

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie

MAGNETORECEPCE U HMYZU

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Bakalant: Tereza Dudková

Vedoucí práce: Mgr. Tomáš Kadlec, Ph.D.

2018

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Tereza Dudková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Magnetorecepce u hmyzu

Název anglicky

Insect magnetoreception

Cíle práce

Bakalářská práce má za cíl rekapitulovat hlavní poznatky z oblasti vnímání magnetického pole Země hmyzem, jeho role v ekologii a navigaci těchto živočichů. Zároveň má poukázat na možné směrování ve výzkumu dané problematiky.

Metodika

V případě mnoha živočišných skupin byla nalezena schopnost vnímat magnetické pole země a jeho změny. Živočichové využívají tohoto smyslu k prostorové orientaci, dálkovým migracím a jiným etologickým projevům. Bakalářská práce má za cíl formou literární rešerše vědeckých publikací rekapitulovat poznatky o tomto fenoménu na modelové skupině hmyzu.

Doporučený rozsah práce

cca 30-40 stran

Klíčová slova

magnetorecepce, vnímání pole, navigace, magnetický kompas, hmyz, etologie

Doporučené zdroje informací

- Guerra PA, Gegeer RJ, Reppert SM (2014) A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications* 5:4164.
- Chapman JW, Reynolds DR, Wilson K (2015) Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecology Letters* 18: 287-302.
- LaRue A, Naber S, Talnagi J (2006) Geomagnetic navigation in monarchs and black swallowtails. *The Ohio Journal of Science* 106: 117-121.
- Pandir D, Sumer Ercan F, Sahingoz R (2013) Assessment of the influence of magnetic fields on aspects of the biology of the adult Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* Zeller, 1879 (Lepidoptera: Pyralidae). *Turkish Journal of Entomology* 37: 423-431.
- Perez SM, Taylor OR, Jander R (1999) The effect of a strong magnetic field on Monarch Butterfly (*Danaus plexippus*) migratory behavior. *Naturwissenschaften* 86: 140-143.
- Wijenberg R, Hayden ME, Takács S, Gries G (2013) Behavioural responses of diverse insect groups to electric stimuli. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 147: 132-140.

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Tomáš Kadlec, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 6. 3. 2018

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 6. 3. 2018

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 21. 04. 2018

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Tomáše Kadlece Ph.D. a že jsem uvedla všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne 25. 4. 2018

Podpis autora

.....

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji mému vedoucímu Mgr. Tomáši Kadlecovi, Ph.D. za trpělivost, cenné rady a čas který mi věnoval. Dále také děkuji mé rodině za podporu.

Abstrakt

Magnetorecepce u živočichů a citlivost na určité biochemické procesy ovlivněné magnetickým polem Země je ještě velmi málo prozkoumané téma. Tato práce se tedy zaměřuje na schopnost vybrané modelové skupiny (hmyzu) vnímat magnetické pole, informace zpracovávat a využívat je pro svou orientaci v prostoru.

Úvodní část se zabývá fyzikálními podstatami magnetorecepce. Uvádí, jaké jsou možné typy magnetických kompasů a také k čemu jaký slouží. Důležitou součástí je také vytvoření magnetické mapy, kterou si je živočich schopen vytvořit a zapamatovat. Další část práce se zabývá mechanismy magnetorecepce a identifikací magnetoreceptoru v těle organismu, na němž závisí schopnost navigace a orientace.

Uvedeny jsou příklady různých druhů hmyzu, u nichž byla magnetorecepce zkoumána a u nichž bylo dosaženo výsledků vykazující schopnost magnetorecepce. Schopnost je vyjádřena jak pro migrující druhy, které migrují až i 3500 km, tak i pro ty co nemigrují, respektive se pohybují jen v okolí svého hnízda, ale také pro hmyz eusociální, jemuž může sloužit například ke stavbě hnízda, ale i komunikaci.

Zajímavé je také porovnání s ostatními skupinami živočichů, u nichž byla schopnost magnetorecepce prokázána také a u kterých se mechanismy mohou velmi podobat, ale v některých případech (jako například u paryb) se mechanismy rozcházejí.

Magnetorecepce je velmi zajímavé téma, ale u hmyzu bohužel ne moc dobře probádané. Bylo by tedy vhodné i prospěšné se tímto tématem více zabývat a zkoumat jej.

Klíčová slova

Magnetorecepce, vnímání pole, navigace, magnetický kompas, hmyz, etologie

Abstract

Little is known about both magnetoreception of animals and sensitivity towards some biochemical processes influenced by magnetical field of Earth. Purpose of this study is to focus on the ability of the chosen model group – insect, to perceive magnetic field, process the information and use it for its own spatial orientation.

The introductory part is concerned with physical nature of magnetoreception. It lists the possible types of magnetical compasses and their means of use. Another important part of the study is the magnetical map that certain animals are able to create and memorize. The study further describes mechanisms of magnetoreception and identification of magnetoreceptore in the body of the organism. The spatial orientation and the ability to navigate in space are dependent on these magnetoreceptores.

Examples of various species of insects in which the ability of magnetoreception was examined and confirmed are also shown in the study. The ability was confirmed in the migrating species which travel up to 3500 km and also with the non-migrating ones. Magnetoreception was also present in eusocial species that use it to build a hive/nest or simply communicate with each other. The ability of magnetoreception was also compared with other non-insect species that use it. The mechanism seemed simillar to some groups of animals but were different to others e.g. Chondrichthyes. Magnetoreception is a very interesting topic but it is yet to be thoroughly studied within insects. It would be suitable and beneficial to furtherly study this topic.

Keywords

Magnetoreception, field perception, navigation, magnetical compass, insect, ethology

Obsah

1.	Úvod.....	10
2.	Cíle práce	11
3.	Magnetorecepce	12
3.1	Magnetické pole Země.....	12
3.2	Magnetický kompas	15
3.2.1	Inklinační kompas	16
3.2.2	Polaritní kompas	16
3.3	Magnetická mapa	17
4	Mechanismy magnetorecepce	19
4.1	Elektromagnetická indukce.....	19
4.2	Magnetitová hypotéza	20
4.2.1	Typy magnetitu	21
4.3	Orientace závislá na vlnové délce světla	22
4.4	Mechanismus radikálových párů	22
5.	Krytochromy	26
6.	Magnetorecepce u hmyzu	27
6.1	Octomilka obecná (<i>Drosophila melanogaster</i> Meigen, 1830).....	28
6.2	Včela medonosná (<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758).....	29
6.3	<i>Mravenci - Myrmica ruginodis</i> Nylander, 1846, <i>Atta colombica</i> Guérin – Méneville, 1844.....	30
6.4	Čmelák netýkavý (<i>Bombus impatiens</i> Cresson, 1863)	31
6.5	Žlutásek <i>Aphrissa statira</i> (Cramer, 1777).....	31
6.6	<i>Potemník moučný (Tenebrio molitor</i> Linnaeus, 1758).....	33
6.7	Zavíječ moučný (<i>Ephestia kuehniella</i> Zeller, 1879).....	33
6.8	Šváb americký (<i>Periplaneta americana</i> (Linnaeus, 1758)).....	35

6.9	Monarcha stěhovavý (<i>Danaus Plexippus</i> (Linnaeus, 1758)).....	35
6.10	Rus domácí (<i>Blattella germanica</i> (Linnaeus, 1767)).....	38
6.11	Otakárkovití (<i>Papilionidae</i>) – <i>Papilio polyxenes</i> Fabricius, 1755.....	39
7	Diskuze.....	40
8	Závěr	42
9.	Přehled literatury a použitých zdrojů	43
9.1	Literatura.....	43
9.1	Internetové zdroje.....	52

1. Úvod

Pro živočichy je velmi důležitá schopnost se orientovat v prostoru a také se navigovat, a to ať už na dlouhé vzdálenosti (migrace) (Chapman et al., 2015), nebo jen v okolí svého bydliště (De Jong, 1982). Výhodou této schopnosti je pro živočichy například stěhování se v zimě do teplejších oblastí, či migrace za potřebou rozmnožovat se (La Rue et al., 2006). Také si díky ní mohou předávat informace například o umístění potravy, hledat její zdroje, či stavět hnízda (Srinivasan, 2010).

Živočichové jsou schopni zachytit spousty signálů pomocí různých smyslů, díky kterým se mohou orientovat v prostoru – tedy sluchem, čichem (feromony), hmatem (vibracemi), chutí a zrakem. K určení správné orientace je vhodné využívat kombinací těchto vjemů (Fraser 2010). Zrak je velmi důležitým smyslem, protože díky němu jsou živočichové schopni migrovat jak na dlouhé vzdálenosti – např. orientace pomocí úhlů vůči nebeským tělesům (Slunce, Měsíc, hvězdy) (Merlin et al., 2012), tak i na krátké vzdálenosti, kdy jsou si schopni např. zapamatovat určité značky na cestě (tzv. landmarks) (Collett et Collett, 2002). Avšak sluchové, zrakové (landmarks, ale i dle Slunce, Měsíce a hvězd) a i čichové vjemy mohou mizet (vůně odváta silným větrem, či zapadající Slunce), a proto je vhodné oplývat i dalším „šestým“ navigačním smyslem - magnetorepcí. Magnetické podněty mohou sloužit živočichům k vizuálnímu naučení bodů, dle nichž se orientují (Frier et al., 1996) nebo také využívají lokálních anomálií magnetického pole k rozpoznání domova od ostatních lokalit (Fraser, 2010).

Magnetorecepce u živočichů a citlivost na určité biochemické procesy ovlivněné magnetickým polem Země je ještě velmi málo prozkoumané téma. Tato práce se tedy zaměřuje na schopnost modelové skupiny hmyzu vnímat magnetické pole, informace zpracovávat a využívat je pro svou orientaci v prostoru.

Přes to, že se tímto tématem zabývá mnoho autorů, nebyl mechanismus magnetorecepce ještě ani zdaleka celý vysvětlen a popsán. Jedním z důvodů je, že se jednotlivé mechanismy vnímání magnetického pole mohou lišit mezi organismy. Největším tajemstvím v oblasti magnetorecepce je lokalizace magnetoreceptoru, která byla pro hmyz potvrzena například v oku švába amerického (*Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758)) (Vácha et al., 2008), či v tykadlech monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus* (Linnaeus, 1758)) (Guerra et al., 2014).

2. Cíle práce

Cílem této práce je rekapitulovat hlavní poznatky z oblasti vnímání magnetického pole Země hmyzem, jeho role v ekologii a navigaci těchto živočichů. Zároveň má poukázat na možné směřování ve výzkumu dané problematiky.

3. Magnetorecepce

Magnetorecepce je schopnost nervové soustavy organismu vnímat magnetické pole Země, zpracovat, a využívat tyto informace především ke své orientaci a případně navigaci (Wiltschko et Wiltschko, 2007). Tento smysl je využíván například i při hledání potravy či úkrytů. Magnetický kompas – tedy magnetorecepce – vnímání magnetického pole Země, byl zatím prokázán u mnoha živočichů, včetně obratlovců, korýšů, hmyzu a některých druhů měkkýšů (Wiltschko et Wiltschko, 2005). První zmínky o magnetoreceptci se objevily ke konci devatenáctého století, avšak první pokusy spojené s podmíněným chováním se provedly až ve druhé polovině století dvacátého.

