly uniform - and there were no significant differences between particular trials (i.e. observers did not get tired and less accurate, and they also did not get more accurate in the course of the experiment). There were also no significant differences in performance of particular observers, although the most experienced observers (Hart and Kušta, who also collected more than 50% of the data) showed an assessment accuracy with a smaller error (9.7° and 10.7° circular SD, respectively) than less experienced observers (the worst performance was characterized by $\Delta = 0^\circ$, circular SD = 20°, $r = 0.939$, $p < 10^{-12}$, $n = 400$; i.e. still highly accurate).

Discussion

The recordings of landing water birds made by different observers, at different localities, at different times of the year and at different times of the day revealed a significant deviation from random distribution with a preference for landing along the approximate north-south

axis. This phenomenon raises the following questions: 1) how reliable and how accurate are the field measurements, 2) what is the variance in the observed landing directional preference, 3) what are the cues determining the directional preference, 4) what is its function and adaptive meaning?

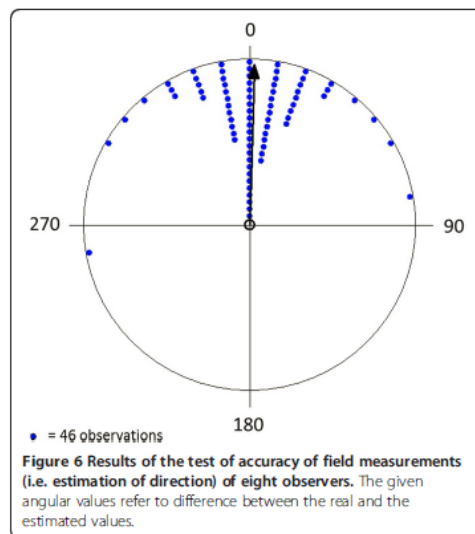
1. Accuracy and reliability of the field measurements

The assessment of the heading of subjects made by the observers at 100 m distance was surprisingly highly accurate and unbiased. The circular standard deviation (10°-15°) representing the recording (subjective) error should actually be subtracted from the observed circular standard deviation (about 30° in the mallard), so that we may assume that the real (objective) preference for landing direction was even more pronounced than our observation could have revealed. It should be stressed that the difference between the real heading of subjects and the observers' estimation was zero for all observers. It should also be noted that the task to record movement direction of a person across 5 m at a distance of 100 m

Table 2 Magnetic North versus geographic North as reference for the preferred heading direction (μ) during landing on water surface in the mallard (or diverse other species of water birds in the case of Botswana)

Country	Magnetic declination	Number of flocks	Mean vector (mN) μ_N	Mean vector (gN) μ_G	Delta (mN, μ_N)	Delta (gN, μ_G)
Botswana I	-8°	264	356°/176°	344°/164°	4°	12°
Botswana II	-15°	85	0°/180°	345°/165°	0°	15°
Canada	17°	136	354°/174°	11°/191°	6°	11°
Czech Rep.	3°	1,095	7°/187°	10°/190°	7°	10°
Estonia	7°	168	14°/194°	21°/201°	14°	21°
Finland	8°	218	9°/189°	17°/197°	9°	17°
Italy	3°	394	9°/189°	12°/192°	9°	12°
Poland	4°	381	13°/193°	17°/197°	13°	17°

Mean magnetic declination (angular difference between geographic North and magnetic North) is given for each locality. μ_N and μ_G denote the axial mean vectors (given as XX°/XX°) with reference to magnetic North (mN) and geographic North (gN), respectively. All mean values are highly significant (Rayleigh test, $p < 0.000000001$, $0.462 < r < 0.848$). Delta refers to the smallest angle between mN and μ_N (and gN and μ_G , respectively).



without binoculars is much more difficult than recording landing direction of birds on water surface using binoculars. Observing a duck even at a distance of 100 m with binoculars with magnification factor 10 is comparable to observing the duck at a distance of 10 m without binoculars. Since the field of view is narrower if looking through the binoculars, the observer can better focus upon the subject. Also the trail on the water left by the landing duck provides more time to the observer to make accurate directional estimation. All observers are field zoologists highly experienced in observing through binoculars and reading a compass.

2. Variance in the heading during landing

The "accuracy" of the landings (i.e. the least scatter around the mean vector) was the highest in larger flocks compared to singly or pairwise flying birds. This may be due to the fact that the landing direction reproduced by several birds can be better and more accurately recorded by the observer than a single landing event. Yet, this may be due also to the higher necessity of synchronizing the direction (and thus subordinating the own direction to the "prescribed" common one) in larger flocks in order to avoid collisions, or to correct own navigational errors across the group (the so-called "many wrongs principle", cf. [4]).

NNE-SSW deflection of the preferred (landing) axis from the "ideal" N-S axis, observed in Europe is a phenomenon which we encounter also in magnetic alignment of diverse other animal species in diverse behavioural contexts: in the grazing and resting cattle, red

deer, and roe deer [5-8], hunting foxes [9] or schooling carps [10]. Interestingly, while the mallards in all countries of the eastern hemisphere preferred a NNE-SSW landing axis, the mallards from western Canada and water birds from southern Botswana, i.e. from regions with high absolute declination) showed a deflection towards the NW-SE axis. Since these data were recorded only by two single observers, we cannot exclude that the shift represents an observer's effect, although it is unlikely since one-sided biases did not occur in a single of the eight participants of our test of measurement accuracy. Furthermore it is of interest that the study of aerial images in Google Earth also revealed a NNW-SSE deflection in alignment of cattle in the western hemisphere [5,8]. Currently, we have no explanation for this phenomenon which surely deserves further examination.

Landing directions were less scattered around the mean in autumn compared to spring. While the mallards in spring were already breeding they were migrating or preparing to migrate in autumn. However, the autumn recordings also involved larger flocks than spring recordings, so that the observed difference in accuracy may be the effect of flock size (as discussed above) rather than that of the season.

3. Cues determining north-south heading

Under windless conditions the birds can orientate according to the actual sun position, by means of a sun compass, or using a magnetic compass. Many birds can keep a course relative to the sun and compensate for temporal changes of the sun's azimuth. Orientation according to this sun compass [cf. e.g. 11,12] has been demonstrated in the context of migratory navigation or homing. A sun compass requires more complex sensory and cognitive abilities than a simple magnetic compass, so that we consider alignment with the magnetic field lines to be a more suitable solution for a simple stereotypic non-goal oriented task like keeping a steady landing course. Of course, nature may follow other strategies than predicted by human logics. Three findings are, however, in favour of the magnetic compass: Firstly, the directional landing preference did not change throughout the year and between e.g. northern Italy and Finland, although the relative position of the sun was markedly different between these countries and between seasons. Secondly, under cloudy and foggy conditions, the north-south-landing preference was highly significant (and actually displayed a somewhat lower scatter than under sunny conditions, see Figure 4B) indicating that a putative magnetic compass plays an important role but may be overrun by orientation with respect to the sun if it is visible. Thirdly, we show that in all the studied localities, magnetic North was a better predictor for heading during landing than geographic North.

4. Why do the birds prefer a common landing direction?

While the preference for landing of water birds along the north-south compass axis is undisputable, the real challenge is to explain the biological significance of this orientation behaviour. We suggest that magnetoreception plays a role in the control and steering of synchronous landing in one direction, i.e. that the magnetic field direction provides a landing direction indicator as suggested in the introduction. The fact that magnetoreception has recently been shown in mallards, strengthens this hypothesis [13,14].

The existence of a common preferred direction (the so-called nonsense orientation) which is exhibited by birds (and among them particularly in the mallard) on release and which does not appear to be related to the migration or homing direction was reported earlier [15,16]. We agree with [16] that this common direction may facilitate flock formation in an escape context. It is apparent that a jointly preferred direction may not only enable flocking during take-off but also, and maybe more importantly, during landing. The fact that also single birds land in the jointly preferred compass direction does not falsify the hypothesis that the function of keeping the common direction is actually to avoid landing collisions. We may assume that any inborn directional preference will be kept instantly irrespective of the actual flock size.

Further, not necessarily alternative, yet in any case a speculative explanation is that retinal magnetoreception (sensu [17]) serves as an inclinometer to estimate and control the angle of descents. Changes in the vertical plane can be visually controlled using the angle between e.g. the tip of the bill and the horizon. However, since these two references lie in two different focal planes, they cannot be focussed simultaneously and their comparison is thus not optimal for the bird. If, as hypothesized, birds perceive the magnetic field as a pattern of visual modulation, they might learn which magnetically excited area on the retina corresponds to the optimal angle of descent, provided that the head is kept at a constant angle to the horizon (which may be realized by placing the image of the horizon in the area of highest visual acuity). Accordingly, the bird would just have to obtain a specific and constant relationship of the two excited areas on the retina to ensure an optimal touchdown. The usage of such a "retinal magnetic inclinometer" would thus explain why birds keep their heads relatively straight during landing (cf. [18]).

Indeed, the head position in landing mallard ducks measured (as an angle between the line connecting eye and tip of the beak and the horizon = 90°) on photos available on the internet revealed a significantly uniform orientation ($n = 91$, $\mu = -25^\circ$, $SD = 7^\circ$, $r = 0.993$, $p < 10^{-12}$, see Figure 7 and Table 3).

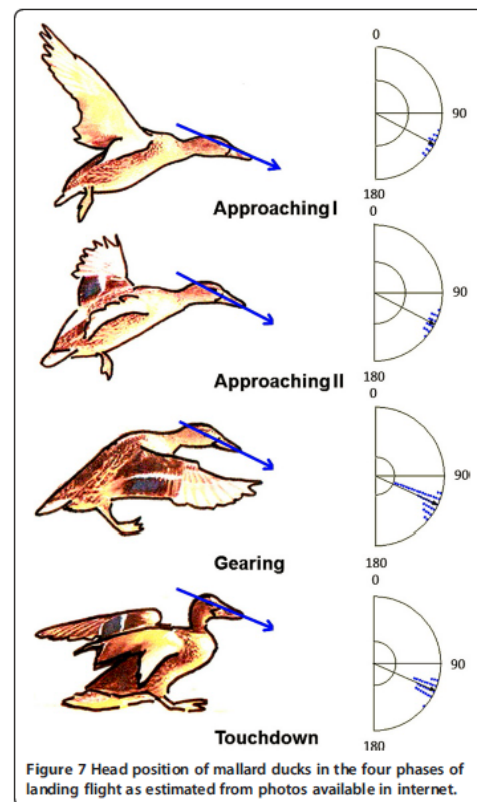


Figure 7 Head position of mallard ducks in the four phases of landing flight as estimated from photos available in internet.

