

**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**  
**PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

**Magnetická orientace norníka rudého**  
**(*Myodes glareolus*)**

**Bc. Monika Nováková**

Vedoucí práce:

doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

České Budějovice, 2013

Nováková M., 2013: Magnetická orientace norníka rudého (*Myodes glareolus*) [Magnetic orientation in the bank vole (*Myodes glareolus*); Mgr. Thesis, in Czech]. – 47 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The magnetic orientation was established in several species of rodents, but the mechanism of its perception has not been determined. Aim of this work was to verify magnetic sense in the bank vole (*Myodes glareolus*) and try to solve the nature of its magnetoreception in tests carried out in total darkness and when the horizontal component was reversed and the vertical component was inverted. A spontaneous directional preference in the magnetic field was tested in circular arena.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 13.12.2013

.....  
Bc. Monika Nováková

Děkuji Františkovi Sedláčkovi a Lídě Oliveriusové za pomoc, rady a odborné vedení diplomové práce, rodině a Kuncíkovi, že to se mnou vydrželi, Bohu, Velkopopovickému Kozlu, Jacobs Velvet a čokoládě Milka za podporu morální.

# **Obsah**

1. Úvod .....	1
2. Struktura magnetického pole Země.....	2
3. Magnetorecepce .....	4
3.1. Mechanismy magnetorecepce obratlovců .....	5
3.1.1 Model založený na částicích biogenního magnetitu .....	5
3.1.2 Chemický radikál-párový model .....	7
4. Orientační využití parametrů magnetického pole: kompas a mapa.....	9
4.1. Magnetický kompas .....	9
4.2. Magnetická mapa .....	10
5. Magnetorecepce u savců (hlodavců) .....	12
5.1. Dosavadní výzkum .....	12
5.2. Neurofyziologie magnetorecepce u hlodavců .....	14
6. Cíl práce.....	15
7. Materiál a metodika .....	16
7.1. Materiál.....	16
7.2. Metodika .....	17
7.2.1 Aparatura .....	17
7.2.2 Průběh pokusu.....	18
7.2.3 Statistické zpracování .....	18
8. Výsledky.....	19
8.1. Testy zvířat - polarita .....	19
8.1.1 Série 1 .....	19
8.1.2 Série 2 .....	22
8.1.3 Série 3 .....	25
8.2. Inklinace .....	28
9. Diskuse .....	30
9.1. Orientace norníka rudého.....	30
9.1.1 Série 1 .....	30
9.1.2 Série 2 .....	31
9.1.3 Série 3 .....	32

9.1.4	Inklinace.....	32
9.2.	Celkové hodnocení.....	33
9.2.1	Podmínky chovů .....	33
9.2.2	Podmínky testové místnosti a kruhové arény .....	34
9.2.3	Rozdílná směrová preference.....	37
10.	Závěr.....	39
11.	Použitá literatura.....	41

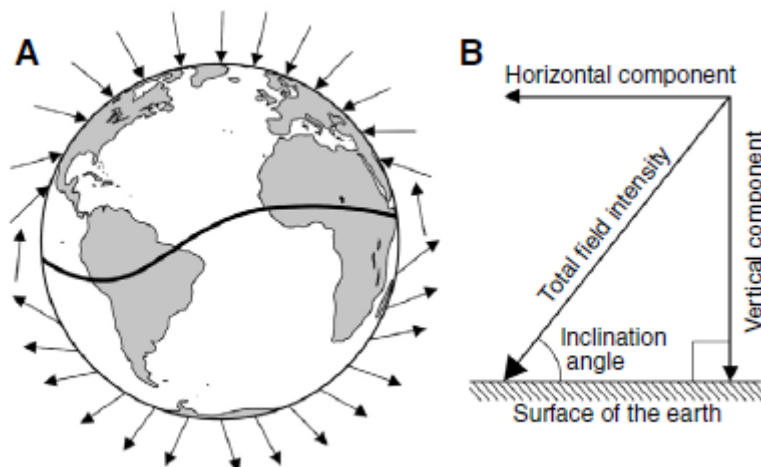
# **1. Úvod**

Magnetické pole Země představuje velmi spolehlivý a všudypřítomný zdroj informací pro všechny organismy, které jsou k příslušnému parametru citlivé. Hlavními parametry tohoto pole, které zvířata využívají jako vodítka, jsou intenzita, inklinace nebo polarita. Díky nim mohou získávat údaje o směru, pozici a čase, a ty pak využít při migrační aktivitě od méně než jednoho metru po více než tisíc kilometrů, k orientaci v domovském okrsku, při homingu, nebo jen k nalezení polohy při stavbě hnízda (Wiltschko & Wiltschko 1995; Moritz et al. 2007).