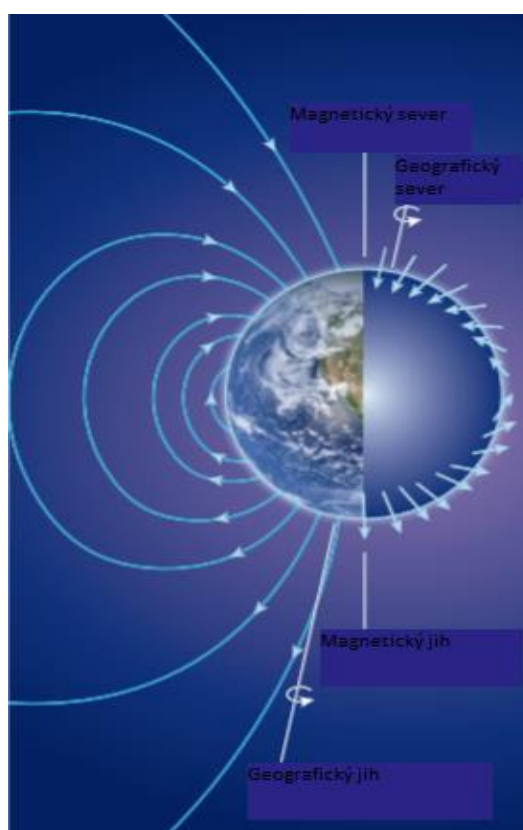
3.1 Magnetické pole Země

Magnetické pole Země (obr.1) má dva póly. Jedná se tedy o dipólový charakter, stejný jako má například tyčový magnet. Tyto póly jsou orientovány poblíž pólů zemské osy. Země je tedy velký magnet s pólem severním a jižním, u kterých ale jednou za zhruba několik stovek tisíc let dojde k takzvanému přepólování – tedy změně polarity (poslední změna polarity proběhla přibližně před 700 tisíci lety) (Glatzmaier et Coe, 2007). Tato změna však trvá několik tisíc let a žádné větší ohrožení Země a jejích obyvatel z této změny nevyplývá. Mimo změny polarity dochází i ke změnám intenzity magnetického pole Země.

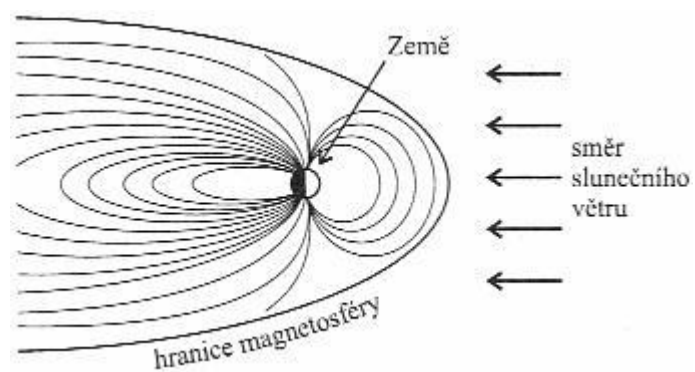
Charakteristikou magnetického pole jsou celková intenzita a inklinace. Celková intenzita (I) popisuje sílu magnetického pole, u které se mění její směr a velikost v závislosti na geografické poloze. Její jednotkou je ampér/metr. Avšak sílu pole vyjadřujeme magnetickou indukcí (B) s jednotkou Tesla a její hodnota je proměnlivá v závislosti na aktivitě Slunce a jádra Země, na magnetických bouřích a dalších faktorech. Vztah mezi intenzitou (I) a magnetickou indukcí (B) je $B = \mu * I$, kde μ označuje permeabilitu prostředí, která představuje vliv prostředí na konečné účinky působení magnetického pole. Inklinace pak představuje úhel, který v určitém daném místě svírají siločáry s vodorovnou rovinou. Délka, směr a sklon magnetického vektoru poskytují živočichům informace k tomu, aby si vybrali a udrželi správný směr při pohybu (Fraser, 2010).

Toto magnetické pole vytváří sama Země, a to třením při rotaci ve vnějším jádru, které je složeno z železa a niklu (Johnsen et Lohmann, 2005), za vzniku elektrického proudu.

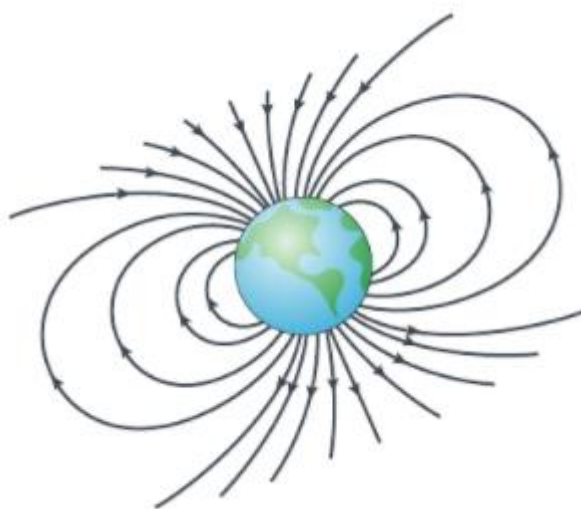
Působením tohoto pole Země vzniká takzvaná magnetosféra (obr.2). Jde o oblast, kterou znázorňujeme pomocí siločar, které určují směr síly energie v prostoru. Siločáry vystupují kolmo z jižního magnetického pólu do severního magnetického pólu (obr.3). Avšak ideální tvar siločar není zachován z důvodu slunečního větru (proud elektronů a fotonů ze Slunce). Výsledkem je chvost na odvrácené straně dosahující délky až 600 tisíc kilometrů. Naopak na návětrné straně orientované ke Slunci je magnetické pole utlačováno na zhruba 60 tisíc kilometrů. Magnetosféra má především ochrannou funkci. Chrání naši planetu před proudem elektricky nabitých částic, které zachycuje, respektive tyto částice při svém pohybu následují jednotlivé siločáry.



Obr. 1 Magnetické pole Země (převzato, upraveno dle Lohmann, 2010)



Obr. 2 Zobrazení magnetosféry a chvostu způsobeným vlivem slunečního větru (převzato z URL 3)



Obr. 3 Orientace magnetických siločar (převzato Johnsen a Lohmann, 2005)

3.2 Magnetický kompas

Magnetický kompas je smysl téměř všech živočichů. Nejdříve byl prokázán u ptáků, později u téměř všech živočichů, jako například u měkkýšů, korýšů, většiny obratlovců a hmyzu. (Johnsen et Lohmann, 2005). Tento kompas jim slouží jako detektor směru pomocí magnetického pole Země. Zároveň jim ale může posloužit například i k orientaci stavby domova. Přítomnost tohoto kompasu u živočichů se zjišťuje pomocí pokusů, při nichž se vytvoří umělé magnetické pole a v něm se přesune magnetický sever. Pokud živočich reaguje na tuto změnu, poté můžeme říci, že má magnetický kompas.

Výjimkou jsou ptáci, u kterých bylo dokázáno, že existuje takzvané funkční okno kompasu, které určuje rozsah hodnot, při kterých magnetický kompas funguje (Wiltschko et Wiltschko, 2002). Pokud jsou ale tyto hodnoty přesaženy, poté ptáci svou orientaci ztrácí, jsou dezorientovaní a neklidní. Na tuto změnu jsou však schopni se adaptovat.

Kompas může být dvojího typu lišící se od sebe dle způsobu zpracování magnetické informace.

ŽIVOČISNÉ SKUPINY	ŘÁDY	ČELEDI	DRUHY	TYP KOMPASU
MĚKKÝŠI				
Plži	1	1	1	?
ČLENOVCI				
Korýši	3	3	5	Polaritní
Hmyz	6	7	9	Polaritní?
OBRATLOVCI				
Paryby	1	1	1	?
Ryby	2	2	4	Polaritní?
Obojživelníci	1	2	2	Inklinační
Plazi	1	2	2	Inklinační
Ptáci	3	11	20	Inklinační
Savci	2	2	3	Polaritní

Tab. 1 Typy kompasů jednotlivých živočišných skupin (převzato, upraveno dle Wiltschko et Wiltschko, 2005)

3.2.1 Inklináčn  kompas

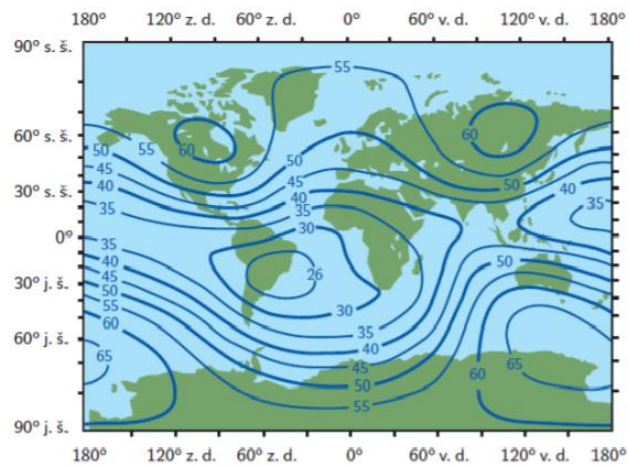
Inklináčn  kompas uruje polaritu ze sklonu celkov ho vektoru k zemi. Není schopen urit polaritu a využív  tedy inklinace a intenzity siloar. ivoichov  sm r severn  od sm ru jin ho rozlii pouze dle z porn  (zda siloara v m st  sm ruje dol ), i kladn  (siloara sm ruje v m st  vzh ru od zemsk ho povrchu) nabit  hodnoty inklinace (Wiltschko et Wiltschko, 2005). Tento kompas je vz cn ji ne kompas polaritn  a vyskytuje se p edevim u pt k  (Wiltschko a Wiltschko, 2005), u mo sk ch elv (Johnsen et Lohmann, 2005), obojiveln k  (Phillips et Borland 1994), a tak  u n kter ch druh  hmyzu jako nap iklad u potemn ka moun ho (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758) (V cha et al., 2008) a monarchy st hovav ho (*Danaus plexippus*) (Guerra et al., 2014).

3.2.2 Polaritn  kompas

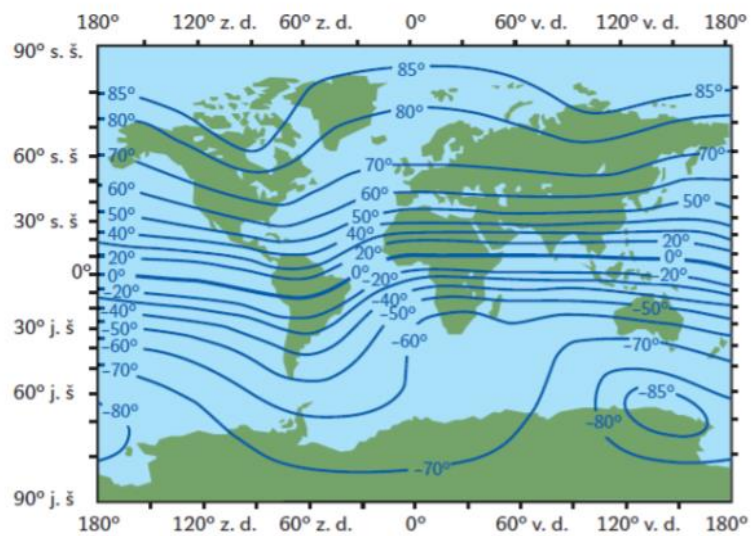
Polaritn  kompas funguje velmi podobn  jako n  technick  kompas i buzola. Rozpozn v  tedy p imo sever z polarity horizont ln  sloky pole. Kompas tedy naviguje ivoicha na c l pomocí stanoven   hlu mezi sm rem trasy a severo-jin  magnetickou osou. P itomnost tohoto typu kompasu byla prok z na nap iklad u podzemn ch hlodavc  (Wiltschko et Wiltschko, 2006), losos  a langust (Lohmann et al., 2008) i rypo  (Johnsen et Lohmann, 2005). U hmyzu byly prvn  zm inky o mon m polaritn m kompasu pops ny Arendsem a Vrinsem roku 1975.