Conclusions

Our study revealed that water birds landing on the water surface under windless conditions prefer to land roughly along the geomagnetic north-south axis, irrespective of the direction of arrival. In absence of any other common denominator determining the landing direction, alignment with the magnetic field lines seems to be the most plausible if not the only explanation for the directional landing preference, and we suggest that the magnetic field thus provides a "landing direction indicator". The preference of a common landing trajectory may be of significance to prevent collisions, particularly in larger birds with longer braking distances and which fly in pairs or flocks. Wind may be also preferred as a landing direction indicator because of aerodynamic reasons. Sun position (and sun compass as a course keeping mechanisms) cannot be excluded as a landing direction indicator if sun is visible, yet magnetic North is a better predictor of the landing direction than geographic North. Another hypothesis for the observed phenomenon assumes that in the preferred north-

Table 3 Head position of mallard ducks in the four phases of landing flight as estimated from photos available in the internet

	Approach I	Approach II	Gearing	Touchdown
Number of observations	12	14	38	27
Mean vector (μ)	118°	117°	115°	114°
Length of mean vector (r)	0.991	0.993	0.994	0.995
Circular standard deviation	8°	7°	6°	5°
Rayleigh test (p)	2.54×10^{-11}	$< 10^{-12}$	7.9×10^{-7}	1.67×10^{-6}

The mean vector μ refers to the smallest angle between the line connecting the eye and the tip of the beak and the horizon (90°).

south direction birds can use radical-pair-based magneto-receptors located in the retina to assess and control the slope (inclination) of landing. To test this hypothesis, recordings (using high-speed cameras) of the landing success, length of the braking trail, slope of landing, angle of the head etc. in localities with different inclination and magnetic field strength will be needed.

Methods

The directions of 3,338 landing approaches of birds of 14 different species were measured at 30 different water bodies in eight countries by nine independent observers (Tables 4, 5). The vast majority of the landings occurred on standing water bodies; less than 3% of the data is related to landings on land or on rivers. Since more than

Table 4 List of localities and their magnetic field parameters

Country	Locality	Latitude	Longitude	Inclination	Declination	Intensity (μ T)		
						H	V	T
Botswana	Chobe Kasane	17°49'17.14"S	25°07'51.12"E	-58	-7	16	-26	30
Botswana	Savuti I	18°36'12.89"S	24°04'20.27"E	-59	-8	15	-26	30
Botswana	Savuti II	18°39'16.90"S	24°03'51.71"E	-59	-8	15	-26	30
Botswana	Ngungungu	18°41'45.73"S	24°03'02.54"E	-59	-8	15	-26	30
Botswana	Gaborone	24°39'04.84"S	25°56'00.47"E	-63	-15	13	-25	28
Canada	Nanaimo	49°10'15.32"N	123°58'18.14"W	70	17	19	51	55
Czech Rep.	Kladno	50°07'41.82"N	14°08'17.08"E	66	3	20	45	49
Czech Rep.	Mohelnice	49°46'50.28"N	16°57'24.48"E	66	4	20	45	49
Czech Rep.	Kunratice-Seberak	50°00'40.49"N	14°29'34.77"E	66	3	20	45	49
Czech Rep.	Litomysl-Lucni	49°51'38.86"N	16°17'49.05"E	66	4	20	45	49
Czech Rep.	Kunovska tabule	49°01'23.88"N	17°25'49.18"E	65	4	20	44	49
Czech Rep.	Tezební jezero	49°00'35.52"N	17°24'79.90"E	65	4	20	44	49
Czech Rep.	Tisov	49°30'44.60"N	13°49'34.06"E	65	3	20	44	49
Czech Rep.	Dobra vule	49°06'17.88"N	14°45'16.44"E	65	3	20	44	49
Czech Rep.	Skutek	49°06'35.84"N	14°45'10.09"E	65	3	20	44	49
Czech Rep.	Libaluv rybnik	49°10'39.71"N	14°41'01.64"E	65	3	20	44	49
Czech Rep.	Velky Honys	49°30'23.48"N	13°49'50.84"E	65	3	20	44	49
Czech Rep.	Bukovec	49°30'35.01"N	13°49'51.29"E	65	3	20	44	49
Czech Rep.	Podtsovsky	49°30'41.82"N	13°49'28.07"E	65	3	20	44	49
Czech Rep.	Mlynsky	49°31'09.94"N	13°48'54.17"E	65	3	20	44	49
Estonia	Männikuste	58°23'07.29"N	23°58'53.13"E	72	7	16	49	51
Finland	Vesijärvi	61°05'26.52"N	25°23'07.29"E	74	8	14	50	52
Germany	Bonn	50°42'46.36"N	07°08'41.57"E	66	1	20	44	49
Italy	Valle Cavanata	45°43'08.82"N	13°28'21.39"E	62	3	22	42	47
Poland	Milicz (4 Sites)	51°32'30.90"N	17°19'57.21"E	67	4	19	46	49

H, Horizontal; V, Vertical; T, Total magnetic field intensity. Values calculated by <http://www.ngdc.noaa.gov/geomag-web/>.

Table 5 Survey of sampling and the list of recorded species

Species	N flocks	N specimens	Countries	N localities	N half-day sessions	Observer
<i>Alopochen aegyptiacus</i>	189	189	RB	1	4	Hus
<i>Anas penelope</i>	91	646	FIN	1	1	Har, Kus
<i>Anas platyrhynchos</i>	2,431	12,235	CDN, CZ, D, I, EST, FIN, PL	25	70	Har, Har, Kus, Mal, Nov, Pat, Ple, Pol
<i>Anser anser</i>	16	26	D, PL	2	4	Mal, Har, Kus
<i>Aythya ferina</i>	155	200	PL	3	4	Har, Kus
<i>Cygnus olor</i>	15	19	EST, FIN, PL	3	3	Har, Kus
<i>Dendrocygna viduata</i>	30	932	RB	3	3	Hus
<i>Larus canus</i>	107	214	FIN	1	2	Har, Kus
<i>Larus ridibundus</i>	119	119	D, EST, PL	3	4	Har, Kus, Mal
<i>Mergellus albellus</i>	33	68	FIN	1	2	Har, Kus
<i>Mergus merganser</i>	22	46	FIN	1	2	Har, Kus
<i>Nettion auritus</i>	14	14	RB	1	4	Hus
<i>Vanellus armatus</i>	31	31	RB	2	1	Hus
<i>Vanellus coronatus</i>	85	85	RB	1	2	Hus
Total: 14 species	3,338	14,824	8	30	78	9

N, Number; CDN, Canada; CZ, Czech Republic; D, Germany; EST, Estonia; FIN, Finland; I, Italy; PL, Poland; RB, Botswana; Har, Hanzat; Har, Hart; Hus, Husinec; Kus, Kušta; Mal, Malkemper; Nov, Nováková; Pat, Patočková; Ple, Pleskač; Pol, Policht.

70% of the observations were done on the mallard (wild duck, *Anas platyrhynchos*, n = 2,431) this species was chosen for a detailed analysis. The mallard was observed at 25 localities in seven different countries by eight different observers (Table 4).

Sampling

The flying directions (heading) of water birds prior to landing on a water surface were observed directly or by means of binoculars at a distance of 20-100 m. The compass directions were estimated to the nearest 5° by means of hand held compasses. We recorded compass directions (as corresponding to heading of the birds) at three different stages of the flight whenever possible: arrival, preparation for landing, and landing. Arrival was defined as the observed heading when the birds were first sighted. Preparation was defined as the compass direction during the last phase of the landing approach. The landing direction was recorded when touching the water surface.

In addition to the headings the following parameters were recorded for every observation: (1) species (2) flock size (3) weather conditions (4) time and date (5) direction of the observer towards the animals. It should be noted at this point that all the birds of a flock fly in synchrony - and the angular deviations of particular birds from the common direction are less than the recording error made by the observer. Therefore a single compass value was estimated for arrival, preparing, and landing of each flock regardless of its actual size.

Wind strength was measured with a digital hand held anemometer (Technoline EA 3000). The observations

were made under conditions with wind strengths of maximal 5.4 m/s. Of all the recordings (n = 3,338), 70% were made under calm conditions (wind speed 0-0.2 m/s), 11% under light air (0.3-1.5 m/s), 9% under light breeze (1.6-3.3 m/s), 10% under gentle breeze (3.4-5.4 m/s).

Control of the recording accuracy

To check the inter-observer reliability and repeatability of the assessment of heading directions we tested the measurement accuracy of observers. They were asked to determine the direction of movement of a person who walked along a straight line within a circle (radius 5 m) at a distance of 100 m to the observer. The observers did not use binoculars for this task. The person moved within each trial in 50 different exactly defined directions (always starting from the middle of the circle) following a randomized protocol that the observers did not know. The eight observers were distributed along the circle on eight cardinal positions and changed their positions after each trial, so that each observer made altogether 400 assessments (in eight trials from eight different positions). Eventually the assessments of the observers were compared with the real heading directions, and the angular deviations were calculated.

Data analysis

Circular statistics were carried out with Oriana 4.01 (Kovach Computing). Mean vectors were calculated for the headings of birds at different localities, of different species, during different seasons, under different weather conditions, for different observers, and at different times of the day. Single data points were recorded for each

flock of birds and these headings were used for the analysis. Doubling the angles was used to convert angular data in axial ones prior to statistical analysis.

First order (Rayleigh test) and second order (Hotelling test) statistics were employed to test the headings for significant deviations from random distribution. Possible correlations were investigated using circular-circular correlations or Pearson statistics (Microsoft Excel). We used the t-test to compare mean flock sizes at different seasons. Whenever sample sizes differed significantly between different conditions, they were normalized to n or subsamples were taken for comparisons. Differences between the mean headings and distributions between groups (species, localities, etc.) were tested for significance with the Watson-Williams F-test and Mardia-Watson-Wheeler test, respectively. Circular diagrams were plotted in Oriana 4.01.

Ethics statement

The study did not involve any experimentation or disturbing animals under observation.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

Design of the study: Bur, Har, Kuš, Nov. Data collection: Čer, Han, Har, Jež, Kuš, Mal, Nov, Ple, Pol. Data analysis: Beg, Bur, Har, Mal. Writing the paper: Beg, Bur, Har, Mal. All authors read and approved the final version of the manuscript.

Acknowledgements

We dedicate thankfully this study to Air Commodore Douglas "Pinky" Grocott, past president of the Royal Institute of Navigation (RIN), and current active moderator of the Animal Navigation Group of RIN on occasion of his 90th Birthday. The study was supported by the Grant Agency of the Czech Republic (project. nr. 506/11/2121). We thank Prof. Dr. John B. Phillips and Michael Painter for fruitful discussions on the hypothesis of the magnetic inclinometer.

Received: 4 April 2013 Accepted: 14 June 2013

Published: 8 July 2013

References

1. Wiltschko R, Wiltschko W: *Magnetic Orientation in Animals*. Berlin: Springer; 1995.
2. Wiltschko W, Wiltschko R: *Magnetic orientation in birds*. *J Exp Biol* 1996, **199**:29–38.
3. Wiltschko R, Wiltschko W: *Avian navigation*. *Auk* 2009, **126**:717–743.
4. Codling EA, Pitchford JW, Simpson SD: *Group navigation and the "many-wrongs principle" in models of animal movement*. *Ecology* 2007, **8**:1864–1870.
5. Begall S, Červený J, Neef J, Vojtěch O, Burda H: *Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2008, **105**:13451–13455.
6. Burda H, Begall S, Červený J, Neef J, Němec P: *Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2009, **106**:5708–5713.
7. Begall S, Burda H, Červený J, Genter O, Neef-Weisse J, Němec P: *Further support for the alignment of cattle along magnetic field lines. Reply to Hert et al.* *J Comp Physiol A* 2011, **197**:1127–1133.
8. Begall S, Malkemper EP, Červený J, Němec P, Burda H: *Magnetic alignment in mammals and other animals*. *Mammal Biol* 2013, **78**:10–20.