U hlodavců byla do dnešní doby zjištěna magnetorecepční odpověď založená na rozpoznávání polarit pole (Marhold et al. 1997) a to jak u druhů žijících v podzemí v trvalé tmě (např. Burda et al. 1990), tak i u zvířat, která podzemní chodby využívají pouze jako hnízdo nebo zásobárny (např. Deutschlander et al. 2003). Z předchozí studie Oliveriusové a Seldáčka (unpubl. data) vyplývá, že také normík rudý (*Myodes glareolus*, Arvicolidae) reaguje na změnu magnetického severního pólu změnou pozice svých hnízd a má tedy polaritní kompas. Na druhou stranu některé aspekty jeho smyslové ekologie a fyziologie jsou blíže ptákům a obojživelníkům, což může být předpokladem pro využívání jim vlastního odlišného mechanismu vnímání magnetického pole (Deutschlander et al. 2003; Phillips et al. 2010). Proto, kromě odpovědi na změnu polarit magnetického pole, se tato práce zaměřila také na prvotní testy odezvy zvířat na obrácení inklinace, což může být výchozím bodem pro další zkoumání.

## **2. Struktura magnetického pole Země**

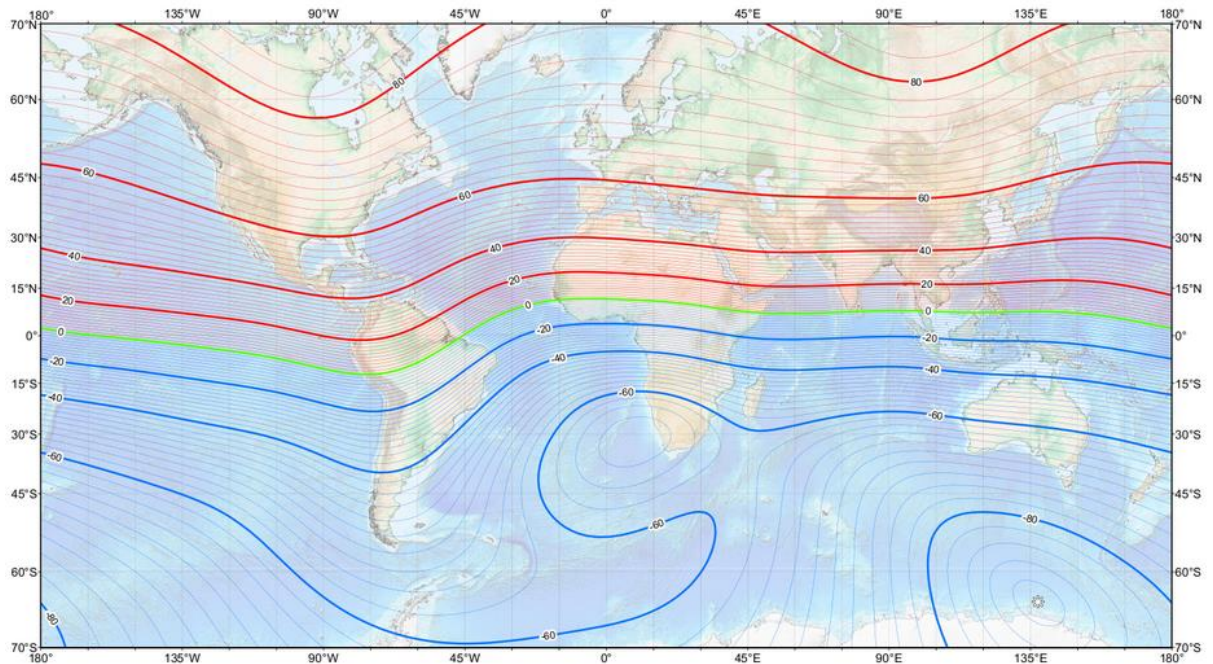
Magnetické pole Země odpovídá dipólovému poli velkého tyčového magnetu, jehož póly neodpovídají pólům geografickým. Jeho siločáry vystupují na jižní polokouli (severní magnetický pól) a směřují k jižnímu magnetickému pólu na severní polokouli, kde opět vstupují dovnitř zemského tělesa (Obr. 1a).



**Obr. 1:** a) Siločáry magnetického pole prostupují povrhem Země a jejich sklon (inklinace) se mění se zeměpisnou šířkou; b) Diagram znázorňující komponenty magnetického pole, které mohou zvířatům poskytnout poziční informaci. Horizontální vektor, vertikální vektor, celková intenzita a úhel inklinace (viz Lohmann et al. 2007).