3.3 Magnetická mapa

Schopnost živočichů určit svou aktuální polohu a najít správný směr například ke svému hnízdu se nazývá magnetická mapa či magnetická navigace, která je obdobná našemu známému systému GPS (Global Positioning System). K tomu, aby bylo možné tuto polohu určit, je třeba přesnost a vysoká citlivost na vnímání intenzity a také inklinace magnetického pole, ale především dvou gradientů magnetického pole, které jsou na sebe kolmé. Jeden závisle na geografické šířce klesá či stoupá, druhý taktéž, ale závisle na geografické délce. První gradient, který se mění závisle na geografické šířce, je inklinace (kladné hodnoty směrem k severnímu pólu, záporné směrem k pólu jižnímu a na rovníku nabývá hodnoty 0), podmínky pro druhý (závislý na geografické délce) splňuje celková intenzita magnetického pole. Oba tyto gradienty mají své nejnižší hodnoty v oblasti okolo magnetického rovníku a nejvyšší u magnetického severu. Linie, které spojují místa se stejnou intenzitou, nazýváme isodynamy (obr.4), linie spojující místa se stejnou inklinací nazýváme izokliny (obr.5). Inklinace a intenzita spolu vytvářejí síť souřadnic, díky které dokáže živočich určit svou polohu (Johnsen et Lohmann, 2006). Principem této navigace je srovnání hodnot gradientů v daném místě se svým domovem. Schopnost je pro živočichy z části vrozená, avšak vzniká spíše na základě zkušeností a znalosti oblastí, kdy se živočichové poprvé migrující musí spoléhat i na jiné faktory, jako například na postavení hvězd a Slunce, polarizované světlo, či jiné smysly – například preferenci určitého směru trasy. Během svého života si tedy musí přesně zapamatovat magnetické parametry oblastí. Tento fakt dokazuje i pokus, při kterém byly použity krátké magnetické pulzy na dospělé a prvomigranty ptáků. Výsledkem bylo, že dospělí jedinci byli značně zmatení a dezorientovaní, zatímco prvomigranti spoléhající se na jiné faktory, jako například na magnetický kompas, ovlivnění nebyli (Munro et al., 1997). Tato schopnost byla popsána především pro ptáky (Wiltschko et Wiltschko 2013), langusty (Boles et Lohmann, 2003), čolky (Fischer et al., 2001), mladé úhoře (Naisbett-Jones et al., 2017), či mořské želvy (Lohmann et al., 2001).



Obr. 4 Mapa intenzit magnetického pole Země. Vyznačení isodynamy (převzato dle URL 5)



Obr. 5 Inklinační mapa magnetického pole Země. Zobrazení izoklin, kde je severo-jihní gradient téměř lineární (převzato dle URL 5)

4 Mechanismy magnetorecepce

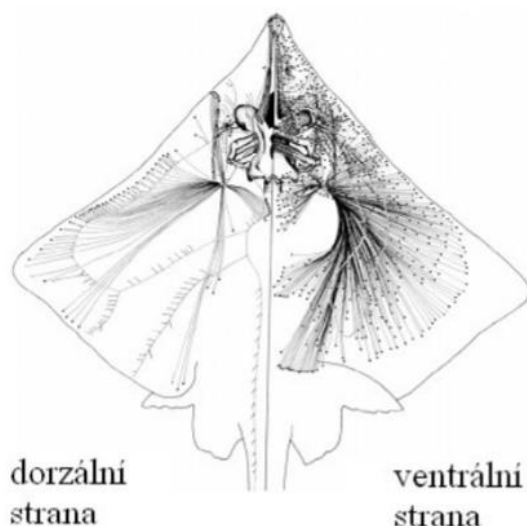
K tomu, aby živočich magnetické pole mohl vnímat, je zapotřebí magnetoreceptorů. Avšak jejich lokalizace je velmi obtížná, protože magnetické pole prochází celým tělem živočicha. Proto nemusí být magnetoreceptor orgánem, který je v kontaktu s vnějším prostředím. Mohou tedy být kdekoliv na těle, ale zároveň mohou být v malých částech rozesety ve tkáních (tkáně jsou pro magnetické pole propustné). Také se ale může jednat o mikroskopické struktury nebo o sled chemických reakcí (Johnsen et Lohmann, 2008). Faktem zůstává, že člověk není schopen využívat takzvaného šestého smyslu jako někteří živočichové, respektive jak řekl doc. Martin Vácha: *„I my máme v těle kryptochromy, je tedy možné, že jsme ten smysl také dříve měli. Ale nebyl zřejmě pro nás tak zásadní, nahradili jsme ho inteligencí, zrakem a jinými schopnostmi“*.

Pro vysvětlení mechanismu byly navrženy tři hlavní teorie, které jsou podkladem pro další možné výzkumy zabývající se touto problematikou, o kterou v posledních letech značně vzrostl zájem.

4.1 Elektromagnetická indukce

Jedná se o jeden z vysvětlených principů, který je schopen přenést elektromagnetický signál do nervové soustavy. Jedná se o proces, který je určen pouze pro mořské živočichy a byl vyjádřen na parybách (Johnsen et Lohmann, 2005). Důvodem, proč se vztahuje pouze na mořské živočichy, je samotný princip indukce. Je založen na existenci určitého orgánu, který je schopen vnímat i ty nejmenší změny v elektromotorickém napětí vyvolané pohybem živočicha v geomagnetickém poli. Jde tedy o elektrorecepční systém kanálků vyplněných aminopolysacharidy a nazývá se Lorenziniho ampule (obr.6). Tyto ampule jsou dorzoventrálně uloženy a fungují jako pohybující se vodiče. Podmínkou pro fungování je jejich umístění v dostatečně vodivém prostředí a schopnost rychle se v něm pohybovat (Johnsen et Lohmann, 2005). Indukované napětí záleží na směru, kterým se živočich pohybuje. Pokud plave severním či jižním směrem je toto napětí nulové, ale plave-li na východ či západ je maximální (Wiltschko et Wiltschko, 2005). Existují však také dva neodlišitelné směry jako například severozápad a jihozápad, které mají stejné indukované napětí.

Tento problém řeší paryby tak, že vychýlí své tělo ze směru, kterým se pohybují, a porovnají změny orientace a změny indukovaného napětí (Wiltschko et Wiltschko, 2005).



Obr.6 Rozmístění Lorenziniho ampulí po těle rejnoka (*Raja laevis*) (převzato Němec et Vácha 2007)

4.2 Magnetitová hypotéza

Magnetitová hypotéza je založena na přítomnosti krystalů magnetického minerálu magnetitu Fe_3O_4 v tkáních živočichů (Johnsen et Lohmann, 2005). Tento minerál je schopen reagovat na magnetické pole, protože se chová jako malý magnet. První nález magnetitu v těle organismu učinil pan Heinz Adolf Lowenstam v roce 1967 u mořského plže rodu Chiton (Lowenstam, 1967). Od té doby byla přítomnost magnetitu potvrzena například pro ptáky v oblasti zobáku (Wiltschko et Wiltschko, 2006), lososovité ryby (Mann et al., 1988), netopýry (Holland et al., 2008), či včely (Hsu et al., 2007). Jejich velikost se pohybuje okolo 50 nm v průměru, a tak je velmi obtížné je mikroskopicky rozeznat. Přítomnost magnetitu v těle organismu však nemusí nutně znamenat jeho využití při magnetorecepci, protože by se také mohlo jednat pouze o odpadní produkt metabolismu (Johnsen et Lohmann, 2008). Magnetické vlastnosti tak záleží na velikosti a tvaru částic, avšak velké částice nejsou pro detekci magnetického pole vhodné, protože obsahují více domén spontánní magnetizace.

4.2.1 Typy magnetitu

Jednodoménový magnetit (SD magnetit)

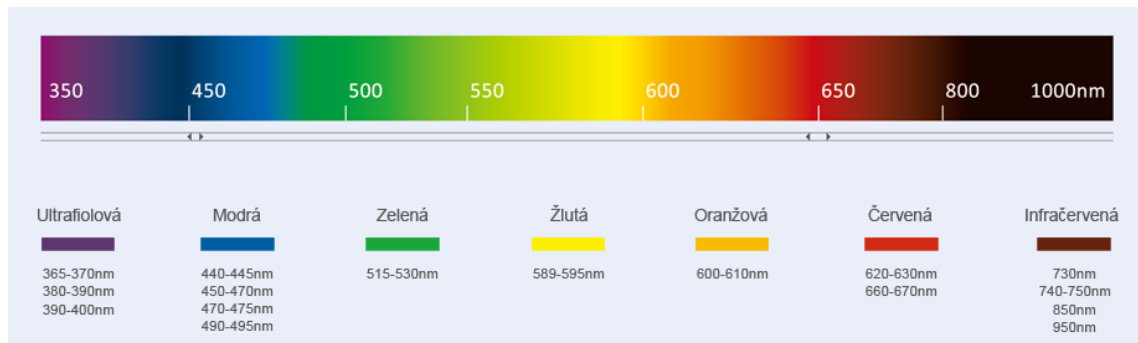
Jde o drobné částice o velikosti 50–100 nm, mající pouze jednu doménu spontánní magnetizace, kde každá jedna částice vzájemně působí s magnetickým polem Země, získává tak stabilní magnetický moment, díky kterému se chová jako permanentní magnet. Principem je zjištění směru magnetického pole Země, jelikož se tyto drobné částice natáčí ve směru indukčních čar. Jejich přítomnost byla potvrzena pouze pro makrelovité ryby (Walker et al., 1984) a ryby lososovité (Mann et al., 1988), ale předpokládá se pro živočichy s polaritním kompasem, protože rozlišuje polaritu magnetického pole Země.

Supermagnetické částice (SPM částice)

Tyto částice jsou na rozdíl od jednodoménových menší a jejich velikost se pohybuje do 50 nm, což způsobuje, že nemohou vytvořit jedinou doménu. Magnetický moment není trvalý a pouze v nich volně rotuje. Částice jsou nehybné a magnetické pole Země ovlivňuje pouze polohu magnetického vektoru uvnitř supermagnetické částice, která je shodná s orientací vnějšího magnetického pole. Pokud by byly tyto shluky částic uvnitř nervových zakončení připevněny k buněčné stěně, docházelo by k vzájemnému odpuzování či přitahování v závislosti na směru vnějšího magnetického pole, což by mohlo vést k deformaci membrány (Johnsen et Lohmann, 2005). To by vedlo k určení směru magnetického pole či jeho intenzity. Další možností je, že pokud jsou shluky těchto částic v koloidním roztoku, pak jsou schopny se jednotlivé částice spojovat v jednoduchý či dvojitý řetízek, který by se mohl chovat jako střílka klasického kompasu. Pokud by byl tento řetízek přítomen v nervovém zakončení, poté by jeho ohyb mohl vyvolat mechanický stimul v nervové tkáni a ten by se mohl převést na nervový signál (Wiltschko et Wiltschko, 2005).

4.3 Orientace závislá na vlnové délce světla

Dalším z důležitých vjemů pro schopnost magnetorecepce je vlnová délka světla. Tato schopnost byla potvrzena pro ptáky, ale také i pro hmyz – například pro octomilky (Philips et Sayeed, 1993). Tento vjem je živočichem zpracován prostřednictvím oka a dále veden signálními drahami do centrálního komplexu.



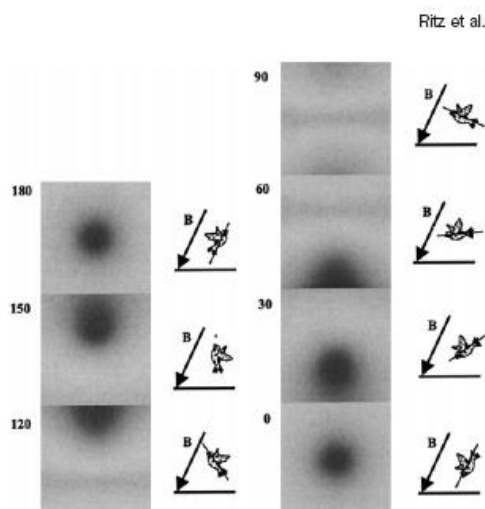
Obr.10 Barevné spektrum dle vlnových délek světla. (Převzato, upraveno dle URL.6)

Jde o důležitou součást ve výzkumu magnetorecepce, protože bylo dokázáno, že v rozmezí určitých vlnových délek dochází k dezorientaci hmyzu (Gegear et al., 2008) nebo k otočení trénovaného směru o 90° ve směru hodinových ručiček (Philips et Sayeed, 1993). Jako důvod tohoto jevu byla navržena hypotéza, že receptorová buňka obsahuje dva typy mechanismů, které fungují v odlišné oblasti světla a vzájemně na sebe působí protichůdně. Tento výsledek byl prokázán v testech například pro bezobratlé, přesněji pro potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) (Vácha et al. 2008) a pro octomilku obecnou (*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830) (Phillips et Sayeed, 1993).