9. Červený J, Begall S, Koubek P, Nováková P, Burda H: *Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes*. *Biol Lett* 2011, **7**:355–357.
10. Hart V, Kušta T, Němec P, Bláhová V, Ježek M, Nováková P, Begall S, Červený J, Hanzal V, Malkemper EP, Štípek K, Vole C, Burda H: *Magnetic alignment in crows: Evidence from the Czech Christmas fish market*. *PLoS One* 2012, **7**(12):e51100.
11. Schmidt-Koenig K: *The sun compass*. *Experientia* 1990, **46**:336–342.
12. Budzinski CA, Dyer FC, Bingman VP: *Partial experience with the arc of the sun is sufficient for all-day sun compass orientation in homing pigeons, *Columba livia**. *J Exp Biol* 2000, **203**:2341–2348.
13. Freire R, Birch TE: *Conditioning to magnetic direction in the Peking duck (*Anas platyrhynchos domestica*)*. *J Exp Biol* 2012, **213**:3423–3426.
14. Freire R, Dunston E, Fowler EM, McKenzie GL, Quinn CT, Michelsen J: *Conditioned response to a magnetic anomaly in the Peking duck (*Anas platyrhynchos domestica*) involves the trigeminal nerve*. *J Exp Biol* 2012, **215**:2399–2404.
15. Matthews GVT: *'Nonsense' orientation in Mallard *Anas platyrhynchos*, and its relation to experiments on bird navigation*. *Ibis* 1961, **103**:211–230.
16. Thake MA: *Nonsense orientation: an adaptation for flocking during predation?* *Ibis* 1981, **123**:47–248.
17. Ritz T, Adem S, Schulten K: *A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds*. *Biophys J* 2000, **78**:707–718.
18. Green PR, Davies MNO, Thorpe PH: *Head orientation in pigeons during landing flight*. *Vision Res* 1992, **32**:2229–2234.

doi:10.1186/1742-9994-10-38

Cite this article as: Hart et al.: Directional compass preference for landing in water birds. *Frontiers in Zoology* 2013 **10**:38.

Submit your next manuscript to BioMed Central and take full advantage of:

- Convenient online submission
- Thorough peer review
- No space constraints or color figure charges
- Immediate publication on acceptance
- Inclusion in PubMed, CAS, Scopus and Google Scholar
- Research which is freely available for redistribution

Submit your manuscript at
www.biomedcentral.com/submit



9.2 Příloha č. 2

Direction indicator and magnetic compass-aided tracking of the sun by flamingos?

Petra NOVÁKOVÁ^{1*}, Diana KOŘANOVÁ¹, Sabine BEGALL², Erich P. MALKEMPER^{1,2}, Lukáš PLESKAČ¹, František ČAPEK¹, Jaroslav ČERVENÝ¹, Vlastimil HART¹, Veronika HARTOVÁ¹, Václav HUSINEC¹ and Hynek BURDA^{1,2}

¹ *Department of Game Management and Wildlife Biology, Faculty of Forestry and Wood Sciences,*

Czech University of Life Sciences, 165 21 Praha 6, Czech Republic; e-mail: novakovap@fld.czu.cz

² *Department of General Zoology, Faculty of Biology, University of Duisburg-Essen, 45117 Essen, Germany*

Received 20 March 2017; Accepted 15 May 2017

Abstract. Animals use to align their body axis with respect to different cues (e.g. sun position, wind direction, magnetic field lines) and signals (informing about source of interest) in diverse behavioural contexts. Existence of alignment indicates ability to sense such cues or signals and its study can enlighten the mechanism of their sensing. Global cues (sun position, magnetic field) might provide a directional reference (direction/heading indicator) for organization of the mental map and/or for coordinated take-off. The existence of a common direction indicator may be of importance especially in birds living in large colonies and having impeded maneuverability. We measured the direction of the body axis (alignment) in flamingos of four species at 18 localities in zoological gardens and in the wild in altogether eight countries during different seasons of the year and at different times of the day. The measurements were taken from photographs in a blinded way. Flamingos in Europe showed a significant preference to align towards South during all recorded stationary activities (grooming, resting, standing) while those from Kenya tended to head towards North. On the contrary, the distribution of body alignments during locomotor activities (walking, wading, feeding) was random. Under overcast weather, and especially in the morning hours, magnetic South or North were better predictors of heading than sun position. We interpret our findings as evidence for a magnetic alignment in flamingos (depending on the weather condition) and suggest that its main function might be seen in information rather than in energy interaction. Under windless conditions, sun position and magnetic field may provide a common reference direction, i.e. a direction indicator. Visual cues (if available) and vision are in birds probably more dominant in spatial orientation than magnetic cues and magnetoreception. Magnetoreception might be “switched on”, when visual sensing of relevant cues is impeded.

Key words: Phoenicopteridae, magnetoreception, magnetic alignment, sun compass

Introduction

Alignment, i.e. the preferred body orientation with respect to given environmental cues (e.g. solar position, wind or water currents) or certain signals (communicative, alert or prey), occurs in animals of diverse taxa in different behavioural contexts and is familiar to nature observers. It brings energetic benefits, helps to acquire information or to avoid sensory noise (overstimulation). Its study has a heuristic potential because its expression is evidence for purposive (unconscious or conscious) behaviour and, above all, also for physiological capacity to sense the respective cues or signals (Begall et al. 2013). For group-living animals, a congruent alignment might facilitate e.g. coordinated keeping the course during group landings (Hart et al. 2013a) or the escape from a predator (Hart et al. 2012, Obleser et al. 2016) and it might serve the calibration and reading of the cognitive map of space (e.g. Collett & Baron 1994, Hart et al. 2013b). Concordantly with the idea of a common direction indicator (heading indicator) synchronising group movement, (magnetic) alignment was more pronounced in groups than in solitary individuals (Hart et al. 2012, Hart et al. 2013a, b, Červený et al. 2016).

Birds of many species across many taxa congregate in huge groups (colonies, flocks, swarms). While the advantages of group living (e.g. breeding, foraging, migration) have been widely discussed in textbooks of behavioural ecology, the emerging problems of living in groups have attracted less attention of scholars. Apart from the apparent problem of competition for resources, a main problem is the synchronisation of movement to avoid collisions during different activities, and especially during take-off and landing. For example, landing (especially) on water is problematic for heavier birds with longer braking distances as it is not possible to actively change the course of the last phase of landing (“landing roll”) to avoid an imminent collision. A recent study (Hart et al. 2013a) addressed the necessity for flocks of water fowl to have a common direction indicator for landing on water under windless conditions and suggested that the geomagnetic field lines can provide such a cue.

** Corresponding Author*

Here, we test the hypothesis that flamingos possess a common direction indicator. Flamingos are, because of several reasons, unique for such testing. They belong to the largest birds living in huge dense colonies that can amount to more than 20000 individuals (Bucher et al. 2000). They permanently live in these colonies, i.e. not only during the breeding season. They are widely distributed in tropical and subtropical regions between latitudes 34° S and 46° N (Cramp & Simmons 1977). Besides that they are popular birds kept in most zoological gardens across the world. Most flamingos are migratory; some populations undertake journeys of 3000-4000 kilometres or more, whilst others are sedentary and show a high level of philopatry (Johnson 1989). Flamingos are good flyers, but due to their large body size they need long distances for taking off and “landing roll”. Given their abundance and the density of their colonies, a common reference direction indicator to synchronise their activities seems to be a necessity.

To test the hypothesis that flamingos exhibit preferences for a certain magnetic compass direction, a phenomenon which would indicate magnetoreception, we measured the body alignment during feeding, walking, standing, resting, and comfort behaviour in four flamingo species. We hypothesized that under windless conditions, the distribution of the recorded body directions (headings) is not random (i.e. a certain compass direction is preferred).

Material and Methods

Sampling

Altogether 413 high-resolution photographs representing 34322 snapshots of individual birds (including repeated measures of the same individuals at different times and partly at different places) belonging to four flamingo species (lesser flamingo *Phoeniconaias minor*, American flamingo *Phoenicopterus ruber*, Chilean flamingo *Phoenicopterus chilensis* and greater flamingo *Phoenicopterus roseus*) were taken between July 2005 and January 2015, during different months and at different times of day at 18 localities in eight countries (Table 1). Locality, species, date, time, weather (sunny or partly cloudy versus overcast or rainy), and the direction, measured by a hand-held compass, and in some cases also by an integrated camera compass, in which the photo was taken were recorded for each photograph. Most daytimes were represented (as apparent from represented solar azimuths, Fig. 1-3).

Data analysis and statistics

The pictures were analysed by three members of our team (D. Kořanová, F. Čapek, L.Pleskač), who were blinded for the true direction in which the photos were taken. They measured the directional bearings on the screen with respect to the top of the photograph (being set as 0°) of all birds that could be clearly recognized. For each measured flamingo its activity was assigned to one of the following activities: stationary (resting, standing,

grooming) or locomotor (walking and feeding) (cf. Fig. 1 and 2 for typical silhouettes). The coded photographs were analysed with Microsoft PowerPoint in a three-step procedure (cf. supplementary material Fig. S1). First, arrows were drawn along the median body axes of every bird visible in the photograph (the arrow direction was marked by the head position) and each activity category was analysed separately. Secondly, the underlying photograph was removed and replaced by a compass rosette divided radially into 36 ten-degree segments. The compass rosette was oval-transformed to compensate for the perspective distortion of the photographs. Thirdly, each arrow was moved to the centre of the rosette and its azimuthal direction was determined by the nearest 10° mark. Subsequently, the topographic bearings were back-transformed to true magnetic bearings (= magnetic alignment) and subsequently also with respect to solar azimuth (= solar alignment) by a researcher (P. Nováková), who knew the true compass bearing of the respective photographs.

Circular statistics were carried out with Oriana 4.02 (Kovach Computing). Since birds in one group or flock are, with respect to their directionality, not independent units, we calculated means over all the bearings of flamingos showing the same behavioural pattern on each photograph. From the mean vectors for each photograph a grand mean vector was calculated for each flock at a given place and given time. Note that each photograph/flock records a unique situation differing from that recorded in another photograph/another flock in at least one, mostly in several of the following parameters: locality and site, date, time of the day, and/or weather. Furthermore, photographs were taken from different compass azimuths. In most photographs, most flamingos were resting, standing, or grooming (stationary behaviours), only about 14 % (in Kenya) and about 26 % (in Europe) of the flamingos were assigned as performing locomotor activities.

From means for each unique situation (photograph) we calculated separate grand means for Kenya, diverse European localities, and Europe, for stationary and locomotor activities, overcast and sunny conditions, for a.m. and p.m. periods in diverse respective combinations. First order statistics (Rayleigh test) were employed to test for significant deviations from random distribution.