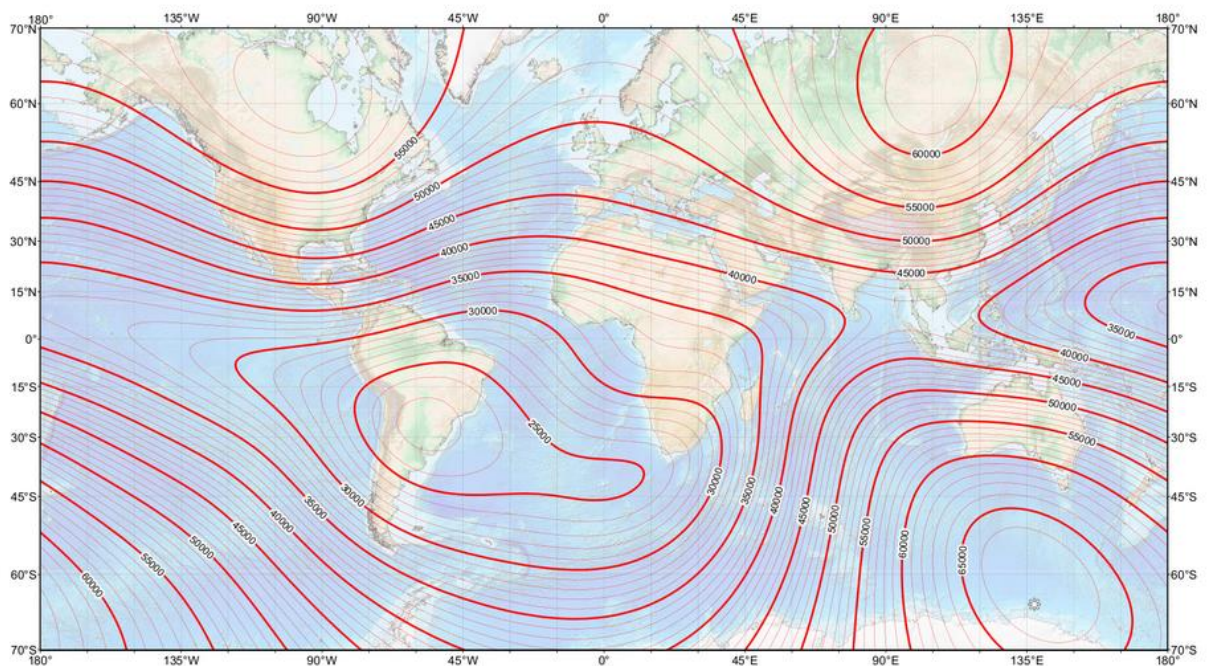
Vznik magnetického pole je vysvětlován dynamovým efektem v zemském jádře, v jehož vnější kapalné části je uloženo vnitřní pevné jádro. Obě jsou tvořena převážně železem. Kvůli rozdílným rychlostem otáčení obou jader vzniká magnetické pole, jehož póly neodpovídají přesně pólům geografickým, ale liší se vzájemně specifickým úhlem deklinace.

Na každém místě na Zemi prostupují její povrch siločáry magnetického pole. Sklon siločar – inklinace (Obr. 1b) – se liší se zeměpisnou šířkou. Na magnetickém rovníku jsou siločáry rovnoběžné s povrchem a inklinací úhel je roven  $0^\circ$ . Úhel se zvětšuje směrem k pólům, na kterých je pak sklon siločar kolmý k povrchu (Obr. 2). Stejně tak se mění gradient intenzity, který roste směrem od magnetického rovníku k pólům (Obr. 3) (viz Wiltschko & Wiltschko 1995; Wiltschko & Wiltschko 2005).



**Obr. 2:** Gradient inklinace magnetického pole na zemském povrchu. Čáry spojující místa se stejnou inklinací se nazývají izokliny.

Zdroj: [http://www.ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/icons/WMM2010\\_I.png](http://www.ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/icons/WMM2010_I.png)



**Obr. 3:** Gradient intenzity magnetického pole na zemském povrchu. Linie spojující místa se stejnou intenzitou se nazývají izodynamy.

Zdroj: [http://www.ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/icons/WMM2010\\_F.png](http://www.ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/icons/WMM2010_F.png)



### **3. Magnetorecepce**

Magnetorecepce je definována jako schopnost vnímat magnetické podněty a přenášet je do nervového systému, který extrahuje, zpracovává a využívá důležité informace (Moritz et al. 2007). Jedná se o aktivní proces, tedy že organismus má schopnost si tuto informaci uvědomit a naložit s ní adekvátní cestou. Je proto důležité rozlišovat mezi aktivními orientačními procesy založenými na informačním zpracování a pouhým pasivním efektem (Wiltschko & Wiltschko 1995). Ten byl poprvé pozorován u magnetotaktické bakterie *Magnetispirillum magnetotacticum* (Blakemore 1975).