4.4 Mechanismus radikálových párů

Jedná se o hypotézu, která je závislá na světle, tedy založená na vnímání magnetického pole Země pouze za přítomnosti světla. Možná však samotný mechanismus detekce magnetického pole Země probíhá za tmy (Wiltschko et al., 2016). Foton světla musí být pohlcen specifickými fotopigmenty které jsou orientovány různými směry. Ideální je například oko obratlovců, kde jsou tyto fotopigmenty rozprostřeny na celé, téměř kulovité ploše. Vliv magnetického pole

Země by se poté mohl jevit jako skvrna v zorném poli, kterou by tvořily pouze příslušné fotopigmenty vůči směru pohybu živočicha (obr.7)



Obr. 7 - Zobrazení skvrny v závislosti směru letu ptáka vůči siločarám magnetického pole Země.
(převzato Ritz et al., 2000)

Tyto skvrny (obrazce) se v důsledku otáčení hlavy mohou posouvat v zorném poli odlišně než pozorované předměty v prostředí, ve kterém se živočich nachází. Pokud by se díval na předmět, který se nachází severním směrem, skvrna i předmět by se překrývaly ve středu zorného pole. Při otočení hlavy se předmět i skvrna posouvají k periférii zorného pole, avšak skvrna vytvořená magnetickým polem Země se pravděpodobně posouvá pouze o polovinu dráhy posunu předmětu. Vzdálenost mezi skvrnou a předmětem se poté zvětšuje s větším otočením hlavy (Ritz et al., 2010). V případě hmyzu a jeho složeného oka se však skvrna posouvá jinak než u oka „jednoduchého“ – tedy posun skvrny je stejný jako posun předmětu.

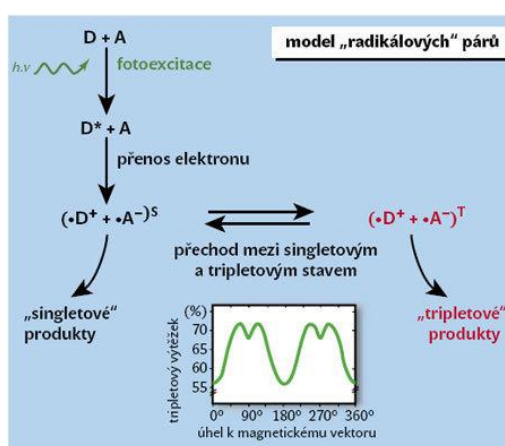
Byl navrhnut model, ve kterém dochází ke sledu biochemických reakcí radikálových párů, které jsou citlivé na orientaci vnějšího magnetického pole (i přes to, že je magnetické pole slabé – intenzita maximálně $60\mu\text{T}$), avšak až od roku 2000 byly doplněny popisy a experimenty potvrzující tuto hypotézu, například Ritz et al., (2000). Takovýto kompas by pracoval jakožto inkliniční, jelikož chemická reakce může být ovlivněna pouze směrem magnetického vektoru vůči molekule. Pro pochopení mechanismu je nutno vysvětlit několik pojmů.

Radikál je vysoce reaktivní molekula obsahující lichý počet elektronů, vznikající oxidací či redukcí molekul. Tedy zůstává jeden nepárový elektron ve valenční vrstvě,

který má vždy spin a díky tomu také magnetický moment, který má orientaci (prostorovou anizotropii). Z toho vyplývá, že tato molekula může být ovlivněna magnetickým polem (Ritz et al., 2000). Přesněji, že i slabé magnetické pole může ovlivnit vznik různě orientovaných spinů u chemických reakcí, při kterých vznikají radikálové páry (Johnsen et Lohmann, 2005).

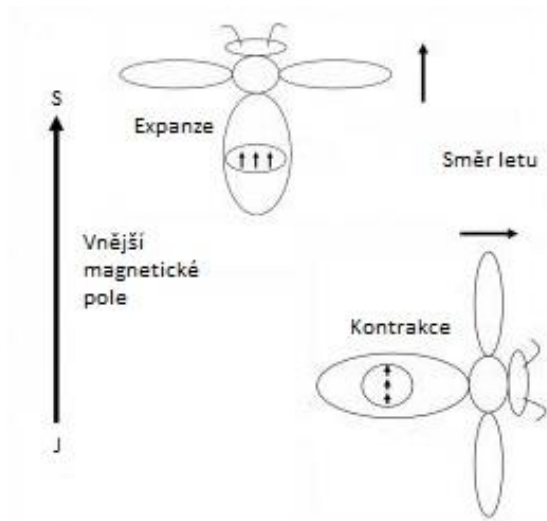
Radikálový pár označuje situaci, kdy jsou vedle sebe dva radikály, což nastává v průběhu reakce, ale pouze krátkodobě, protože jde o nestálý meziprodukt reakce a je nutno, aby vytvořil produkt stabilní. Spiny již zmíněných volných elektronů mohou být buďto antiparalelní (opačné) a poté se nachází v singletovém stavu, či paralelní (stejně) a ty se nachází v tripletovém stavu. Spontánně se jejich stavy střídají, a každý stav vytváří jiný chemický produkt. K tomu, aby mohl mechanismus probíhat, je nutné mít ideální magnetosenzitivní molekulu, která musí splňovat několik podmínek, mezi které patří například, že molekula musí mít pigment-proteinový komplex, musí být schopna vytvořit radikálový pár, produkty se od sebe musí lišit orientací spinů, či že kvůli nízké intenzitě magnetického pole Země musí být výsledný efekt spojen do větší oblasti receptorů. (Liedvogel et Mouritsen, 2010).

Teorie radikálových párů se předpokládá především u ptáků (Wiltschko et Wiltschko, 2013), čolků (Phillips et al., 2002), ale i u hmyzu (Vácha, 2004). Avšak k pochopení na světle závislé magnetorecepce u migračního hmyzu je nezbytné určit polohu magnetoreceptoru a zároveň i to, jak je směrová informace dostávána do příslušných oblastí mozku (Merlin et al., 2012).



Obr. 8 Schéma radikálové reakce. Vznik radikálových párů přechodem jednoho elektronu z donorové molekuly (D) na molekulu akceptorovou (A). Vzniká buď singletový nebo tripletový stav a jejich přechody mezi nimi jsou ovlivňovány magnetickým polem. (převzato Němec et Vácha, 2007).

Případným možným receptorem by také mohla být magnetitové granuly, které byly objeveny u včel (Hsu et al., 2007). Jsou také velmi citlivé na magnetické pole a pod vlivem různých magnetických polí jsou schopny měnit svou velikost a zároveň i své prostorové uspořádání atomů v molekule, čímž dochází k přenosu magnetického signálu na nervový systém. Pokud působí silné magnetické pole, dochází k tomu, že se granula zvětšuje (expanze), naopak při slabém poli se granula zmenšuje (kontrakce) (obr.9). Tyto změny jsou také silně závislé na orientaci působícího magnetického pole. Změnou své velikosti molekula působí na cytoskelet. Souběžně s kolísáním velikostí dochází k prudkému nárůstu intracelulárního Ca^{2+} , který je inhibován kolchicinem a lantruculinem B, jež jsou známy jako blokátory syntézy mikrovláken a mikrotubulů a díky tomu je možné, aby byl magnetický signál přenesen z cytoskeletu na nervové buňky (Hsu et al., 2007).



Obr. 9 Hypotéza magnetické mapy včel pro orientaci pomocí magnetorecepce.

Pokud včela letí paralelně s magnetickým polem dochází k expanzi magnetitové granuly. Pokud letí kolmo, dochází ke kontrakci. (Převzato, upraveno dle Hsu et al., 2007)

5. Kryptochromy

Kryptochromy se řadí do skupiny flavoproteinů, které jsou předpokládány jakožto receptorové molekuly již zmíněného radikálového mechanismu, které jsou evolučně velmi staré. Jejich fotoropigment je citlivý na modrozelené světlo a UV-A část světelného spektra, jež bylo objeveno v sítnici oka ptáků (Ritz et al., 2000). Jedná se zatím o jedinou molekulu, která má všechny předpoklady pro splnění požadavků mechanismu radikálových párů (viz kapitola 3.3 Mechanismus radikálových párů). První objev kryptochromového fotoreceptoru byl u sazenice huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana* Heynh) (Ahmad et Cashmore, 1993), u kterého došlo k zamezení růstu hypokotylu (článek stonku mezi kořínkem a děložními lístky) po aplikaci modrého světla. Významnou roli mají především v cirkadiálních hodinách. Existují dva různé druhy kryptochromů – rostlinné a živočišné. Rostlinné kryptochromy jsou závislé na modrém světle a účastní se při regulaci růstu a vývoje, hormonální signalizaci, reakcích na stres, metabolismu, fotosyntéze, zamezení růstu hypokotylu, fotoperiodickém iniciování kvetení a synchronizaci cirkadiálních rytmů s denními cykly (Dodson et al., 2013). Živočišné kryptochromy se podílí především na řízení cirkadiálních hodin. Dělí se na dva podtypy. První podtyp se označuje jako I či drozofilí. Svůj název nese dle organismu, ve kterém byl kryptochrom objeven, tedy octomilka (*Drosophila*). Tento druh kryptochromů za normálních podmínek každé ráno za příchodu světla resetuje vnitřní hodiny octomilky. Avšak pokud světlo neustále přetrvává (tedy nenastane noc), dochází po delší době vystavení ke zpomalování hodin a dokonce se hodiny mohou vytratit, tedy přestanou fungovat. (Yoshii et al., 2009)

Druhý typ se označuje jako II či savčí. Tento typ byl poprvé objeven u myši. Název tohoto typu je však zavádějící, protože se může nacházet mimo savců také u hmyzu. Kryptochromy tohoto typu mají například čmelák netýkavý (*Bombus impatiens* Cresson, 1863) (Chittka et al. 1999) nebo potěmník hnědý (*Tribolium castaneum* (Herbst, 1797)) (Zhu et al., 2005).

6. Magnetorecepce u hmyzu

Schopnost hmyzu vnímat magnetické pole Země se projevuje především do jejich etologie. Jde o orientaci jejich těl do čtyř geomagnetických směrů (Wiltschko et Wiltschko, 1995). Taktéž řídí migraci např. některých druhů motýlů jako je monarcha stěhovavý (*Danaus plexippus*) (Guerra et al., 2014), které se orientují pomocí inklinančního kompasu. Mimo motýlů ovlivňuje magnetické pole Země i chování všežravých brouků, např. potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) (Vácha et al., 2008) (viz. Kapitola 6.6), nebo i štíhlopasích blanokřídlých – včela medonosná (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) (Hsu et al., 2007) (viz. Kapitola 6.2), využívá magnetické pole Země k navigaci ke zdroji potravy, orientaci poblíž úlů a i na samotnou stavbu jejich úlu.

V porovnání s obratlovci, tedy se savci, rybami, obojživelníky, plazi, a především s ptáky je studium magnetorecepce u hmyzu velmi opomíjeno, a to i přes to, že se jedná o skupiny, které mají jednodušší nervovou soustavu a také u kterých bylo popsáno a potvrzeno mnoho magnetorecepčních schopností. Možná u nich je kombinace obou dvou mechanismů – magnetitová hypotéza (magnetická mapa) a hypotéza radikálových párů (kompasová orientace) (Wiltschko et Wiltschko, 2006). K tomu, aby určili svou aktuální polohu, pravděpodobně využívají magnetické mapy (avšak není zcela známo, zda je tento smysl dokonalý a zda jsou tedy schopni určit v každém místě při migraci svou polohu) a ke směrové informaci sluneční kompas, avšak mohou využívat i magnetický kompas, či kompas, který využívá noční oblohy (jako hvězdy či měsíc) (Merlin et al., 2012) a tyto kompasy mohou kombinovat (Frost et Mouritzen, 2006). Kompletní mapový systém je u hmyzu velmi důležitý pro opravu směru například při odfouknutí silným větrem (Srygley, 2001).