We related the bearings with respect to magnetic North (= 0°) and to the sun azimuth (= 0°). The sun azimuth for each locality and given time was calculated according to the NOAA solar position calculator (<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/grad/solcalc/azel.html>). Circular diagrams were plotted in Oriana 4.02. We calculated mean alignment vectors for a.m. and p.m. sun azimuths separately. For graphical illustration only more significant results of either angular or axial analyses were selected.

Results

Circular statistics based on average means for particular activities at particular photographs showed significant alignment of flamingos' heading approximately southwards or along the North-South axis in Europe and northwards in Kenya during stationary behaviours (Table 2, 4, Fig. 1 and 3), but less significant orientation during locomotion (walking and feeding; Table 3, 4, Fig. 2 and 3). The alignment was more prominent during overcast than during sunny conditions and during overcast conditions it was highly significant in the morning hours. Generally, alignment deviated in the course of the day less from the N-S axis than it deviated from the actual sun azimuth. There was no correlation between the direction in which a photograph was taken and the mean heading of birds measured on that particular photograph ($r = -0.003$ for angular data and $r = -0.0966$ for axial data). Under the overcast conditions flamingos seemed to track the course of the sun and to head towards it. However, the deviation angle of the mean alignment axis from the North-South axis during stationary activities was markedly smaller (on average 20°) than that from the sun azimuth (on average 40°).

Discussion

Technical considerations

The question to be answered is whether the findings could have been influenced by the method of sampling and measurement. We argue against this possibility.

Although errors in estimating the angular value of body direction of birds which are not aligned exactly parallel or perpendicular to the direction of photographing cannot be excluded due to distorted perspective of the picture, this kind of errors would result in rather quadrimodal distribution of values, due to parallel and perpendicular directions acting as value attractors. Since all the directions of photographs were represented in our sample, a random distribution of bearings would be a possible result of too rough measurements from photographs. There would be no reason, why one particular axis should be preferred. In fact, all the directions of photographs, when analysed separately provided the same result: flamingos aligned their body axis roughly along the N-S axis during resting (Table 2, Fig. 1 and 3). Thus the error of measurement represents noise (scatter of values) but is not systematically cumulative to one attractor value.

It should be further noted that the researchers who measured the directions of the flamingos did not know the true direction of the photo and the measurements were thus blind. Besides that, should our observation be only an artifact of accuracy there would not be a difference between stationary and locomotor activities as all birds on the photo are “fixed” and thus “stationary”.

Although some bird individuals (especially those photographed in zoos) were measured several times, the records were done at different times, at different places, under different weather conditions and during different activities. Thus, the repeated recordings do not represent pseudoreplication within the context of our hypothesis that flamingos express either solar alignment (expected: changes of alignment at different times of the day at the same locality, and congruent changes at different localities at the same sun position) or magnetic alignment (expected: no differences between mean vectors for localities and times of the day). Accordingly, means of individual bearings of birds in one group (flock) were calculated for each locality, each activity, each weather condition, and diverse solar azimuths (times of the day) separately and in combinations. Recognizing and assigning behaviour to one of the given locomotor and stationary categories is in flamingos easy and unequivocal (cf. silhouettes at the Fig. 1 and 2).

Results

The non-random alignment of birds can be generally explained by three factors: wind direction, sun position and magnetic field. All these factors can potentially serve also as direction indicators. We exclude wind direction as a common global denominator since all our observations were made under windless conditions.

Since locomotion is goal-oriented, any sun or magnetic alignment might be masked by the respective motivation. Sun (or magnetic) alignment seems to have in flamingos rather an information than a thermoregulatory function. Flamingos track the sun and “look into it” rather than being perpendicularly oriented towards it (e.g. for sun basking).

Interpretation and conclusions

We suggest that magnetic alignment calibrated by solar alignment or solar alignment compensated and corrected by magnetic alignment under overcast conditions might serve (under windless conditions) as a “direction (heading) indicator”. This alignment might be an expression of the flamingos’ readiness to take off in a given direction, e.g. if the flock was suddenly surprised. In this case, it would be thus the basis of the so-called nonsense orientation, i.e. a strong tendency to fly in one direction, unrelated to any homing ability

(Matthews 1961). Thake (1981) explained this phenomenon in the context of escape behaviour, arguing that “birds whose preferred orientations are sufficiently similar to those of birds around them to allow flocking to occur have an advantage over birds whose preferred orientations make flocking difficult”. Magnetic field and/or solar azimuth may also provide a reference direction to arrange the mental map (cf. Collett & Baron 1994). (It is easier to rotate the body than to perform a mental rotation of the spatial map – similarly we turn our paper map so that the north points upwards or forwards and we align accordingly, and similarly dogs seem to align when marking their territories and memorizing the marked places, Hart et al. 2013b). It should be pointed out that the hypothesis of direction indicator (nonsense orientation) does not try to compete with complex models explaining coordinated synchronized movement and direction changes in swarms and flocks of insects, fish or birds (Couzin et al. 2005, Buhl et al. 2006, Katz et al. 2011). A direction indicator applies in situations when the manoeuvrability is limited (e.g. in heavier birds and/or during landing or take-off) and or when the sight control (“what does my neighbour do”) is impeded (e.g. during a simultaneous take-off from positions hidden in dense vegetation or of animals distributed over a large-scale area).

We assume that there is hierarchy in cues which serve as direction indicators related also to hierarchy in efficacy of senses which register and process them. Because of aerodynamic reasons, the most efficient direction indicator for take-off or landing should be wind direction. If there is no wind, sun may provide an unequivocal direction indicator. Magnetoreception is probably a sense which has a lower rank in hierarchy of senses and is attended to, only in a novel environment and after cues perceived by other more dominant senses are not available or their sensing is impeded. Under sunny days continuous visual monitoring of the actual sun position is arguably easier and faster than monitoring of any cardinal magnetic direction by magnetic sense. This might be the reason why under overcast conditions, when sun position could not be visually determined, more flamingos were trying to “get into the line” with the magnetic field “in order to be ready”. Still unclear is, however, why this alignment was more prominent in the morning hours (a.m.) than in the afternoon and evening (p.m.).

It would be surely of interest to study body orientation of flamingos at night, under disturbed magnetic fields, either due to geomagnetic storms (cf. Hart et al. 2013b) or due to electromagnetic pollution (cf. Engels et al. 2014), and, of course, to analyse actual directions of take-offs and landings (cf. Hart et al. 2013a).

Acknowledgements

We thank the administration of the Zoological garden in Prague for enabling us to observe flamingos also in times and from places closed for the visitors. The study was supported by the Grant Agency of the Czech Republic (project. nr. 15-21840S) and the Internal Grant Agency of Faculty of Forestry and Wood Sciences (IGA FLD), Czech University of Life Sciences in Prague (reg. number B06/16).

Literature

- Begall S., Malkemper E.P., Červený J. et al. 2013: Magnetic alignment in mammals and other animals. *Mamm. Biol.* 78: 10–20.
- Bucher E.H., Echevarria A.L., Juri M.D. & Chani J.M. 2000: Long-term survey of Chilean flamingo breeding colonies on Mar Chiquita Lake, Cordoba, Argentina. *Waterbirds* 23: 114–118.
- Buhl J., Sumpter D.J.T., Couzin I.D. et al. 2006: From order to disorder in marching locusts. *Science* 312: 1402–1406.
- Collett T.S. & Baron J. 1994: Biological compasses and the coordinate frame of landmark memories in honeybees. *Nature* 368: 137–140.
- Couzin I.D., Krause J., Franks N.R. & Levin S.A. 2005: Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433: 513–516.
- Cramp S. & Simmons K.E.L. 1977: The birds of the Western Palearctic, vol 1. *Oxford University Press, Oxford*.
- Červený J., Burda H., Ježek M. et al. 2016: Magnetic alignment in warthogs (*Phacochoerus africanus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Mammal Rev.* doi: 10.1111/mam.12077.
- Engels S., Schneider N.L., Lefeldt N. et al. 2014: Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature* 509: 353–356.

- Hart V., Kušta T., Němec P. et al. 2012: Magnetic alignment in carps: evidence from the Czech Christmas fish market. *PLoS ONE* 7: e51100.
- Hart V., Malkemper E.P., Kušta T. et al. 2013a: Directional compass preference for landing in water birds. *Front. Zool.* 10: 38.
- Hart V., Nováková P., Begall S. et al. 2013b: Dogs are sensitive to small variations of the Earth's magnetic field. *Front. Zool.* 10: 80.
- Johnson A.R. 1989: Movements of greater flamingos (*Phoenicopterus ruber roseus*) in the Western Palearctic. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 44: 75–94.
- Katz Y., Tunstrøm K., Ioannou C.C. et al. 2011: Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108: 18720–18725.
- Matthews G.V.T. 1961: "Nonsense" orientation in mallard *Anas platyrhynchos* and its relation to experiments on bird navigation. *Ibis* 103: 211–230.
- Obleser P., Hart V., Malkemper E.P. et al. 2016: Compass-controlled escape behavior in roe deer. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 70: 1345–1355.
- Thake M.A. 1981: Nonsense orientation: an adaptation for flocking during predation? *Ibis* 123: 247–248.

Supplementary online material

Fig. S1. Analysis of coded photographs with Microsoft PowerPoint in a three-step procedure.

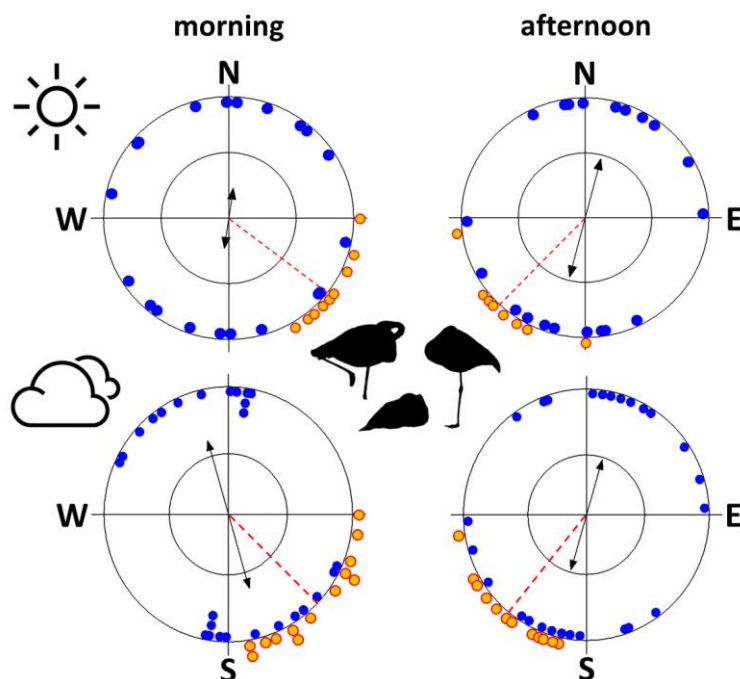


Fig. 1. Alignment of flamingos with respect to the magnetic North during stationary activities (resting and comfort behaviour) in Europe under sunny (upper row) and overcast (lower row) weather conditions in the morning (left column) and afternoon (right column). Each pair of opposite blue dots within the outer circle represents the mean axial vector for one particular locality based on mean vectors of flocks photographed at the given locality at different times within the given daytime period. The double-headed arrow indicates the grand mean axial vector (μ) calculated over all axial means. The length of the mean vector (r) provides a measure of the degree of clustering in the distribution of the mean vectors. The inner circle marks the 0.05 level of significance border of the Rayleigh test. The mean solar azimuths (and thus also times of the day) represented in each sample are represented by orange dots outside the outer circle. The red line represents the grand mean of solar azimuths and thus also expected mean vector of alignments if the birds were heading towards the sun. See Table 2 for statistics.