Magnetorecepční dovednost, která je rozšířená napříč všemi organismy až po vyšší obratlovce (Wiltschko & Wiltschko 1995), se mohla vyvinout velmi záhy ještě před radiací tříd obratlovců a může mít společného předka (Kirschvink et al. 2001). Kirschvink et al. (2001) se domnívají, že magnetoreceptivní přenos je v nervovém systému ancestrálním znakem, běžným u všech zvířat, přičemž na něj byl kladen stejný evoluční důraz jako na jakýkoliv jiný ze smyslových systémů. Schopnost magnetorecepce se vyvinula jako samostatný smysl a postupně se vyvinuly nové systémy. Její vývoj byl nezávislý na vývoji elektro- nebo fotorecepce (viz Kirschvink et al. 2001).

Bohužel se ale nepodařilo najít a identifikovat konkrétní receptor k vnímání magnetického pole. Magnetoreceptory mohou být velmi malé a roztroušené v tkáních nebo mohou mít podobu kaskády chemických reakcí modulovaných magnetickým polem, takže orgán či zřetelně rozpoznatelná struktura zprostředkovávající magnetorecepci vůbec nemusí existovat (Němec & Vácha 2007).

Jelikož zvířata využívají různé vlastnosti magnetického pole k různým úkonům, vyvinulo se i více magnetorecepčních mechanismů (Wiltschko & Wiltschko 2005).

### **3.1. Mechanismy magnetorecepce obratlovců**

U terestrických obratlovců byly identifikovány dva systémy vnímání vlastností magnetického pole:

- 1) na světle nezávislý, založený na přítomnosti částic biogenního magnetitu, které jsou spojeny s mechanosenzitivními strukturami v buňkách (Kirschvink & Gould 1981).
- 2) chemické reakce závislé na světle a citlivé k magnetickému poli zahrnující přeměny radikálových párů (Ritz et al. 2000).

#### **3.1.1 Model založený na částicích biogenního magnetitu**

Přítomnost krystalků biogenního magnetitu byla prokázána již v roce 1975 u bakterie *Magnetospirillum magnetotacticum*. Řetězce magnetitových částic se natáčejí podle osy siločar magnetického pole a jejich polarita udává směr pohybu bakterie (Blakemore 1975). Na magnetitu založené receptory obsahují specifickou formu magnetitu ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ). Zásadní vlastnosti ve vnímání informací o směru nebo intenzitě pole pak závisejí na velikosti a tvaru částic (Kirschvink & Gould 1981).

Částice o velikosti kolem 0,05  $\mu\text{m}$  (Mann et al. 1988; Walker et al. 1997) - 0,10  $\mu\text{m}$  (Kirschvink & Gould 1981) mají stabilní magnetický moment a fungují jako malé tyčové magnety spontánně se otáčející v magnetickém poli. Tyto částice pak mohou předávat informaci získanou z magnetického pole do nervové soustavy několika cestami a to buď pomocí tlaku, nebo torzní síly na sekundární receptory, jako jsou receptory tahu, vláskové buňky nebo jiné mechanoreceptory (Kirschvink & Gould 1981; Winklhofer 2006). Popřípadě mohou přímo otvírat iontové kanály, pokud na ně jsou napojeny (Kirschvink & Gould 1981; Kirschvink et al. 2001).

Buňky o velikosti 10 – 20  $\mu\text{m}$  obsahující jednodoménový magnetit byly nalezeny na bazální membráně čichové sliznice pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*, Salmonidae) (Walker et al. 1997; Diebel et al. 2000; Eder et al. 2012). Podobné struktury byly nalezeny již dříve u lososa nerky (*Oncorhynchus nerka*, Salmonidae) (Mann et al. 1988). Samostatné částice jsou pravděpodobně uspořádané do řetězců, neboť samy o sobě by kvůli své velikosti nebyly detekovatelné (Walker et al. 1997; Diebel et al. 2000; Eder et al. 2012). Magnetické pole působí na shluky částic v buňkách. V důsledku toho je průměrná orientace volně se otáčejících řetězců směřována v souladu s externím vektorem

magnetického pole (Diebel et al. 2000; Eder et al. 2012), zatímco drobné odchylky v jejich orientaci závisejí na lokální intenzitě externího pole (Diebel et al. 2000). Předpokládá se, že částice jsou pevně spojeny s buněčnou membránou a neotáčejí se volně v cytoplazmě. Konkrétní typ spojení magnetitových částic s buňkou je ale zatím nejasný a nezdá se být pravděpodobné ani spojení přes cytoskeletální vlákna, ani pouhé viskózní spojení (Eder et al. 2012). Přes výběžky trojklaného nervu (nervus trigeminus - ramus ophtalmicus), které končí uvnitř čichové lamely, mají magnetoreceptivní buňky vodivé spojení s nervovým systémem (Walker et al. 1997; Diebel et al. 2000).