Polarizované světlo, jež je pro hmyz a jeho orientaci na základě slunečního kompasu velmi důležité, musí být vnímáno. To zajišťuje oko hmyzu, na které světlo dopadá a rozpoznáváno je v oblasti dorsálního lemu (DRA) a je dále vedeno signálními drahami do centrálního komplexu pomocí POL neuronů (neurony citlivé na polarizované světlo) (Labhart et al., 2009). Fotoreceptory, které jsou v dorsálním lemu obsaženy, jsou velmi citlivé v závislosti na polarizovaném světle. Lokace magnetoreceptoru se tedy předpokládá ve složeném oku hmyzu, které obsahuje omatidia (jednotlivá navzájem si podobná očka). Omatidia tvoří rhabdomery (vlastní

světločivná část oka), jež obsahují tzv. retinula 1-6 buňky, a ty obsahují fotopigmenty, které jsou citlivé na ultrafialovou a modrozelenou oblast spektra (Kirschfeld et al. 1983), kdy navíc některé skupiny hmyzu jsou schopny měnit aktivitu vnímání těchto fotopigmentů a rychleji tak reagovat na aktuální situaci.. Hmyz tedy na rozdíl od nás vidí mozaikovitě, a také vnímá jiné barevné spektrum. Anatomické umístění, uspořádání a také neuronové reakce jsou mezi druhy velmi podobné (Merlin et al., 2012)

Magnetický kompas je odlišný. Závisí především na polaritě, úhlu sklonu a intenzitě magnetického pole a pomáhá hmyzu určit svou aktuální polohu, či směr kterým by měl migrovat. Rozdílem tohoto kompasu od slunečního je, že není závislý na světle (Merlin et al., 2012). Zprostředkován je pomocí kryptochromů (viz kapitola 4.2)

Třetí, již zmíněnou možností, dle které se může hmyz orientovat, je noční záležitost, při které hmyz spoléhá na hvězdy, Měsíc ale i Mléčnou dráhu. U hmyzu byl tento kompas prokázán pro noční hmyz, nemigrující na dlouhé vzdálenosti.

Každý jednatlivec zájmové skupiny hmyzu má trochu odlišný způsob zpracování magnetického pole a také jej využívá k různým schopnostem. Z tohoto důvodu se budu zaměřovat na jednotlivce, u kterých byla schopnost magnetorecepce zkoumána, a na jednotlivých provedených testech nastíním jejich etologii a mechanismy magnetorecepce.

6.1 Octomilka obecná (*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830)

Octomilka je jeden z klíčových organismů pro různé genetické či vývojové studie. Je nenáročná na chov, velmi rychle se rozmnožuje a také často dochází k nejruznějším mutacím potomků. Její zrakový systém je velmi dobře popsán stejně jako její fotoreceptory, u kterých byly popsány i všechny jeho schopnosti pro detekci magnetického pole Země. Mechanismus, jež octomilky využívají, je závislý na světle, jedná se tedy o mechanismus radikálových párů.

Byl pozorován vliv vlnové délky světla na její orientaci, při čemž bylo zjištěno, že kryptochrom je nezbytnou součástí pro na světle závislou magnetorepenci (Yoshii et al., 2009), protože u linií, jež měly mutací pozměněný gen pro tvorbu kryptochromu, tuto schopnost ztratily (Gegear et al., 2008). Předmětem testování bylo vystavení octomilek různým vlnovým délkám a jejich případná změna orientace. Octomilky

byly nejdříve trénované a to tak, že si měly zapamatovat směr světelného zdroje vůči magnetickým siločarám (6-10 dní). Díky tomu byla zajištěna jednosměrná magnetická orientace. Samotný test pak probíhal v aréně s homogenním osvětlením, kde bylo jediným možným vodítkem magnetické pole. U testovaných dospělců byla prokázána orientace při 365 nm, avšak při délce 500 nm byla orientace otočena o 90° ve směru hodinových ručiček vůči orientaci trénované (Philips et Sayeed, 1993). Při vystavení octomilek světlu o vlnové délce v rozmezí 420–490 nm byly však dezorientované a nebyly schopné rozlišit magnetický směr (Gegear et al., 2008).

6.2 Včela medonosná (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758)

Včela patří mezi tzv. eusociální hmyz. To znamená, že se jedná o vysoce uspořádané společenství více než dvou generací v jednom společném hnízdě. Ty spolu spolupracují a pomáhají si, a to ať už v hledání potravy, či při komunikaci. Jako jiní živočichové také využívají magnetické pole Země (i jeho pravidelné změny směru a intenzity), a to především pro orientaci a navigaci, například při letu na krátké vzdálenosti kolem svého hnízda, stavění svého úlu, hledání potravy či migračních cest, ale také k synchronizaci cirkadiálních rytmů. Behaviorální testy dokázaly, že jsou včely velmi citlivé i na nejmenší změny magnetického pole (Kirschvink et al., 1997) a také jsou schopny rozlišit místní magnetické anomálie. Díky tomu, že se jedná o tak rozsáhlé společenství na jednom místě, je možno získat mnoho informací a výsledků za velmi malý čas v porovnání například s ptáky či želvami. Mimo to, že je včela vysoce socializovaná, skýtá v sobě vysoký behaviorální repertoár i komunikačním systém, který je ve společenství velmi důležitým faktorem.

Dělnice včely medonosné mají velmi důležitou roli ve společenství a jsou nejvhodnější pro studium základů barevného vidění, rozeznávání vzorů, paměti či právě navigace. Důvodem je, že dělnice shání potravu, a tak musí najít tu nejrychlejší cestu ke květům jež jsou bohaté na živiny, zapamatovat si jejich vůni, barvu a tvar. Informace o umístění zdroje potravy však musí předat dál, a to prostřednictvím tanečků (Srinivasan, 2010), kterými se dorozumívají, s využitím gravitační osy a úhlu k němu. Tedy úhel mezi gravitační osou a směrem tanečku odpovídá úhlu mezi Sluncem a zdrojem potravy. Provedené behaviorální testy také předpokládají, že

přestože včelí nervový systém obsahuje méně než jeden milión neuronů, tak jsou schopny ukládat informace do paměti (Srinivasan, 2010).

Jiný výzkum zase potvrdil výskyt supermagnetických magnetitových granul v abdomenu včel, které se v závislosti na různých magnetických polích zvětšují či zmenšují, a to by ve spojení s cytoskeletem by mohlo tvořit magnetoreceptor, díky kterému jsou pravděpodobně schopny vytvářet si magnetickou mapu (Hsu et al., 2007). Jsou tedy možným místem magnetorecepce.

6.3 Mravenci - *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846, *Atta colombica* Guérin – Méneville, 1844

Mravenci jsou stejně jako výše zmíněné včely eusociální hmyz. Hlavním zájmem výzkumů je u nich magnetická kompasová orientace, kterou využívají k hledání potravy či stavby mravenčích cest. V tělech mravenců se nachází magnetitové částičky. Vzhledem k tomu, že jsou mravenci schopni se orientovat i ve svých hnízdech, v podzemí a především v noci, tak je jejich kompas pravděpodobně kompasem založeným na magnetitové hypotéze.

Jedním z testovaných druhů byl právě *Myrmica ruginodis*, u něhož byly objeveny magnetoreceptory na tykadlech, přesněji v Johnstonově orgánu (receptor polohy tykadel), kdy při orientaci závislé na magnetickém poli používají pouze jedno tykadlo.

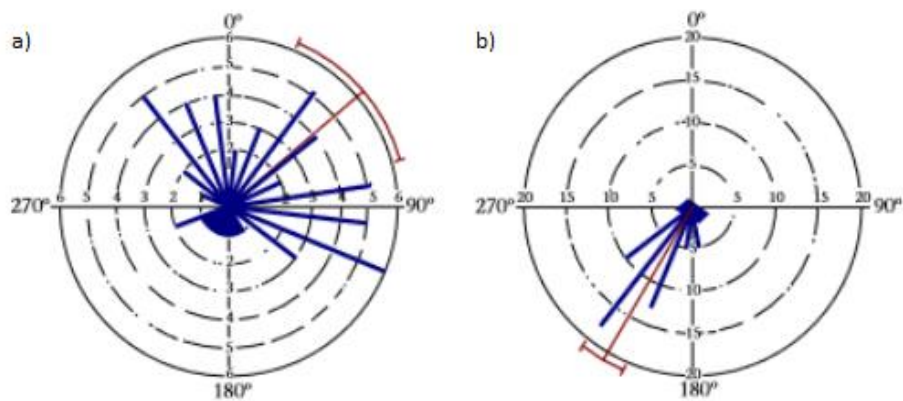
Druhým příkladem je tropický mravenec *Atta colombica*. U tohoto druhu byly v jeho těle nalezeny supermagnetické částice magnetitu, které mu slouží k orientaci při cestě k a ze svého hnízda (Riveros et Srygley, 2008). Pokusy byly prováděny pomocí vysílání silného magnetického impulsu, nebo obrácením polarity magnetického pole, při němž byla jejich orientace narušena, avšak někteří jedinci dezorientováni nebyli.

6.4 Čmelák netýkavý (*Bombus impatiens* Cresson, 1863)

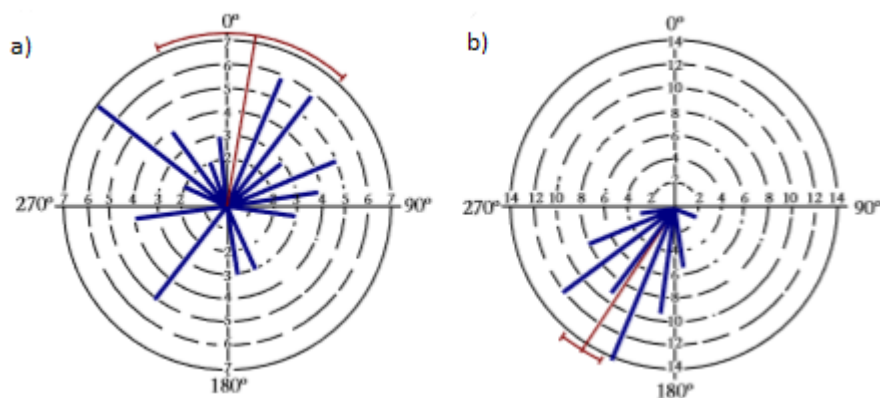
I čmelák je tzv. eusociální hmyz. Při provádění testu na čmelácích bylo překvapivě objeveno, že i za nepřítomnosti světla a chemických podnětů byl schopen se orientovat s využitím na světle závislé magnetorecepce. Čmeláci prozkoumávali prostředí v okolí svého hnízda, avšak místo létání využívali chůze. To by mohlo indikovat neviditelné komponenty, díky kterým jsou schopni se orientovat i v přirozeně tmavých místech jako například ve svém hnízdě (Chittka, 1999). Díky sledování pomocí infračerveného videa bylo objeveno, že zanechávají pachové stopy. Ty však byly odstraněny, ale i přes to byli čmeláci schopni najít cestu zpět do hnízda (Chittka, 1999). Avšak nebyly provedeny žádné ověřující pokusy (jako například změna polarity magnetického pole), a tak jsou výsledky spekulativní.

6.5 Žlutásek *Aphrissa statira* (Cramer, 1777)

Tento motýl z čeledi běláskovití (Pieridae) je migrující druh. V pokusu byli tito motýli, kteří migrovali přes Gatúnské jezero (Panama) odchyceni, a testováni ve třech různých variantách. První a druhý test spočíval ve vystavení části motýlů silnému magnetickému poli. V prvním případě však bylo účelem zjistit, zda *Aphrissa statira* využívá magnetický kompas za přítomnosti světla (Obr.14). Motýli tedy byli vypuštěni zpět na Gatúnské jezero a sledovala se jejich orientace. V druhém případě se testovalo, zda se orientují i v podmínkách bez dostupného světla, tedy bez slunečního svitu či jiného polarizovaného světla. Třetí test spočíval v odchycení motýlů a přesunutí do umělé arény. Zde byla obrácena polarita, tedy horizontální složka jejich přirozeného magnetického pole (Obr.15).