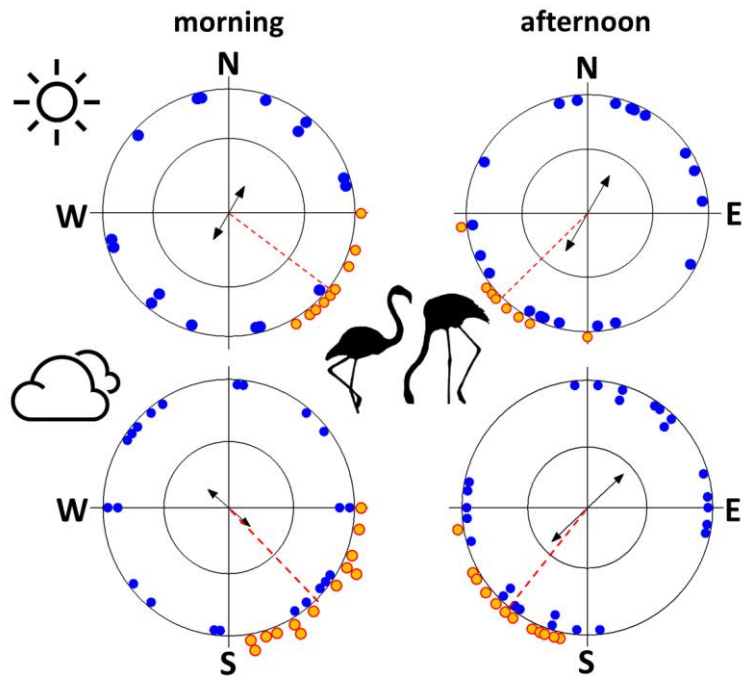


Fig. 2. Alignment of flamingos with respect to the magnetic North during locomotor activities (resting and comfort behaviour) in Europe under sunny (upper row) and overcast (lower row) weather conditions in the morning (left column) and afternoon (right column). Each pair of opposite blue dots within the outer circle represents the mean axial vector for one particular locality based on mean vectors of flocks photographed at the given locality at different times within the given daytime period. The double-headed arrow indicates the grand mean axial vector (μ) calculated over all axial means. The length of the mean vector (r) provides a measure of the degree of clustering in the distribution of the mean vectors. The inner circle marks the 0.05 level of significance border of the Rayleigh test. The mean solar azimuths (and thus also times of the day) represented in each sample are represented by orange dots outside the outer circle. The red line represents the grand mean of solar azimuths and thus also expected mean vector of alignments if the birds were heading towards the sun. See Table 3 for statistics.

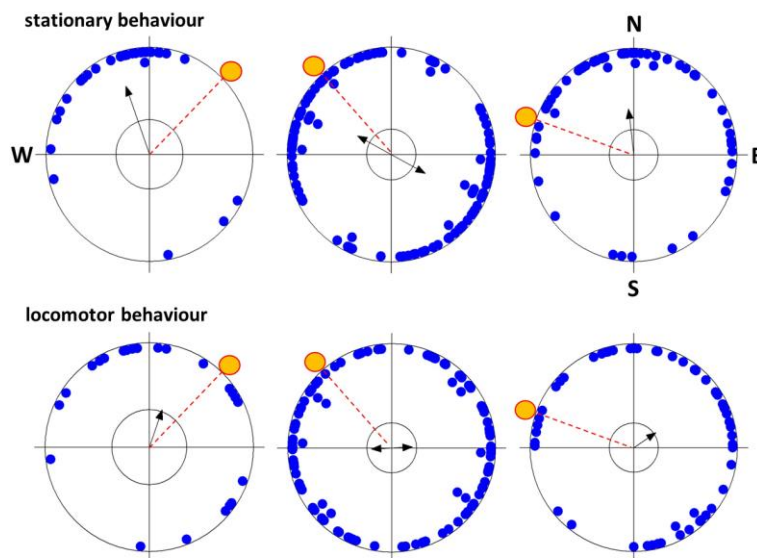


Fig. 3. Alignment of flamingos with respect to the magnetic North during stationary behaviours (resting, grooming, upper row) and locomotor activities (resting and comfort behaviour, lower row) in Kenya under overcast weather conditions in the morning (sun azimuth, represented by the orange dot outside the outer circle of 45°, left column), early afternoon (sun azimuth 320°, middle column) and late afternoon (sun azimuth 290°, right column). Blue dots within the outer circle represent the mean angular (in the case of sun azimuths 45° and 290°) or axial (pairs of opposite dots in the case of sun azimuth 320°) vector for one particular flock photographed at different days within the given daytime period. The (double-headed) arrow indicates the grand mean angular (axial) vector (μ) calculated over all angular or axial means. The length of the mean vector (r) provides a measure of the degree of clustering in the distribution of the mean vectors. The inner circle marks the 0.05 level of significance border of the Rayleigh test. The red line represents the expected mean vector of alignments if the birds were heading towards the sun. See Table 4 for statistics.

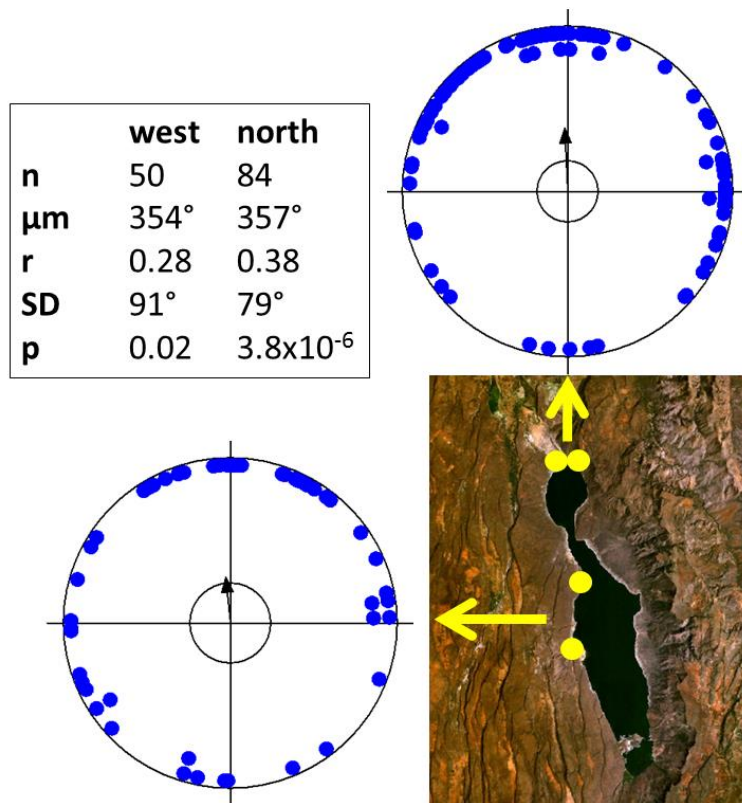


Fig. 4. Map of Lake Bogoria, Kenya (source Wikipedia) with shown positions of localities at the northern and western shore where photographs of flamingos for measurement were taken. Note that although Lake Bogoria is situated at geographic equator, the geomagnetic equator runs almost 1000 km northwards. Circular graphs show alignment of flamingos with respect to the magnetic North during stationary behaviours (resting, grooming, upper row) at the northern shore (above right) and at the western shore (below left). Blue dots within the outer circle represent the mean angular vector for one particular flock photographed at different daytime periods. The arrow indicates the grand mean angular vector (μ) calculated over all angular means. The length of the mean vector (r) provides a measure of the degree of clustering in the distribution of the mean vectors. The inner circle marks the 0.05 level of significance border of the Rayleigh test. See frame for statistics.

Table 1. Localities and sample sizes of sampled flamingos.

Country	Locality	Latitude	Longitude	Stationary activities number of measured photos (birds)		Locomotor activities number of measured photos (birds)		Total number of measured photos (birds)
				sunny	overcast	sunny	overcast	
Kenya	Lake Bogoria	0.245611 ° N	36.10091 7° E	0	134 (24004)	0	127 (3808)	134 (27812)
Czech Republic	Dvůr Králové Zoo	50.43449 3° N	15.79943 9° E	3 (37)	0	3 (14)	0	3 (51)
Czech Republic	Jihlava Zoo	49.39654 6° N	15.59922 3° E	3 (79)	7 (116)	3 (18)	5 (35)	10 (248)
Czech Republic	Liberec Zoo	50.77789 4° N	15.08033 4° E	3 (30)	4 (75)	3 (13)	4 (9)	7 (127)
Czech Republic	Ohrada Zoo	49.04240 6° N	14.42177 4° E	9 (144)	24 (488)	6 (20)	20 (145)	33 (797)
Czech Republic	Plzeň Zoo	49.76384 6° N	13.36502 7° E	12 (37)	8 (94)	2 (11)	5 (20)	20 (162)
Czech Republic	Prague Zoo – Locality I.	50.11571 7° N	14.40907 8° E	12 (365)	27 (867)	8 (50)	22 (242)	39 (1524)
Czech Republic	Prague Zoo – Locality II.	50.11607 5° N	14.40717 9° E	10 (298)	13 (313)	11 (106)	11 (119)	23 (836)
France	Rhône Delta, Camargue	43.53012 1° N	5.048250 ° E	30 (601)	0	26 (254)	0	30 (855)
Germany	Dortmund Zoo	51.47359 2° N	7.469867 ° E	0	12 (56)	0	10 (17)	12 (73)
Germany	Duisburg Zoo	51.43549 4° N	6.809691 ° E	12 (97)	11 (70)	12 (19)	10 (21)	23 (207)
Germany	Gruga-Park Essen	51.42872 7° N	6.988961 ° E	0	9 (29)	0	9 (46)	9 (75)
Great Britain	Paignton Zoo	50.42529 6° N	3.580848 ° W	6 (24)	19 (372)	2 (7)	18 (68)	25 (471)
Hungary	Budapest Zoo	47.51994 6° N	19.08070 2° E	0	4 (99)	0	4 (80)	4 (179)
Spain	Isla Canela	37.17876 1° N	7.385807 ° W	1 (4)	11 (62)	1 (17)	8 (109)	12 (192)
Spain	Marismas del Odiel	37.24090 8° N	6.997423 ° W	21 (372)	0	21 (153)	0	21 (525)
Spain	Coto Donana	37.00103 4° N	6.389730 ° W	0	3 (24)	0	0	3 (24)
Switzerland	Basel Zoo	47.54777 3° N	7.578777 ° E	0	5 (107)	0	5 (57)	5 (164)
Sum Europe	17 localities			122 (2088)	157 (2772)	98 (682)	131 (968)	279 (6510)
Sum: 8 countries	18 localities			122 (2088)	291 (26776)	98 (682)	258 (4776)	413 (34322)

Table 2. Circular statistics for axial bearings in flamingos displaying stationary activities (standing, resting, grooming), for localities in Europe, and separately for overcast and sunny weather and morning and afternoon hours. Magnetic alignment refers to bearing respective to the magnetic North (= 0°); solar alignment refers to bearings respective to the actual sun position (= 0°) calculated for the given locality, date and time of observation. It is apparent that mean vectors counted for magnetic alignment deviate for about 15° from the North-South axis, those for solar alignment deviate for about 30° from the respective sun azimuth. See Fig. 1 for illustration.