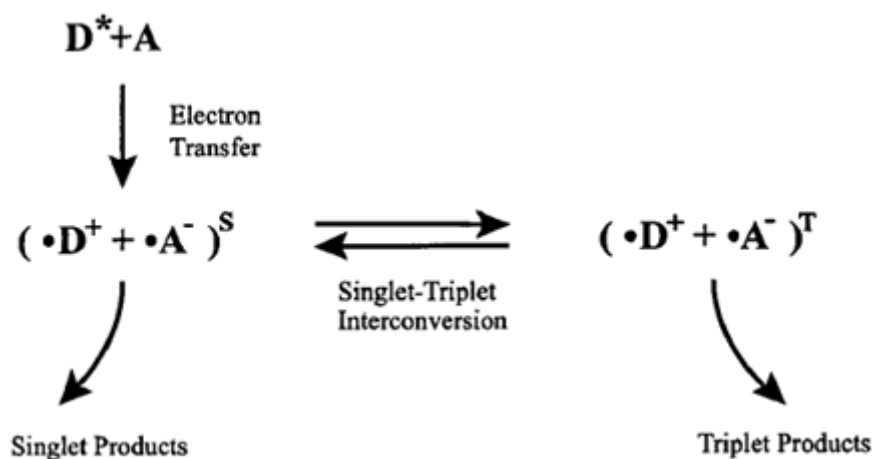
V podkoží horního zobáku u holubů (*Columba livia*, Columbidae) (Hanzlik et al. 2000) a dalších ptáků (Falkenberg et al. 2010) byly nalezeny v šesti bodech nervových zakončení optické větve trojklanného nervu podél buněčné membrány magnetitové částice v odlišné formě (Hanzlik et al. 2000; Fleissner et al. 2003). Jsou menší (1-5 nm; Hanzlik et al. 2000), mají jiné magnetické vlastnosti a jsou označovány jako superparamagnetické. Kvůli jejich nepatrné velikosti nemají permanentní magnetický moment (Kirschvink & Gould 1981). Tyto částice spojené do shluků o velikosti kolem 1 - 3 μm (Hanzlik et al. 2000; Fleissner et al. 2003) ale reagují na externí magnetické pole (Kirschvink & Gould 1981). Díky jeho působení se přitahují, nebo odpuzují, nebo se shromažďují do řetězců otáčejících se jako střelka kompasu. Nervový systém tak může vnímat interakce buď v samotném shluku částic, nebo mezi shluky (Davila et al. 2003; Winklhofer 2006). Tyto interakce pak mohou deformovat plazmatickou membránu, pokud v ní jsou umístěny (Winklhofer 2006).

Částice nalezené u ryb a u ptáků se tak nezdají být identické (Williams & Wild 2001), avšak jejich povaha nebyla s určitostí zjištěna (Wiltschko & Wiltschko 2013). Nicméně stejně jako jednodoménové částice uvnitř buněk v nosní dutině pstruha, tak i superparamagnetické částice ve volných nervových zakončeních v zobáku holubů, jsou skvělými kandidáty na magnetoreceptory (Winklhofer 2006). U obojživelníků (*Notophtalmus viridescens*, Salamandridae) byla také prokázána přítomnost magnetitu, ale jeho přesný typ a lokalizace není znám, jelikož částice zřejmě nejsou agregovány na jednom konkrétním místě (Brassart et al. 1999). Tian et al. (2010) našli pravděpodobně superparamagnetický magnetit také v mozku různých druhů migrujících i nemigrujících netopýrů. Přesná funkce částic je u nich ale zatím nejasná (Brassart et al. 1999; Tian et al. 2010). Magnetitové částice se nacházejí také v rohovce rypošů (*Fukomys*, Bathyergidae) (Wegner et al. 2006), další anatomická a histologická data jsou ale nedostupná, avšak testy s krátkým silným elektromagnetickým pulsem poukazují na jejich jednodoménoovou povahu (viz Wiltschko & Wiltschko 2005).