Obr. 14 Orientace *Aphrissa statira* po vystavení silnému magnetickému poli. Obrázek a) představuje orientaci *Aphrissa statira* před vystavením silnému magnetickému poli. Obrázek b) představuje jejich orientaci po vystavení silnému magnetickému poli. Sever představuje 0°. (Převzato, upraveno dle Srygley et al., 2006)



Obr. 15 Orientace *Aphrissa statira* po změně polarity. Obrázek a) polarity znázorňuje orientaci po změně horizontální složky. Obrázek b) vyobrazuje orientaci motýlů před změnou. Sever představuje 0°. (Převzato, upraveno dle Srygley et al., 2006)

Výsledkem se stala potvrzená hypotéza o tom, že *Aphrissa statira* má schopnost magnetorecepce. Jak vystavení silnému magnetickému poli, tak i obrácení polarity způsobí dezorientaci či migraci na opačnou než přirozenou stranu. (Srygley et al., 2006)

6.6 Potemník moučný (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758)

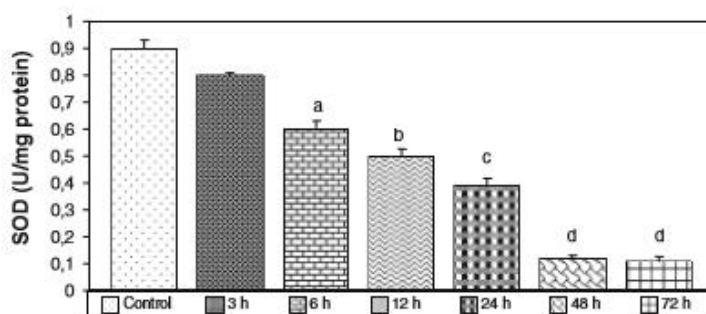
Potemník moučný je brouk čeledi potemníkovití (Tenebrionidae). Prokázána u něj byla magnetorepce pouze na světle závislá dle testování, kde se snažili zjistit, zda potemník využívá inklinální kompas. Tato hypotéza byla potvrzena poté, co v experimentech, kdy mezi tréninkem a testem potemníků byla obrácena vertikální složka uměle vytvořeného magnetického pole, a ti reagovali na změnu obrácením svého preferovaného směru o 180° (Vácha et al., 2008).

U tohoto druhu bylo také zkoumáno, jak ovlivní jeho schopnost magnetorepce různé vlnové délky. Na krátké vlnové délky reagovali potemníci pozitivně, zatímco při vyšších (okolo 500nm – zelenožluté barvy) se jejich orientace stočila o 90° stejně jako například u octomilek (Philips et Sayeed, 1993).

6.7 Zavíječ moučný (*Ephestia kuehniella* Zeller, 1879)

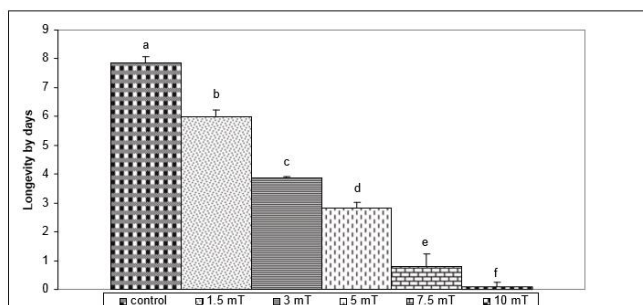
Zavíječ moučný je motýl čeledi zavíječovití (Pyralidae). Jedná se o běžného potravinového škůdce vyskytující se po celém světě, jenž s oblibou poškozují mouku, obiloviny či zrní a nejefektivnější ochrana proti tomuto škůdci je naprosté dodržování hygieny při skladování těchto surovin. U tohoto motýla bylo předmětem studia, zda má silné magnetické pole vliv na poškození struktury jeho DNA a také na oxidační stres u larválních stádií, který také může způsobit, že buňka bude ohrožena a naruší se tak její DNA. Jako prevence oxidačního stresu je dostatek antioxidantů. Larvy byly postupně vystavovány magnetickému poli o různých silách na různě dlouhou dobu.

Bylo dokázáno, že zvětšující se intenzita magnetického pole má vliv na poškození struktury DNA tohoto motýla, a zároveň, že s rostoucí dobou vystavení silnému magnetickému poli se snižuje obsah antioxidantů v těle larvy (Obr.16). Tento objev mohl sloužit především jako ochrana před těmito škůdci. (Pandir et Sahingoz, 2013)

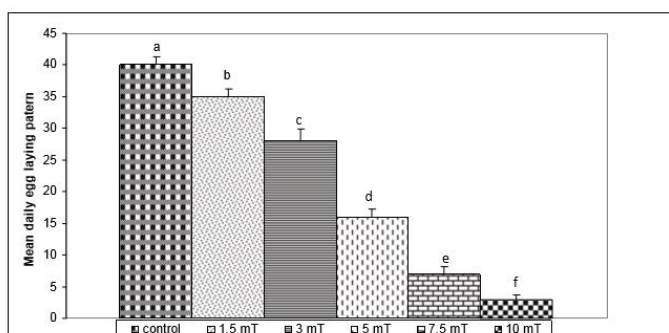


Obr.16 Klesající obsah antioxidantu superoxidu dismutáza (SOD), závislý na délce vystavení silnému magnetickému poli (v hodinách). Ilustrační případ jednoho z antioxidantů, jež zabraňují oxidačnímu stresu. (Převzato Pandir et Sahingoz, 2013)

U dospělých zavíječů moučných se naopak zjišťovalo, zda má vliv síla magnetického pole na mortalitu dospělců (Obr.17) starých 24 hodin a také na plodnost samiček (Obr.18). Magnetickému poli o různých silách byli jedinci vystavováni vždy po dobu 24 hodin.



Obr.17 Životnost dospělého zavíječe moučného v závislosti na vystavení různé síle magnetického pole po stejný časový úsek. Z grafu lze vidět, že s rostoucí silou magnetického pole klesá životnost dospělce. (Převzato Pandir et al., 2013)



Obr.18 Průměrný počet nakladených vajíček v závislosti na vystavení různé síle magnetického pole po stejný časový úsek. Z grafu lze vidět, že s rostoucí silou magnetického pole klesá počet nakladených vajíček samičkou. (Převzato Pandir et al., 2013)

6.8 Šváb americký (*Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758))

Šváb americký (*Periplaneta americana*) je také jedním ze zkoumaných druhů hmyzu čeledi Blattidae. Pomocí behaviorálních testů bylo zkoumáno, zda budou vykazovat nepodmíněné změny v chování, zatímco na ně bude působit periodicky rotující uměle vytvořené magnetické pole. Pohybová aktivita při vystavení rotovaného magnetického pole rostla, což vykazuje známku magnetorecepce (Vácha, 2006). Tato zvýšená aktivita může být důsledkem určitého nepohodlí živočicha způsobené právě nestabilním magnetickým prostředím (Vácha, 2006).

U švábů bylo také dokázáno, že po ablaci tykadél neztrácejí svou schopnost magnetorecepce, a tak je pravděpodobnou lokací opět oko (Vácha et al., 2008).

6.9 Monarcha stěhovavý (*Danaus Plexippus* (Linnaeus, 1758))

Monarcha stěhovavý je velmi zajímavý druh z hlediska migrace, protože migruje na nejdělsí vzdálenost (až 3500 km) v porovnání s ostatními druhy hmyzu (Merlin et al., 2012). Nejvíce využívá ke své orientaci sluneční kompas (Perez et al., 1998). Avšak je schopen se orientovat i pokud není sluneční svit dostupný a je tak možné, že využívá magnetický kompas jakožto kompas záložní (Perez et al., 2014). Zároveň v sobě obsahuje dva druhy kryptochromu – jak typ I – drozofilí, tak i typ savčí.

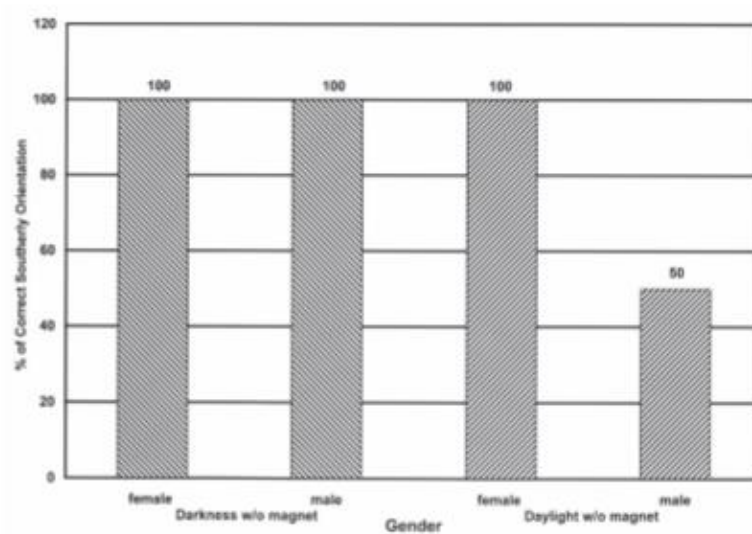
Testování dle Perez et al., 2014 probíhalo za vystavení monarchů silnému magnetickému poli za účasti slunečního svitu s cílem zjistit jejich senzibilitu vůči magnetickému poli. Motýli vystavení zhruba 15000x silnějším magnetickému poli, než je magnetické pole Země způsobilo jejich naprostou dezorientaci. Vzhledem k tomu, že je u monarchů jistý sluneční kompas, tak fakt, že byli silně dezorientováni po vystavení silnému magnetickému poli značí, že by sluneční a magnetický kompas mohly mít společnou interakci.

U tohoto druhu byla také zjišťována koncentrace železitých částic, které by mohly být indikátorem schopnosti magnetorecepce (Obr.19).

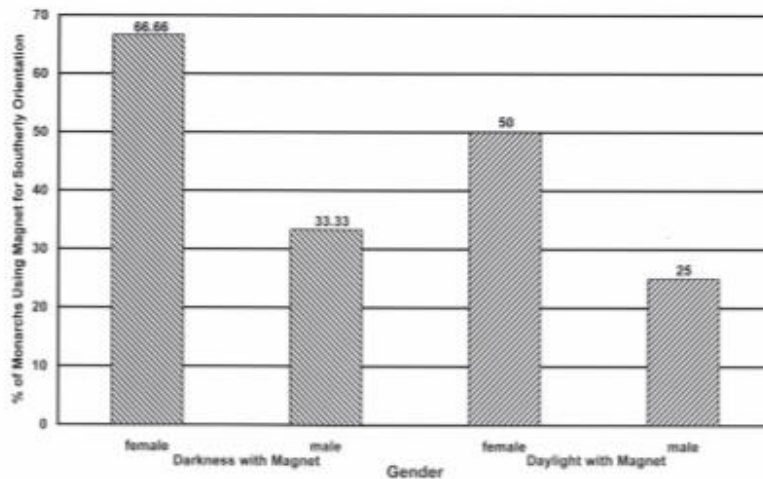
Species	Sex	Mean Iron Concentration (ppm)				
		Whole	Head	Thorax	Abdomen	Wings
Kansas Monarchs	Male	98.48	105.5	105	88.66	97.66
Mexico Monarchs	Male	88.5				
Summer Monarchs	Female	67.4	224	73	25	81
	Male	53.14	114	42	52	63
Fall Monarchs	Female	58.4	252	42	72	44
	Male	46.2	66.5	52.5	37	43.5
Lab Monarchs	Female	312				
	Male	273.5				

Obr.19 Tabulka s průměrnými koncentracemi železa v jednotlivých částech těla pro Monarcha stěhovavého (*Danaus plexippus*). Z výsledků je vidět, že větší koncentrace v sobě obsahují samičky, a to v hlavě. (Převzato, upraveno dle La Rue et al., 2006)

Další test (La Rue et al., 2006) spočíval také ve vystavení silnému magnetu, a to jak za dne, tak i v noci. Sledováno bylo, zda silný magnet ovlivní orientaci motýlů (Obr. 20,21).