Weather	overcast		sunny					
Time (solar azimuths)	morning (70°-170°)	afternoon (180°-270°)	morning (70°-170°)	afternoon (180°-270°)				
Number of observations means of localities/ flocks/birds	13/74/1546	13/83/1226	10/71/1209	10/51/879				
Alignment	magnetic	solar	magnetic	solar	magnetic	solar	magnetic	solar
Mean vector (μ)	164°/344°	29°/209°	16°/196°	155°/335°	8°/188°	41°/221°	14°/191°	154°/334°
Length of mean vector (r)	0.602	0.453	0.455	0.553	0.250	0.336	0.507	0.336
Circular standard deviation	29°	36°	36°	31°	48°	42°	33°	42°
95 % Confidence interval (-/+ for μ)	147°-181°	4°-54°	351°-41°	136°-174°	269°-107°	354°-87°	349°-39°	108°-201°
99 % Confidence interval (-/+ for μ)	141°-186°	356°-61°	344°-49°	130°-180°	238°-138°	340°-102°	341°-47°	93°-215°
Rayleigh test (Z)	4.710	2.669	2.687	3.970	0.625	1.129	2.574	1.130
Rayleigh test (p)	0.007	0.067	0.065	0.016	0.547	0.332	0.073	0.331

Table 3. Circular statistics for axial bearings in flamingos displaying locomotor activities (walking, wading, feeding), for localities in Europe, and separately for overcast and sunny weather and morning and afternoon hours. Magnetic alignment refers to bearing respective to the magnetic North (= 0°); solar alignment refers to bearings respective to the actual sun position (= 0°) calculated for the given locality, date and time of observation. It is apparent that mean vectors counted for magnetic alignment and solar alignment deviate on average for about 40° from the North-South axis or from the respective sun azimuth respectively. See Fig. 2 for illustration.

Weather	overcast		sunny					
Time (solar azimuths)	morning (70°-170°)	afternoon (180°-270°)	morning (70°-170°)	afternoon (180°-270°)				
Number of observations means of localities/ flocks/birds	11/62/456	13/69/512	8/59/430	10/39/252				
Alignment	magnetic	solar	magnetic	solar	magnetic	solar	magnetic	solar
Mean vector (μ)	131°/311°	105°/285°	47°/227°	9°/189°	29°/209°	106°/286°	30°/210°	170°/350°
Length of mean vector (r)	0.223	0.179	0.385	0.401	0.246	0.526	0.367	0.250
Circular standard deviation	50°	53°	40°	39°	48°	32°	41°	48°
95 % Confidence interval (-/+ for μ)	344°-277°	*****	16°-78°	339°-38°	63°-356°	79°-133°	350°-70°	71°-269°
99 % Confidence interval (-/+ for μ)	298°-324°	*****	6°-88°	330°-48°	320°-99°	71°-142°	337°-82°	39°-300°
Rayleigh test (Z)	0.547	0.354	1.928	2.09	0.484	2.217	1.347	0.624
Rayleigh test (p)	0.59	0.711	0.146	0.123	0.631	0.107	0.266	0.547

Table 4. Circular statistics for angular or axial bearings (results with higher respective significance are presented) with respect to the magnetic North (= 0°) in flamingos displaying stationary (standing, resting, grooming) or locomotor activities (walking, wading, feeding) observed at Lake Bogoria in Kenya. Note that all observations in Kenya were made under overcast conditions, separately in the morning (sun azimuth 45°), in the early and late afternoon (sun azimuths 320° and 290° respectively). See Fig. 3 for illustration.

Type of behaviour	stationary			locomotor		
Solar azimuth	45°	320°	290°	45°	320°	290°
Data type	Angles	Axial	Angles	Angles	Axial	Angles
Number of observations means of flocks/birds	28/1524	53/12939	53/9541	23/101	51/2074	53/1633
Mean vector (μ)	340°	118°/298°	353°	19°	87°/267°	56°
Length of mean vector (r)	0.677	0.369	0.434	0.376	0.197	0.258
Circular standard deviation	51°	40°	74°	80°	52°	94°
95 % Confidence interval (-/+ for μ)	321°-359°	104°-133°	329°-17°	336°-61°	59°-115°	14°-97°
99 % Confidence interval (-/+ for μ)	315°-5°	100°-137°	322°-24°	323°-74°	50°-124°	1°-110°
Rayleigh test (Z)	12.814	7.205	9.999	3.257	1.977	3.517
Rayleigh test (p)	6.09×10^{-7}	7.43×10^{-4}	4.55×10^{-5}	0.037	0.139	0.030

9.3 Příloha č. 3

Folia Zoologica

FOLIA ZOOLOGICA

INTERNATIONAL JOURNAL OF VERTEBRATE ZOOLOGY

Spatial orientation of foraging *Corvids* is consistent with spontaneous magnetic alignment responses observed in a variety of free-roaming vertebrates

Journal:	<i>Folia Zoologica</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Pleskač, Lukáš; Ceska Zemedelska Univerzita v Praze Fakulta lesnicka a drevarska, KMLZ Hart, Vlastimil; Faculty of Forestry and Wood Sciences, Dean 's Office Nováková, Petra; Ceska Zemedelska Univerzita v Praze, Department of Game Management and Wildlife Biology Painter , Michael; Ceska Zemedelska Univerzita v Praze Fakulta lesnicka a drevarska, Game Management and Wildlife Biology
Keywords:	Birds, Vertebrates
Topics:	Ecology, Behaviour

SCHOLARONE™
Manuscripts

http://mc.manuscriptcentral.com/fozia_zool

1 Spatial orientation of foraging *Corvids* consistent with spontaneous magnetic alignment
2 responses observed in a variety of free-roaming vertebrates

3

4 Abstract:

5 Spontaneous magnetic alignment, in which an animal or group of animals, aligns their body axis
6 in a fixed orientation relative to the geomagnetic field has been observed across a variety of
7 vertebrates. Although a seemingly ubiquitous spatial behavior, the adaptive significance and
8 sensory mechanisms underlying spontaneous magnetic alignment remain unclear. Here we
9 report another example of spontaneous alignment orientation during feeding behaviors from five
10 *Corvid* species, a well-known and geographically widespread taxon. Consistent with previous
11 observational studies of magnetic alignment in free-roaming vertebrates, *Corvids* exhibit robust
12 axial alignment corresponding with the north-south magnetic axis. When the data was analyzed
13 with respect to sun azimuth position, much weaker clustering around the distribution mean was
14 found, suggesting that the magnetic field is a stronger predictor of alignment behavior compared
15 to celestial cues. The magnetic alignment behavior exhibited by foraging crows reported here is
16 consistent with previous hypotheses regarding the biological relevance of spontaneous
17 magnetic alignment. Clearly, an experimental approach in future studies is needed to help shed
18 light on the functional relevance and biophysical mechanisms mediating spontaneous magnetic
19 alignment in free-roaming animals. Given their widespread distribution, coupled with their
20 cognitive aptitude and behavioral plasticity, *Corvids* may offer unique advantages for field-based
21 and laboratory studies of magnetoreception.

22

23

24 Introduction:

http://mc.manuscriptcentral.com/fozia_zool

25 While the functional significance and sensory pathways underlying many forms of spatial
26 behavior, including long-distance navigation, migration, and local-scale wayfinding, have been
27 identified, the biophysical mechanisms and adaptive relevance of spontaneous alignment are
28 much less clear (Begall et al. 2013), but see (Hetem et al. 2011). Spontaneous magnetic
29 alignment (SMA), in which an animal or group of animals aligns their body axis along the
30 magnetic ~north-south axis, has been documented in observational studies of several classes
31 of vertebrates (Begall et al. 2013, Malkemper et al. 2016, Obleser et al. 2016, Červený et al.
32 2017). Although manipulative experiments confirming direct involvement of magnetic cues
33 underlying SMA have been difficult to implement in field studies, magnetic alignment responses,
34 compared to alignment behavior relative to other available cues, e.g. sun position, slope, wind
35 direction, etc., show overwhelming consistency across disparate taxa exhibiting a variety of
36 behaviors, providing strong support for the involvement of magnetic cues underlying these
37 spatial responses. Furthermore, nest building assays involving rodents (Burda et al. 1990,
38 Oliveriusová et al. 2014, Malkemper et al. 2015) and laboratory studies of invertebrates
39 (Roonwal 1958, Wehner et al. 1970, Martin et al. 1977, Vácha et al. 2010, Painter et al. 2013),
40 both have confirmed the involvement of magnetic cues mediating SMA, although the behaviors
41 and orientation relative to magnetic cues differ from those shown in observational studies.

42 Although the adaptive significance of SMA remains enigmatic, previous studies have suggested
43 that magnetic alignment may play a fundamental role in structuring and organizing individual
44 spatial responses or in eusocial animals where coordination of group movement is necessary
45 (Phillips et al. 2010). For example, evidence from honeybees suggests that the reliance on
46 magnetic cues may help structure spatial behavior when approaching a novel environment,
47 possibly standardizing vantage points for retinotopic maps (Collett et al. 1994). Evidence for
48 coordinated magnetic spatial behaviors have also been shown in flocks of waterfowl during
49 behaviorally complex water landings (Hart et al. 2013) and in the coordinated escape responses

http://mc.manuscriptcentral.com/fozia_zool

50 of wild roe deer (Obleser et al. 2016). Furthermore, passive behaviors, such as grazing cattle,
51 resting or sleeping red deer, roe deer, and wild boar, and stationary behaviors of flamingos all
52 exhibit SMA along the ~north-south magnetic axis, and are consistent with previous forms of
53 SMA shown in other wild vertebrates (see Begall et al. 2013 for review).

54 Here we provide additional support for SMA from five *Corvid* species observed in 15 localities
55 across three countries. These data show highly clustered axial alignment along the ~north-south
56 magnetic axis, and are consistent with previous observational studies of spontaneous magnetic
57 alignment. Although additional observational studies of SMA may only add to a growing list of
58 species thought to exhibit SMA, the expression of magnetic alignment in *Corvids* provides
59 several advantages and exciting opportunities for future studies designed to characterize the
60 sensory mechanisms and functional significance underlying SMA behaviors. For example,
61 members of the *Corvus* family are geographically widespread, found across North and Central
62 America, Europe, Asia, and Australia, and parts of South America, and therefore, highly
63 accessible for behavioral studies. Also, *Corvids* are considered to be a highly intelligent genus
64 (Emery et al. 2004) and could offer advantages in laboratory studies of magnetoreception, for
65 example, for training or conditioning assays paired with magnetic stimuli. Therefore, we hope
66 that these data not only provide additional support for SMA in a new avian taxon, but also offer
67 new opportunities for future research to help elucidate the remaining questions surrounding this
68 seemingly widespread, yet surprisingly mysterious behavioral phenomenon.