Na magnetitu založené receptory mohou vnímat jak směr, tak i intenzitu magnetického pole (Kirschvink & Gould 1981; Davila et al. 2003; Winklhofer & Kirschvink 2010; Wiltchko & Wiltchko 2013) a být tak součástí jak polaritní (Marhold et al. 1997) tak (pouze teoreticky) i inklinální (Davila et al. 2003; Winklhofer & Kirschvink 2010) kompasové orientace i magnetické mapy (Kirschvink & Gould 1981; Munro et al. 1997; Davila et al. 2003; Wiltchko et al. 2006; Wiltchko & Wiltchko 2013).

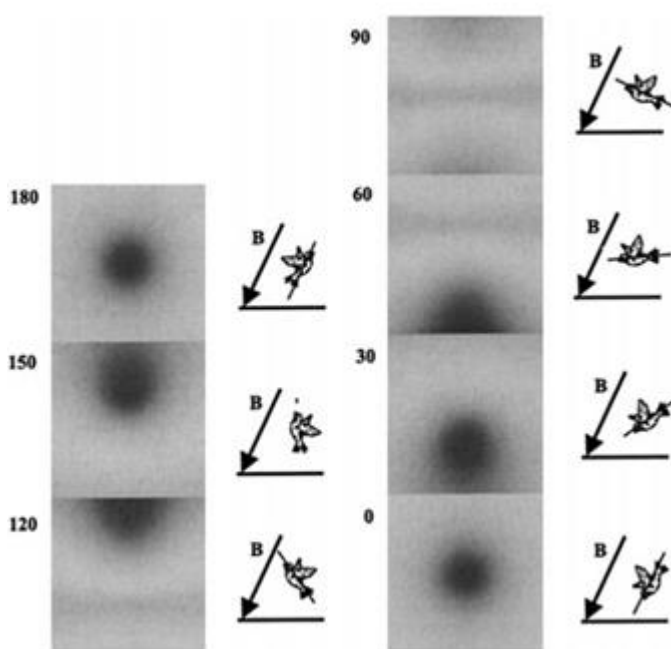
### 3.1.2 Chemický radikál-párový model

Na světle závislý radikál-párový model je založen na setu biochemických reakcí probíhajících na specializovaných fotoreceptorových proteinech – kryptochromech, které v počátečním kroku reakce absorbují foton. Excitovaná donorová molekula A uvolní elektron na akceptorovou molekulu B a tím vzniknou radikálové páry, z nichž každý zúčastněný má nespárovaný elektron. Spiny obou nespárovaných elektronů jsou buď opačné (singletový stav), nebo se překlopí do souhlasného směru (tripletový stav) (Obr. 4). Po nějakém čase se transportovaný elektron vrací zpět k donorové molekule a záleží na parametrech pole, jak dlouho mu návrat bude trvat. Čím silnější je pole, tím je přeměna pomalejší a senzitivita radikál-párového systému je tím větší. Pokud je proces rychlý, spin se nestihne otočit a zůstává v původním stavu. Při delší reakci se stihnou spiny převrátit, což ovlivní výsledný vzor vnímání magnetického pole (Ritz et al. 2000).



**Obr. 4:** Reakční schéma radikál-párové reakce. Radikálový pár vzniká elektronovým transportem z donorové molekuly D na akceptorovou molekulu A. Externí magnetické pole ovlivňuje interkonverzi mezi singletovým a tripletovým stavem radikálového páru (viz Ritz et al. 2000).

Na těchto reakcích je založen inkliniční kompas identifikovaný v oku ptáků (Ritz et al. 2004; Thalau et al. 2005). K získání magnetické kompasové informace radikálovým mechanismem je využit fakt, že tripletový stav je chemicky odlišný od singletového. Uspořádání radikálových párů molekul fotopigmentu a různá efektivita přenosu světla v různých částech sítnice se projeví na sítnici jako specifické kruhové tvary symetrické okolo magnetické osy, které se liší s úhlem tvořeným světelným paprskem a směrem magnetického vektoru (Obr. 5). Živočichové využívající tento způsob magnetorecepce tak získávají axiální informaci o inklinaci (sklonu) siločar a na základě toho rozeznávají pouze směr od rovníku k pólům a zpět (Ritz et al. 2000).