Obr.20 Správnost orientace monarcha stěhovavého přirozeným jižním směrem bez použití magnetu. První dva sloupce znázorňují procento správně orientovaných samic a samců bez použití magnetu v noci. Druhé dva pak totéž ale za denních podmínek. (Převzato dle La Rue et al., 2006)



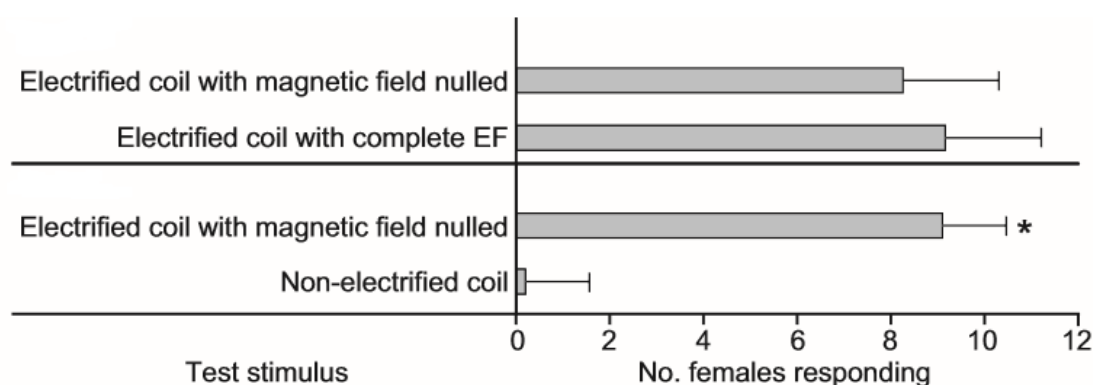
Obr.21 Správnost orientace monarcha stěhovavého přirozeným jižním směrem s použitím magnetu. První dva sloupce znázorňují procento správně orientovaných samic a samců při použití magnetu v noci. Druhé dva pak totéž ale za denních podmínek. (Převzato dle La Rue et al., 2006)

Z výsledků lze vyčíst, že velké procento samců bylo za použití silného magnetu dezorientováno jak ve dne, tak v noci, zatímco samice byly úspěšnější ve své orientaci. To může být vysvětleno právě vyšší koncentrací železných částic v jejich hlavě.

Dalším experimentem, jež byl u tohoto druhu proveden, bylo zjišťování, zda by mohla být jejich tykadla magnetosenzorem. Tykadla byla v průběhu experimentu části monarchů začerněna, a kontrolní části natřena pouze průhlednou barvou. Výsledkem bylo, že motýli se začerněnými tykadly byli dezorientovaní, zatímco kontrolní motýli nebyli (Guerra et al., 2014). Stejně tedy jako u *Myrmica ruginodi* se jejich magnetosenzor nachází pravděpodobně v tykadlech.

6.10 Rus domácí (*Blattella germanica* (Linnaeus, 1767))

Rus domácí (*Blattella germanica*) čeledi Blattidae, je předmětem různých testů. Jedním z testů bylo zjistit, zda jsou rusi přitahováni vlivem elektromagnetického působení. (Wijenberg et al., 2013). Testování byli v aréně, kde převládaly samice nad samci, a kde na jednom konci byla umístěna elektrifikovaná cívka se statickým či fluktujícím magnetickým polem.



Obr.22 Výsledky testu přitažlivosti rusa domácího (*Blattella germanica*). V levé části tabulky jsou kombinace stimulů, jež byly při testování použity – tedy elektrifikovaná cívka bez magnetického působení, elektrifikovaná cívka s magnetickým působením a neelektrifikovaná cívka. V pravé části je pak uveden počet samic jenž reagovali na tyto podněty kladně – tedy byli jimi přitahováni. (Převzato, upraveno dle Wijenberg et al., 2013)

Z výsledků (Obr.22) vyplývá, že cívka, jenž není elektrifikována, je pro rusa nezajímavá, zatímco když je elektrifikovaná, tak se stane velmi přitažlivá. Atributy, jež mohou způsobit, že je cívka přitažlivá, mohou být elektromagnetické pole, vibrace, či teplo. Vliv magnetického působení však není tak výrazný.

Dalším předmětem zkoumání u rusa domácího bylo, zda je schopen magnetorecepce a jestli ano, tak v jakých vlnových délkách světla a při jaké intenzitě fotonů. Za periodických rotací uměle vytvořeného magnetického pole byla sledována jeho reakce. Pokud byl rus schopen detekovat magnetické pole, došlo u něj ke změně aktivity. Testováno bylo rozmezí 365-520 nm. Výsledkem bylo, že rus je schopen detekovat magnetické pole při osvětlení o vlnové délce 365-466 nm, avšak v závislosti na různé intenzitě. Při vlnové délce 520nm nebyli rusi schopni

magnetické pole detekovat. V porovnání s octomilkami jsou výsledky rozdílné, což může poukazovat na to, že kryptochromy mohou být rozdílné pro různé druhy.

U tohoto druhu bylo zkoušeno i začernění očí. To vedlo k takovým výsledkům, že rusa nebyli schopni magnetorecepce. Lokace magnetoreceptoru tak poukazuje na oko.

6.11 Otakárkovití (*Papilionidae*) – *Papilio polyxenes* Fabricius, 1755

Papilio polyxenes nepatří mezi migrující druhy, neboť patří k sedentárnějším druhům. Bylo dokázáno, že tento motýl má ve své hlavě vysokou koncentraci železa, a tato koncentrace je vyšší u samců než u samic, což může poukazovat na to, že samice jsou lepšími navigátory. (Obr.23). Důvodem, proč mají samičky větší koncentraci je dosažení větší šance, že se dostanou na místo cíle migrace a zde budou schopny reprodukce (La Rue et al., 2006)

	Sex	Mean Iron Concentration (ppm)				
		Whole	Head	Thorax	Abdomen	Wings
Black Swallowtails	Female	69.2	281	51	30	108
	Male	182.9	401	145	64	330

Obr.23 Tabulka s průměrnými koncentracemi železa v jednotlivých částech těla pro *Papilio polyxenes*. Z tabulky vidíme, že nejvyšší průměrná koncentrace se nachází v hlavě samic. (Převzato, upraveno dle La Rue et al., 2006)

Principem testu byly tři odlišně situované arény s jinými podmínkami. První aréna byla umístěna v místnosti, ve které byla naprostá tma, na severním konci místnosti byl zavěšen magnet, jenž každých 24 hodin střídal severojižní orientaci (tedy na jižní stranu místnosti). Druhým místem byla aréna umístěna venku v přirozeném slunečním světle se severojižní orientací a magnetem na jižním konci arény a třetím umístěním byla aréna také v přirozeném slunečním světle se severojižní orientací, ale bez magnetu. Avšak pro tento druh přes to, že v sobě obsahuje takto vysoký obsah železa a je schopen magnetické pole vnímat, tak nevyužívá schopnosti navigace založené na magnetoreceptci (La Rue et al., 2006).

7 Diskuze

Na zpracovaných příkladových studiích zaměřených na magnetorecepci u hmyzu je patrné, že různé druhy využívají různé typy magnetorecepce bez ohledu na to, do jaké vyšší taxonomické jednotky patří. U hmyzu se toto téma studuje již přes 50 let, avšak stále není dostatek experimentů na hmyzu provedených, a objasnění mechanismů také stále není dokonalé.

Jedním z možných obecnějších výsledků je, že hmyz používá na světle závislou magnetorecepci ke své orientaci v prostoru a také k určení své aktuální pozice (Merlin et al., 2012).

Řada věcí je společná i pro ostatní živočichy, lze ale najít rozdíly.

Zajímavým výsledkem se stalo testování octomilek v závislosti na vlnové délce, jež ukázalo, že octomilky jsou v rozmezí 420–490 nm dezorientovány (Gegear et al., 2008). Pro ptáky dopadlo testování tohoto jevu rozdílně, neboť jejich dezorientace v prostoru nastala až při vlnové délce 565 nm (Wiltschko et Wiltschko, 2002). Zajímavé dále je, že při vlnové délce 500 nm bylo u octomilek pozorováno otočení preferovaného směru o 90° (Philips et Sayeed, 1993), zatímco tento jev u ptáků nenastal. Ke stejné změně směru došlo u experimentů s čolky (Phillips et Borland, 1994). Vysvětlením pro tyto rozdíly by mohlo být, že kryptochromy mohou být rozdílné pro různé druhy.

Dalším rozdílný objev se stal při pokusu rusa domácího a sledování, zda je pro něj atraktivní elektrifikovaná cívka (Wijenberg et al., 2013). Rus vykazoval značnou přitažlivost, avšak nedošlo k jeho dezorientaci. V případě velkých savců (u dobytka) bylo zjištěno, že pokud se nachází pod dráty vysokého napětí, schopnost magnetické orientace se narušuje (Begall et al., 2008). Tyto dráty vytváří vlastní magnetické pole, takže mohou působit dezorientaci ve vnímání pole zemského. Avšak i vedená elektřina by mohla být z jedním faktorů, jež ovlivňují chování podmíněné schopností magnetorecepce.

Hmyz využívá magnetorecepce především k orientaci na delší vzdálenosti, či stavění domova. U obratlovců, např. lišky obecné (*Vulpes vulpes*, (Linnaeus, 1758)), je však tato schopnost využívána komplexněji, např. k tzv. myškování, tedy při lovu, kdy preferuje severo-východní směr a zároveň je v tomto směru její lov úspěšnější

(Červený et al., 2011). Dalším zajímavým objevem je, že zatímco u hmyzu je magnetoreceptor především v oku (Vácha et al., 2008), ale možná i v tykadlech (Guerra et al., 2014), tak magnetoreceptorové buňky u ryb jsou putativní a nachází se v jejich čichovém epitelu (Eder et al., 2012).

Hmyz při své migraci využívá také magnetorecepce k opravení směru při vychýlení z větrů, kdy si vybírá své preferované větry (Srygley, 2001). V podstatě podobného mechanismu využívá i mořská želva kareta obecná (*Caretta caretta* (Linnaeus, 1758)), která podniká již jako mládě zámořskou cestu z Východní Floridy do severního Atlantického oceánu, přesněji do tzv. severního atlantského proudu. Zde magnetorecepce využívá právě také k tomu, aby nebyla vychýlena z proudu, kde by jí mohlo hrozit ohrožení života (Lohmann et al., 2001).

Výsledkem je tedy určitá podobnost využití magnetorecepce jak u hmyzu, tak i u obratlovců, ale například paryby využívají elektromagnetické indukce, což je princip závislý výhradně na mořském prostředí (Johnsen et Lohmann, 2005). A jelikož mořského hmyzu je velmi málo, není pravděpodobné, že se obdobný systém vnímání vyskytne i u této skupiny živočichů.

8 Závěr

Práce pojednává o schopnosti hmyzu vnímat a využívat magnetické pole Země. Zjistila jsem, že poznatky jsou do značné míry fragmentární a silně závisí na testovaném druhu. Je tedy zřejmé, že v této problematice je mnoho neznámého a lze předpokládat další zajímavé výsledky.

Možným pokračováním ve výzkumu magnetorecepce by mohly být další testy zaměřené na lokaci magnetoreceptoru, jelikož jich je velmi málo, a také nejsou stoprocentně jisté.

Další možný směr by se mohl věnovat více hmyzu, jelikož většina prací se zaobírá obratlovci, a to i přes to, že hmyz má jednodušší nervovou soustavu, a tak by mohlo být lehčeji porozuměno všem drahám, jež tento vjem zpracovávají. Navíc hmyz představuje jednu z dominantních skupin organismů na této planetě, lze tedy předpokládat další, doposud nepoznané způsoby magnetorecepce nebo ovlivnění chování tímto fenoménem. Mimo lokace by také bylo vhodné rozpoznat, zda je hmyz závislý na kombinaci více kompasů, nebo zda mu stačí jen jeden. Pokusů založených na vjemu vlnových délek pomocí oka a receptorů v něm obsažených by také bylo vhodné provést víc, aby bylo jasně zřetelné, zdali vysoké délky opravdu působí dezorientaci. V tomto oboru je z oblasti hmyzu zkoumáno velmi málo druhů, přestože i mnohé další migrující i nemigrující druhy by touto schopností mohly oplývat. Jednou z možných skupin, které by byly vhodné ke zkoumání, jsou druhy eusociálního hmyzu, u nichž je velmi snadné nasbírat dostatek informací za krátkou dobu pozorování, či testování.