69

70 Material and Methods:

71 Digital photographs of free-living corvids were taken by four trained observers in 15 separate
72 locations across three countries (Czech Republic, Italy, and Canada) from April 2011 to
73 September 2015. All photographs analyzed were of birds feeding, defined as an individual with

74 its head pointed downwards and the beak touching the ground, during daylight hours, typically
75 under calm and overcast skies, without precipitation. A total of five *Corvid* species (*Corvus*
76 *frugilegus*, *Corvus monedula*, *Corvus corone*, *Corvus cornix*, and *Corvus caurinus*), were
77 analyzed. Photographs were taken at different times of year, different times of day, in different
78 geographic alignments relative to the bird and/or flock (as measured by a handheld compass by
79 the observer), and in different semi-urbanized habitat types (e.g. maintained lawns, agricultural
80 fields, recreational areas). The time, location, flock size, weather conditions, magnetic direction
81 in which the photograph was taken relative to the flock, and habitat type were recorded for each
82 photograph.

83 All digital photographs were then uploaded to Microsoft PowerPoint to derive the magnetic
84 alignment of individual birds. All measurements of feeding alignment were treated as axial data.
85 Once the photograph was uploaded, digital lines were overlaid on the long-axis of each
86 individual within the photograph, representing the axial alignment of each bird. The photograph
87 was then removed and replaced with a digital 'compass rosette' designed to compensate for
88 angular distortions of each photograph (i.e. compass rosette was adapted for each photograph).
89 The compass rosette was divided radially into 36 ten degree bins, and used to obtain axial
90 bearings from each digital line at 10° resolution. See (Novákova et al. 2017) for similar sampling
91 and analysis methods.

92 Measurements of species within the same flock were considered dependent, and therefore, the
93 axial mean for each flock, (or the axial bearing for an individual in the few cases when a
94 photograph captured only one bird) was calculated relative to geomagnetic North and relative to
95 the sun azimuth position. Sun azimuth directions corresponding to the time of measurement and
96 location were obtained from the NOAA website <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/grad/solcalc/>.
97 Photographs were considered independent if they were taken on separate days, at different
98 locations, or of different species. When photographs were taken on the same day, at the same

99 locality, and of the same species, photographs were considered independent only if the flock
100 size changed by >10 individuals from the previous photograph, and/or at least 10 min had
101 elapsed since the last photograph was taken.

102

103 Statistical Analysis: All data were analyzed using the circular statistics program Oriana 4.02
104 (Kovach Computing) and Microsoft Excel. First-order statistics were calculated from
105 independent measurements and pooled relative to magnetic North and relative to the sun's
106 azimuth. Second-order statistics which assigns a weight to each mean bearing (0 - 1.0)
107 representing the degree of clustering around the group mean were also calculated (Batschelet
108 1981). However, mean bearings containing less than five individuals were excluded from
109 second-order analysis to prevent small flock sizes, typically characterized by artificially large *r*-
110 values, from biasing the overall distribution.

111 Mean bearings were also plotted as a function of flock size relative to magnetic north and as a
112 function of time of day relative to sun azimuth position. Axial bearings for each scatter plot were
113 transformed into the absolute deviation from the north-south axis or absolute deviation from the
114 sun azimuth axis, resulting in distributions that range from 0° - 90°, reflecting the minimum and
115 maximum deviation from each axis. Linear regressions were calculated for each scatter plot.

116

117 Results:

118 A total of 2362 individual *Corvids* from five different species, were observed and measured
119 while feeding. As described in the Methods, data from individual birds are not considered
120 independent when photographs were taken of the same species at the same time and in the
121 same location, and therefore mean bearings from each species were calculated, resulting in a
122 total of 105 independent measurements. First-order analysis shows three of the five *Corvid*

123 species exhibited highly significant axial alignment corresponding to the north-south magnetic
124 axis (Fig 1, Table 1). *Corvus corone* also exhibited a north-south axial magnetic alignment, but
125 failed to reach statistical significance, whereas *C. cornix* showed no alignment preference. The
126 combined axial alignment of all five species shows robust orientation along the north-south
127 magnetic axis (Fig 1). To determine if the number of birds within a flock influenced magnetic
128 orientation, independent bearings were analyzed as a function of flock size (Fig 3). As shown in
129 Fig 3, the linear regression ($r^2 = 0.011$) suggests that there is no relationship between magnetic
130 orientation and flock size.

131 In contrast to magnetic alignment, only two species exhibited significant orientation relative to
132 the sun's azimuth (Table 1). The combined orientation from all five species reached the $p = 0.05$
133 significance level, however shows considerably more scatter in the mean bearings relative to
134 the sun, which is reflected in the smaller r -value indicating a weak degree of clustering around
135 the distribution mean (Fig 2, Table 1). However, it's possible that the pooled alignment relative
136 to the sun over the course of the entire day could mask a more specific temporal pattern of sun
137 alignment. Therefore, axial alignment relative to the sun was analyzed as a function of time of
138 day (Fig 4). As shown in Fig 4, no relationship between time of day and alignment relative to
139 sun was found ($r^2 < 0.001$).

140 Second-order statistics were also calculated relative to magnetic North and relative to the sun's
141 azimuth from independent group mean bearings (Table 2). Unlike the first-order statistics
142 discussed above, second-order analyses also 'weight' each measurement by taking into
143 account the strength of response (r -value) for each mean bearing. However, in order to prevent
144 small flock sizes, typically having inflated r -values, from biasing the overall distribution, all mean
145 bearings containing less than five individual birds ($n = 32$) were excluded from second-order
146 analysis. This resulted in a total of 73 independent mean bearings from four *Corvid* species (all
147 photographs from *C. corone* were taken of flocks with less than five individuals, and were

148 therefore excluded from second-order analysis). Both the magnetic alignment and alignment
149 relative to the sun show significant axial clustering (Table 2). Consistent with the first-order
150 analysis, all species analyzed using second-order statistics showed significant orientation
151 relative to the magnetic field and the overall distribution resulted in a higher r-value compared to
152 alignment relative to sun azimuth position.

153 Discussion:

154 Here, we report robust axial alignment preferences in five *Corvid* species corresponding with the
155 magnetic ~north-south axis while feeding, consistent with previous observational studies of
156 SMA in free-roaming vertebrates (Begall et al. 2013, Červený et al. 2017, Nováková et al.
157 2017). First- and second-order statistics revealed more tightly clustered mean orientations
158 relative to the magnetic axis than to sun azimuth position, suggesting that magnetic cues
159 mediate feeding alignment responses in *Corvids*. Furthermore, no relationships were found
160 between magnetic alignment and flock size, or between the time of day and orientation relative
161 to the sun's azimuth. These data provide the first example of SMA in *Corvids*, and given their
162 ubiquitous geographical distribution coupled with their remarkable intelligence (Emery et al.
163 2004), *Corvids* could play a critical role in characterizing the sensory mechanisms and the
164 functional significance underlying SMA in free-roaming vertebrates.

165 Although observational studies of SMA have been criticized for lacking experimental power,
166 subject to observer bias, and involve relatively simple measurement techniques, they do provide
167 insight into the spatial behavior of free-roaming animals in their natural environment, allow
168 observers to collect large amounts of data, and don't require the specialized equipment and
169 facilities typically associated with laboratory studies of animal behavior (Begall et al. 2013). In
170 the current study, observer bias would not be expected to 'artificially' produce consistent
171 alignment responses, as the relative alignment of field measurements (i.e. photographs) with
172 respect to individual or groups of birds varied across all observations. And therefore, any other

173 potential systematic bias in analysis techniques (e.g. error in the digital compass rosette), would
174 not be additive, but rather would be expected to cancel out across the total distribution of
175 measurements (Hart et al. 2012, Obleser et al. 2016, Červený et al. 2017, Nováková et al.
176 2017). Lastly, any bias from observations and/or analysis techniques would not be specific to
177 analyses pooled relative to the magnetic field, and therefore any bias should also be evident in
178 the distributions pooled relative to the sun. However, the first-order analysis clearly shows a
179 robust relationship between alignment relative to the magnetic field, whereas alignment relative
180 to the sun's azimuth, although statistically significant, shows considerably more scatter around
181 the distribution mean.

182 While the adaptive significance of SMA has yet to be identified, several possibilities have been
183 proposed. As suggested by Phillips et al. 2010 (Phillips et al. 2010), the magnetic field, an
184 omnipresent and global cue, may provide coordinate frame helping to simplify the complex
185 neural processing underlying spatial cognition, or could provide a stable reference with which to
186 anchor path integration systems that are prone to the accumulation of errors, and therefore
187 become unreliable over long-distance navigation without a fixed 'compass' reference (Cheung
188 et al. 2008). Spontaneous magnetic alignment has also been proposed to coordinate the
189 movement of eusocial animals living in groups or flocks. For example, SMA has been observed
190 in landing waterfowl and in the escape behaviors of free-roaming roe deer (Hart et al. 2013,
191 Obleser et al. 2016). The authors of these studies propose that the magnetic field provides a
192 reference frame with which to estimate the trajectory of water landings and promotes herd
193 cohesiveness during unexpected escape responses, respectively.

194 Here we show that SMA is expressed in feeding *Corvids*. One possibility, as discussed in
195 (Phillips et al. 2010), is that a 'magnetic coordinate frame' could help to organize spatial
196 behaviors by placing adjacent patches of habitat into register, providing the basis of a cognitive
197 map. Similar to the functional significance proposed for SMA observed in grazing ungulates

198 (Begall et al. 2008), magnetic alignment in feeding *Corvids* may provide a reference frame to
199 effectively and efficiently forage in large patches of homogenized habitat devoid of salient
200 spatial features, and/or may help to encode the relative locations of foraging patches into
201 register.

202 The current study adds to a growing list of free-roaming animals shown to exhibit SMA,
203 however, future studies are clearly needed to identify the functional significance and sensory
204 mechanisms mediating SMA. Given their widespread distribution, coupled with their cognitive
205 aptitude, *Corvids* could play a key role in providing insight into the adaptive significance
206 underlying magnetic alignment. For example, field or laboratory experiments could be designed
207 to test if magnetic cues increase *Corvid* foraging efficiency. Furthermore, *Corvids* may be well-
208 suited for studies of magnetoreception involving training paradigms (i.e. learned magnetic
209 responses) which could be used to further characterize the biophysical mechanisms underlying
210 magnetic sensing.

211

212 Literature:

213 Batschelet, E. (1981). Circular statistics in biology. New York, Academic Press.

214

215 Begall, S., et al. (2008). "Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer." Proceedings of the
216 National Academy of Sciences **105**(36): 13451-13455.

217

218 Begall, S., et al. (2013). "Magnetic alignment in mammals and other animals." Mammalian Biology **78**:
219 10-20.

220

221 Burda, H., et al. (1990). "Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys*
222 *hottentotus* (Bathyergidae)." Cellular and Molecular Life Sciences **46**(5): 528-530.