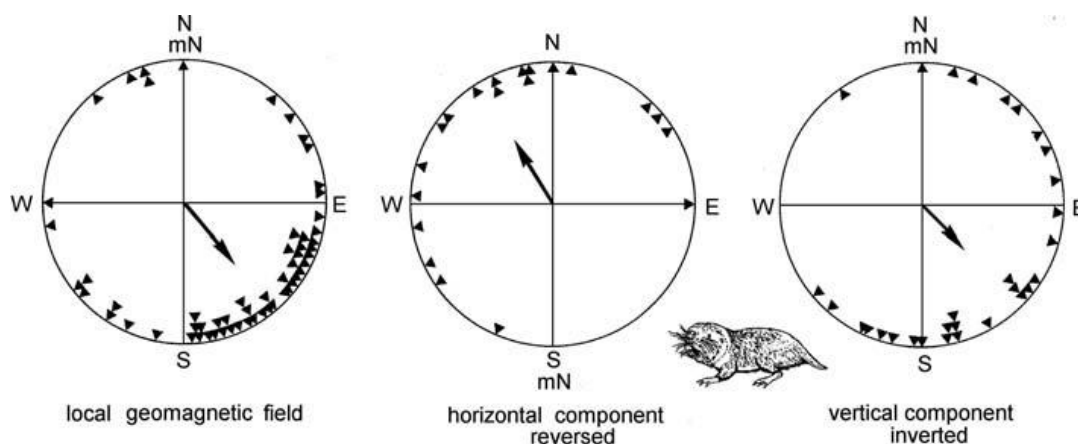
**Obr. 5:** Modulace obrazu na sítnici geomagnetickým polem (viz Ritz et al. 2000).

Mechanismus inkliničního kompasu se dále předpokládá u obojživelníků, kteří ale ke vnímání používají pineální orgán (Deutschlander et al. 1999) a informace získané z měnící se inklinace siločar navíc začleňují i do magnetické mapy a to i ve svém poměrně malém okrsku (Phillips et al. 2002a, b; Lohmann et al. 2007). Zda-li ale vnímají také intenzitu pole, není známo (Lohmann et al. 2007). U želv je mechanismus závislý na inklinaci, vzhledem k jejich výskytu v hloubkách za nepřítomnosti světla, zatím nejasný (Lohmann & Lohmann 1994).



Překlápěním vertikální složky magnetického pole se přišlo na dva typy kompasu. Inklinační kompas je nezávislý na polaritě, spoléhá na směr celkového vektoru magnetického pole a získává axiální informaci o inklinaci siločar. Zvířata tedy nedovedou rozlišit mezi severním a jižním pólem, ale pouze mezi směrem od pólu k rovníku (Wiltschko & Wiltschko 1995; Wiltschko & Wiltschko 2005; Wiltschko & Wiltschko 2006; Lohmann et al. 2007; Wiltschko et al. 2011). Převrácení vertikální komponenty siločar má stejný efekt jako převrácení horizontální komponenty; převrácení obou komponent, které znamená obrácení polarity, nemá vliv (Ritz et al. 2000). Tento typ kompasu využívají např. ptáci (Ritz et al. 2004; Obr. 6) a mořské želvy (Light et al. 1993).

Polaritu pole vnímá na světle nezávislý mechanismus založený na magnetitových částicích. Pracuje na podobném principu jako běžný kompas, tedy využívá směru horizontální složky magnetického pole k rozlišení magnetického severu a jihu. Obrácení vertikální složky na změnu orientace zvířat nemá vliv (Wiltschko & Wiltschko 1995; Wiltschko & Wiltschko 2006). Tento typ kompasu mají např. lososovité ryby (viz Wiltschko & Wiltschko 2005) a podzemní hlodavci (Marhold et al. 1997; Obr. 7).



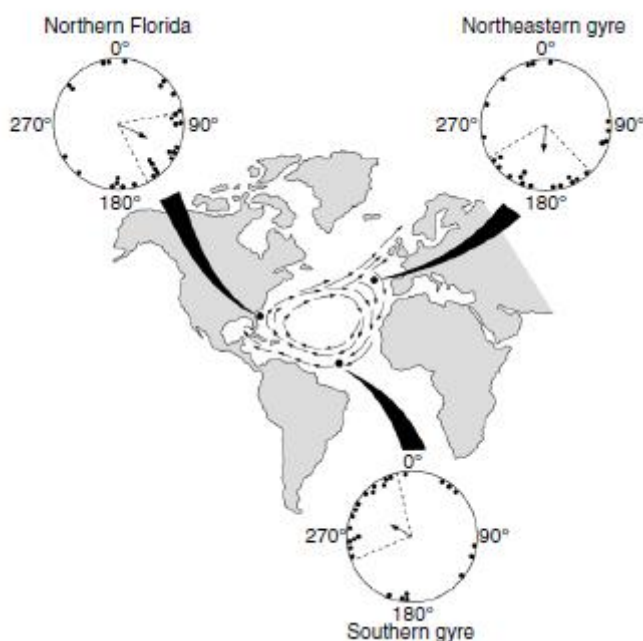
**Obr. 7:** Orientace rypošů při otočení horizontální nebo obrácení vertikální složky ilustruje polaritní kompas (Wiltschko & Wiltschko 2005).