9. Přehled literatury a použitých zdrojů

9.1 Literatura

- Avens, L.** (2004). Navigation and seasonal migratory orientation in juvenile sea turtles. *Journal of Experimental Biology* 207(11), 1771–1778
- Begall, S., Cerveny, J., Neef, J., Vojtech, O., et Burda, H.** (2008). Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13451–13455.
- Boles, L. C., Lohmann, K. J.** (2003). True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature*, 421(6918), 60–63.
- Cerveny, J., Begall, S., Koubek, P., Novakova, P., Burda, H.** (2011). Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes. *Biology Letters*, 7(3), 355–357.
- Chapman, J. W., Reynolds, D. R., Wilson, K.** (2015). Long-range seasonal migration in insects: Mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecology Letters*. Blackwell Publishing Ltd.
- Chittka, L., Williams, N. M., Rasmussen, H., Thomson, J. D.** (1999). Navigation without vision: bumblebee orientation in complete darkness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1414), 45–50.
- Collett, T. S., Collett, M.** (2002, July). Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience*.

- Dacke, M., Byrne, M. J., Baird, E., Scholtz, C. H., Warrant, E. J.** (2011). How dim is dim? Precision of the celestial compass in moonlight and sunlight. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1565), 697–702.
- De Jong D.** (1982). The orientation of comb-building by honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 147: 495-501.
- Dodson, C. A., Hore, P. J., Wallace, M. I.** (2013). A radical sense of direction: Signalling and mechanism in cryptochrome magnetoreception. *Trends in Biochemical Sciences*.
- Eder, S. H. K., Cadiou, H., Muhamad, A., McNaughton, P. A., Kirschvink, J. L., Winklhofer, M.** (2012). Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(30), 12022–12027.
- Fischer, J. H., Freake, M. J., Borland, S. C., Phillips, J. B.** (2001). Evidence for the use of magnetic map information by an amphibian. *Animal Behaviour*, 62(1), 1–10.
- Fraser, P. J.** (2010). Maps and Compasses. *Encyclopedia of Animal Behavior* 2, 161–166.
- Frier, H., Edwards, E., Smith, C., Neale, S., Collett, T.** (1996). Magnetic compass cues and visual pattern learning in honeybees. *The Journal of Experimental Biology*, 199(Pt 6), 1353–61.

- Frost, B. J., Mouritsen, H.** (2006). The neural mechanisms of long distance animal navigation. *Current Opinion in Neurobiology*.
- Gegear, R. J., Casselman, A., Waddell, S., Reppert, S. M.** (2008). Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila*. *Nature*, 454(7207), 1014–1018.
- Glatzmaier, G. A., Coe, R. S.** (2007) „Magnetic Polarity Reversals in the Core", *Treatise on Geophysics*, 8, 283–297.
- Guerra, P. A., Gegear, R. J., Reppert, S. M.** (2014). A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications*, 5.
- Guerra, P. A., Reppert, S. M.** (2015). Sensory basis of lepidopteran migration: Focus on the monarch butterfly. *Current Opinion in Neurobiology*. Elsevier Ltd.
- Holland, R. A., Kirschvink, J. L., Doak, T. G., Wikelski, M.** (2008). Bats use magnetite to detect the earth's magnetic field. *PLoS ONE*, 3(2).
- Hsu, C.-Y., Ko, F.-Y., Li, C.-W., Fann, K., Lue, J.-T.** (2007). Magnetoreception System in Honeybees (*Apis mellifera*). *PLoS ONE*, 2(4), e395.
- Johnsen, S., Lohmann, K. J.** (2005). The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*.
- Johnsen, S., Lohmann, K. J.** (2008). Magnetoreception in animals. *Physics Today*, 61(3), 29–35.

- Kirschfeld, K., Feiler, R., Hardie, R., Vogt, K., Franceschini, N.** (1983). The sensitizing pigment in fly photoreceptors - Properties and candidates. *Biophysics of Structure and Mechanism*, 10(1–2), 81–92.
- Labhart, T., Baumann, F., Bernard, G. D.** (2009). Specialized ommatidia of the polarization-sensitive dorsal rim area in the eye of monarch butterflies have non-functional reflecting tapeta. *Cell and Tissue Research*, 338(3), 391–400.
- Liedvogel, M., Mouritsen, H.** (2010). Cryptochromes--a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? *Journal of The Royal Society Interface*, 7(Suppl_2), S147–S162.
- Lohmann, K. J.** (2010). Magnetic-field perception. *Nature*, 464(April), 1140–1142.
- Lohmann, K. J., Cain, S. D., Dodge, S. A., Lohmann, C. M. F.** (2001). Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*, 294(5541), 364–366.
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M. F.** (1994). Detection of Magnetic Inclination Angle By Sea Turtles: A Possible Mechanism for Determining Latitude. *The Journal of Experimental Biology*, 194(1), 23–32.
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M. F.** (2006). Sea turtles, lobsters, and oceanic magnetic maps. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39(1), 49–64.
- Lowenstam H. A.** (1967), Lepidocrocite, an apatite mineral, and magnetite in teeth of chitons (Polyplacophora). *Science*, 156: 1373–1375

- Mann, S., Sparks, N. H., Walker, M. M., Kirschvink, J. L.** (1988). Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: implications for magnetoreception. *The Journal of experimental biology*, 140, 35–49.
- Merlin, C., Heinze, S., Reppert, S. M.** (2012). Unraveling navigational strategies in migratory insects. *Current Opinion in Neurobiology*.
- Munro U., Munro J. A., Phillips J. B., Wiltschko W.** (1997). Effect of wavelength of light and pulse magnetisation on different magnetoreception systems in a migratory bird. *Australian Journal of Zoology*, 45, 189-198.
- Mouritsen, H., Frost, B. J.** (2002). Virtual migration in tethered flying monarch butterflies reveals their orientation mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(15), 10162–10166.
- Naisbett-Jones, L. C., Putman, N. F., Stephenson, J. F., Ladak, S., Young, K. A.** (2017). A Magnetic Map Leads Juvenile European Eels to the Gulf Stream. *Current Biology*, 27(8), 1236–1240.
- Němec P., Vácha M.** (2007). Mechanizmy magnetorecepce, *Vesmír*, 86-284-289
- Pandir, D., Sahingoz R.** (2014). Magnetic field-induced oxidative stress and DNA damage in Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) larvae. *Journal of Pest Science*, 87, 79-87.

- Pandir, D., Sahingoz R., Sumer Ercan, F.** (2013). Assessment of the influence of magnetic fields on aspects of the biology of the adult Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* Zeller, 1879 (Lepidoptera: Pyralidae). *Turkish Journal of Entomology*, 37(4), 423-431.
- Perez, S. M., Taylor, O. R., Jander, R.** (1999). The effect of a strong magnetic field on monarch butterfly (*Danaus plexippus*) migratory behavior. *Naturwissenschaften*, 86(3), 140–143.
- Phillips, J. B., Borland, S. C.** (1992). Behavioural evidence for use of a light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate. *Nature*, 359(6391), 142–144.
- Phillips, J., Borland, S.** (1994). Use of a Specialized Magnetoreception System for Homing By the Eastern Red-Spotted Newt *Notophthalmus Viridescens*. *The Journal of experimental biology*, 188(1), 275–291.
- Reppert, S. M., Gegeer, R. J., Merlin, C.** (2010). Navigational mechanisms of migrating monarch butterflies. *Trends in Neurosciences*
- Ritz, T., Adem, S., Schulten, K.** (2000). A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, 78(2), 707–718.
- Ritz, T., Ahmad, M., Mouritsen, H., Wiltschko, R., Wiltschko, W.** (2010). Photoreceptor-based magnetoreception: optimal design of receptor molecules, cells, and neuronal processing. *Journal of The Royal Society Interface*, 7(Suppl_2), S135–S146.

- Riveros, A. J., Srygley, R. B.** (2008). Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour*, 75(4), 1273–1281.
- Srinivasan, M. V.** (2010). Honey Bees as a Model for Vision, Perception, and Cognition. *Annual Review of Entomology*, 55(1), 267–284.
- Srygley, R.** (2001). Compensation for fluctuations in crosswind drift without stationary landmarks in butterflies migrating over seas. *Animal Behaviour*, 61(1), 191–203.
- Srygley, R., Dudley, R., Oliveira, E. G., Riveros, A. J.** (2006). Experimental evidence for a magnetic sense in Neotropical migrating butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Animal Behaviour*, 71(1), 183–191.
- Ugolini, A., Fantini, T., Innocenti, R.** (2003). Orientation at night: an innate moon compass in sandhoppers (Amphipoda: Talitridae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1512), 279–281.
- Vácha, M.** (2006). Laboratory behavioural assay of insect magnetoreception: magnetosensitivity of *Periplaneta americana*. *Journal of Experimental Biology*, 209(19), 3882–3886.
- Vácha, M.** (2004). Magnetic orientation in the mealworm beetle *Tenebrio* and the effect of light. *Journal of Experimental Biology*, 207(7), 1241–1248.
- Vácha, M., Drštková, D., Půžová, T.** (2008). *Tenebrio* beetles use magnetic inclination compass. *Naturwissenschaften*, 95(8), 761–765.

- Vácha, M., Půžová, T., Dršťková, D.** (2008). Effect of light wavelength spectrum on magnetic compass orientation in *Tenebrio molitor*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 194(10), 853–859.
- Vowles, D. M.** (1954). The orientation of ants. II. Orientation to light, gravity and polarized light. *Journal of Experimental Biology*, 31(3), 356–375.
- Walker, M. M., Diebel, C. E., Haugh, C. V., Pankhurst, P. M., Montgomery, J. C., Green, C. R.** (1997). Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*, 390(6658), 371–376.
- Walker, M. M., Kirschvink, J. L., Chang, S. B., Dizon, a E.** (1984). A Candidate Magnetic Sense Organ in the Yellowfin Tuna, *Thunnus albacares*. *Science (New York, N.Y.)*, 224(4650), 751–753.
- Wijenberg, R., Hayden, M., Takács, S., Gries, G.** (2013). Behavioural responses of diverse insect groups to electric stimuli. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 147(2), 132-140.
- Wiltschko, R., Ahmad, M., Nießner, C., Gehring, D., Wiltschko, W.** (2016). Light-dependent magnetoreception in birds: the crucial step occurs in the dark. *Journal of The Royal Society Interface*, 13(118).
- Wilschko W., Wiltschko R.** (2007). Conditioning to magnetic directions. *NeuroReport*, 18: 949-950
- Wiltschko, R., Wiltschko, W.** (1995). *Magnetic Orientation in Animals*. (Roč. 33).

Wiltschko, R., Wiltschko, W. (2006). Magnetoreception. *BioEssays*.

Wiltschko, W., Wiltschko, R. (2002). Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften*.

Wiltschko, W., Wiltschko, R. (2005). Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*.

Wiltschko, W., Wiltschko, R. (1999). The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European robins, *Erithacus rubecula*. *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 184(3), 295–299.

Wiltschko, R., Wiltschko, W. (2013). The magnetite-based receptors in the beak of birds and their role in avian navigation. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*

Yoshii, T., Ahmad, M., Helfrich-Förster, C. (2009). Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila*'s circadian clock. *PLoS Biology*, 7(4), 0813–0819.

9.1 Internetové zdroje

- URL.1** *Český rozhlas* [online]. 2017 [cit. 2018-02-21]. Dostupné z:
http://www.rozhlas.cz/meteor/prispevky/_zprava/je-clovek-citlivy-na-magneticke-pole-mozna-ano--1761884
- URL.2** *Český rozhlas* [online]. 2017 [cit. 2018-02-21]. Dostupné z:
http://www.rozhlas.cz/meteor/prispevky/_zprava/je-clovek-citlivy-na-magneticke-pole-mozna-ano--1761884
- URL.3** *Encyklopedie fyziky* [online]. [cit. 2018-01-14]. Dostupné z:
<http://fyzika.jreichl.com/main.article/view/1002-magnetosfera>
- URL.4** *HMYZ.NET* [online]. 2007 [cit. 2018-02-21]. Dostupné z:
http://www.hmyz.net/smysly_hmyzu.htm
- URL.5** *Vesmír* [online]. 2007 [cit. 2018-01-14]. Dostupné z:
<https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2007/cislo-4/kompas-mapa.html>
- URL.6** *GROWLED.CZ* [online]. [cit. 2018-03-27]. Dostupné z:
<http://growled.cz/spektrum-vlnovych-delek>