223

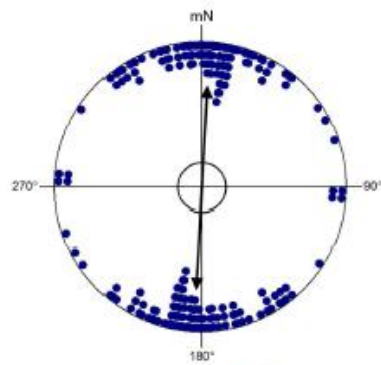
224 Červený, J., et al. (2017). "Magnetic alignment in warthogs *Phacochoerus africanus* and wild boars *Sus*
225 *scrofa*." Mammal Review **47**(1): 1-5.

226

- 227 Cheung, A., et al. (2008). "Animal navigation: general properties of directed walks." Biological
228 Cybernetics **99**(3): 197-217.
- 229
- 230 Collett, T. S. and J. Baron (1994). "Biological compasses and the coordinate frame of landmark memories
231 in honeybees." Nature **368**(6467): 137-140.
- 232
- 233 Emery, N. J. and N. S. Clayton (2004). "The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in
234 corvids and apes." Science **306**(5703): 1903-1907.
- 235
- 236 Hart, V., et al. (2012). "Magnetic alignment in carps: evidence from the Czech christmas fish market."
237 PLOS ONE **7**(12): e51100.
- 238
- 239 Hart, V., et al. (2013). "Directional compass preference for landing in water birds." Frontiers in Zoology
240 **10**(1): 38.
- 241
- 242 Hetem, R. S., et al. (2011). "Energy advantages of orientation to solar radiation in three African
243 ruminants." Journal of Thermal Biology **36**(7): 452-460.
- 244
- 245 Malkemper, E. P., et al. (2015). "Magnetoreception in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*): influence
246 of weak frequency-modulated radio frequency fields." Sci. Rep. **4**.
- 247
- 248 Malkemper, E. P., et al. (2016). "Shifted magnetic alignment in vertebrates: Evidence for neural
249 lateralization?" Journal of Theoretical Biology **399**: 141-147.
- 250
- 251 Martin, H. and M. Lindauer (1977). "The effect of the Earth's magnetic field on gravity orientation in the
252 honey bee." Apis mellifica: 145-187.
- 253
- 254 Novákova, P., et al. (2017). "Direction indicator and magnetic compass-aided tracking of the sun by
255 flamingos (Phoenicopteridae)? ." Folia Zoologica in press.
- 256
- 257 Obleser, P., et al. (2016). "Compass-controlled escape behavior in roe deer." Behavioral Ecology and
258 Sociobiology: 1-11.
- 259
- 260 Oliveriusová, L., et al. (2014). "Spontaneous expression of magnetic compass orientation in an epigeic
261 rodent: the bank vole, *Clethrionomys glareolus*." Naturwissenschaften **101**(7): 557-563.
- 262
- 263 Painter, M. S., et al. (2013). "Spontaneous magnetic orientation in larval *Drosophila* shares properties
264 with learned magnetic compass responses in adult flies and mice." Journal of Experimental Biology **216**:
265 1307-1316.
- 266

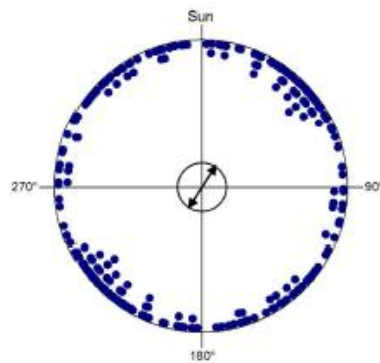
http://mc.manuscriptcentral.com/fozia_zool

- 267 Phillips, J. B., et al. (2010). "A behavioral perspective on the biophysics of the light-dependent magnetic
268 compass: a link between directional and spatial perception?" Journal of Experimental Biology **213**(19):
269 3247-3255.
- 270
271 Roonwal, M. L. (1958). Recent work on termite research in India (1947-57).
- 272
273 Vácha, M., et al. (2010). "American cockroaches prefer four cardinal geomagnetic positions at rest."
274 Behaviour **147**(4): 425-440.
- 275
276 Wehner, R. and T. H. Labhart (1970). "Perception of the geomagnetic field in the fly *Drosophila*
277 *melanogaster*." Cellular and Molecular Life Sciences **26**(9): 967-968.
- 278
279
280
281
282
283
284
285
286
287



288

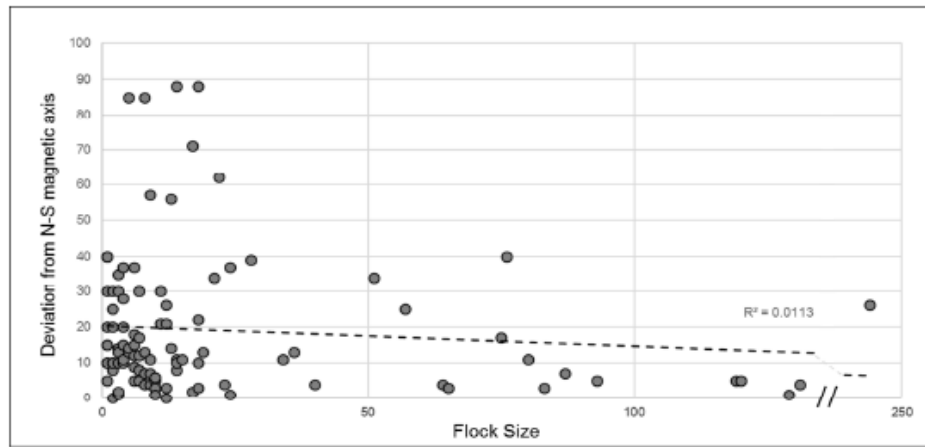
289 Figure 1. Axial orientation from five *Corvid* species exhibiting feeding behavior pooled relative to
 290 magnetic North ("mN"). Each set of bearings represent an independent axial measurement.
 291 Black double-headed arrow represents the mean axial alignment of the distribution and the
 292 arrow length represents the strength of clustering around the distribution mean. The inner black
 293 circle represents the $p = 0.05$ significance level for the first-order Rayleigh test of uniformity.



294

295 Figure 2. Axial orientation from five *Corvid* species exhibiting feeding behavior pooled relative to
 296 sun position ("Sun"). Each set of bearings represent an independent axial measurement. Black
 297 double-headed arrow represents the mean axial alignment of the distribution and the
 298 arrow length represents the strength of clustering around the distribution mean. The inner black
 299 circle represents the $p = 0.05$ significance level for the first-order Rayleigh test of uniformity.

300



301

302 Figure 3. Scatter plot showing the deviation of mean magnetic alignment as a function of flock
303 size. Axial data was transformed to show only the absolute deviation from the north-south
304 magnetic axis (0°). Therefore, only one bearing per measurement is graphed. All bearings
305 represent the mean deviation from independent measurements. Linear regression is also shown
306 (dotted black line), indicating no significant relationship between flock size and magnetic
307 alignment.

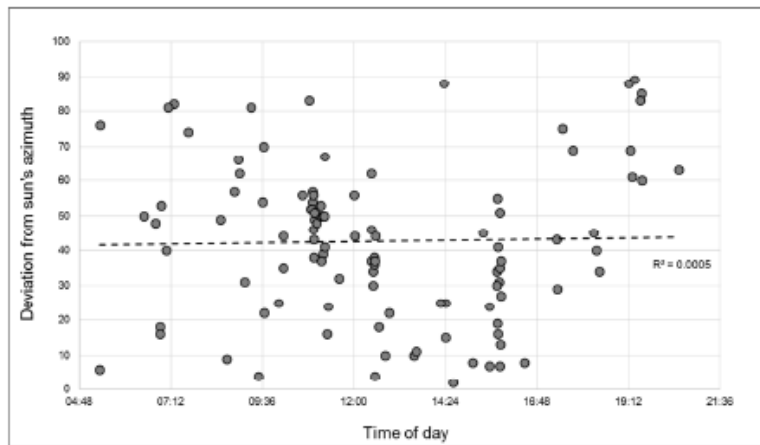
308

309

310

311

312



313

314 Figure 3. Scatter plot showing the deviation of alignment relative to the sun as a function of time
 315 of day. Axial data was transformed to show only the absolute deviation from the sun's azimuth
 316 (0°). Therefore, only one bearing per measurement is graphed. All bearings represent the mean
 317 deviation from independent measurements. Linear regression is also shown (dotted black line),
 318 indicating no significant relationship between the time of day and alignment relative to the sun.

319

320

321 Table 1. First order statistics for five species of free-roaming *Corvids* during observations of
 322 feeding. Statistics are pooled relative to geomagnetic north and relative to the sun azimuth
 323 position. All data are treated as axial orientation, and statistics are calculated using independent
 324 measurements. A Rayleigh test was performed to determine if the data are distinguishable from
 325 random at the $p = 0.05$ significance level. Combined statistics for all five species are provided
 326 on the bottom row.

Species	Mean Bearings (n)	Individuals (n)	Axial Alignment Relative to mN			Axial Alignment Relative to Sun Azimuth		
			Mean Alignment	r-value	Rayleigh p-value	Mean Alignment	r-value	Rayleigh p-value
<i>C. frugilegus</i>	41	1420	4°	0.81	<0.0001	30°	0.61	<0.0001
<i>C. monedula</i>	47	397	2°	0.65	<0.0001	67°	0.09	0.68
<i>C. corone</i>	8	16	19°	0.56	0.08	138°	0.47	0.17
<i>C. cornix</i>	2	46	103°	0.16	0.96	22°	0.04	0.99
<i>C. caurinus</i>	7	483	178°	0.9	<0.001	125°	0.77	0.01
Combined	105	2362	3°	0.70	$<1 \times 10^{-12}$	32°	0.17	0.05

327

328

329

330

331

332 Table 2. Second order statistics for five species of free-roaming *Corvids* during observations of
 333 feeding. Statistics are pooled relative to geomagnetic north and relative to the sun azimuth
 334 position. All data are treated as axial orientation. Analyses were performed using independent
 335 measurements, and mean bearings containing less than five individual birds (n=32) were
 336 excluded from second order analysis to prevent biasing the weighted means from small flock
 337 sizes. A Hotelling's one sample test was performed to determine if the ellipse derived from the
 338 weighted mean vectors overlaps with the circle's center at the p=0.05 significance level.
 339 Combined statistics for all five species are provided on the bottom row.

Species	Mean Bearings (n)	Axial Alignment Relative to mN			Axial Alignment Relative to Sun		
		Mean Alignment	r-value	Hotelling's p-value	Mean Alignment	r-value	Hotelling's p-value
<i>C. frugilegus</i>	32	6°	0.51	<0.0001	36°	0.46	<0.0001
<i>C. monedula</i>	32	3°	0.36	<.0001	51°	0.13	0.31
<i>C. corone</i>	0	-	-	-	-	-	-
<i>C. comix</i>	2	81°	0.12	<0.0001	163°	0.09	n/a
<i>C. caurinus</i>	7	176°	0.32	0.02	123°	0.25	<0.0005
Combined	73	4°	0.41	<1 x 10 ⁻¹²	39°	0.23	<0.0005

340

341

342

343