## 4.2. Magnetická mapa

Sám magnetický kompas je nedostatečný k navigaci na dlouhé trasy. Zvířata potřebují také vědět, kde se nacházejí v ohledu k cíli a času, a tak určit správný směr. Z tohoto důvodu mají dodatečný mapový smysl, který určuje geografickou pozici vzhledem k cílové destinaci (Lohmann et al. 2007).

K získání poziční mapové informace využívají gradienty celkové intenzity a/nebo inklinace mezi magnetickými póly a magnetickým rovníkem. Směrem k pólům se intenzita zvyšuje, směrem k rovníku snižuje. Pokud se tedy zvíře na severní polokouli ocitne v místě s vyšší intenzitou než doma, musí se vracet na jih. Úhel inklinace se liší zeměpisnou šířkou a zvířata schopná tyto změny vnímat mohou rozeznat, zda se nacházejí na severu nebo na jihu (Wiltschko & Wiltschko 1995; Wiltschko & Wiltschko 2005; Wiltschko & Wiltschko 2006; Lohmann et al. 2007).

Velmi spolehlivě jej využívají například migranti na dlouhé vzdálenosti, jako jsou mořské želvy (Lohmann & Lohmann 1994; Lohmann & Lohmann 1996; Lohmann et al. 2012; Obr. 8), nebo ptáci (Wiltschko & Wiltschko 2013). Systém magnetické mapy založené na informacích o inklinaci využívají obojživelníci, např. *Notophtalmus viridescens* (Fisher et al. 2001; Phillips et al. 2002a).



**Obr. 8:** Změny směru pohybu podle geografické polohy u mořských želv (Lohmann et al. 2007).

Obě magnetorecepční hypotézy se vzájemně nevylučují a receptory obou typů se mohou vyskytovat i u jednoho zvířete zároveň, ačkoliv primární magnetická informace poskytnutá každým mechanismem může být použita jinak (Winklhofer 2006). Dále se zdá, že zvířata, která nejsou vybavena určitým magnetickým smyslem, jsou spíše výjimkou nežli pravidlem (Phillips et al. 2010).



## **5. Magnetorecepce u savců (hlodavců)**

Navzdory výraznému badatelskému postupu v posledních letech zůstává důkaz o magnetorepci u savců nejasný. Magnetická orientace byla zatím prokázána pouze u čtyř druhů podzemních hlodavců (Burda et al. 1990; Kimchi & Terkel 2001; Oliveriusová et al. 2012), dvou zemních druhů hlodavců (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006) a tří druhů netopýrů (Wang et al. 2007; Holland et al. 2008; Holland et al. 2010). Dále byl u savců odhalen magnetický alignment – a to u skotu a jelenovitých (Begall et al. 2008; Burda et al. 2009) a také u lišek (Červený et al. 2011).

### **5.1. Dosavadní výzkum**

U hlodavců se pozornost nejvíce zaměřila na podzemní druhy, které jsou na rozdíl od nadzemních ochuzeny o spoustu vodítek, která nadzemní druhy běžně využívají (Moritz et al. 2007). Savci v podzemním prostředí tak mají potřebu vyvinout si speciální sensorické adaptace pro přežití (Kimchi & Terkel 2001). V monotónním tmavém prostředí magnetické pole Země poskytuje relativně konstantní a spolehlivý zdroj směrových a pravděpodobně také pozičních informací (Moritz et al. 2007). Primárním vodítkem pro orientaci podzemních savců je polarita magnetického pole, kompas je na světle nezávislý (Marhold et al. 1997; Thalau et al. 2006), založený na jednodoménovém magnetitu (Wegner et al. 2006). Ze studií na hlodavcích se ale dá usoudit, že u fylogeneticky a ekologicky výrazně odlišných druhů by mohly fungovat také odlišné mechanismy (Deutschlander et al. 2003; Oliveriusová et al. 2012).

Jedny z prvních prací zabývajících se magnetickým smyslem u hlodavců, provedené na myšici křovinné (*Apodemus sylvaticus*) (Mather & Baker 1981 ex Moritz et al. 2007) a křečku bělonohém (*Peromyscus leucopus*) (August et al. 1989), přinesly pouze nepřesvědčivé výsledky. Až Burda et al. (1990) jasně demonstroval u rypoše Anellova (*Cryptomys hottentotus*, po revizi *Fukomys anelli*, Bathyergidae) schopnost magnetického kompasu. Tato podzemní zvířata vytvářejí dlouhé tunely orientované převážně severo-jihním směrem (viz Burda et al. 1990). V testových podmínkách kruhové arény v přirozeném magnetickém poli (inklinace 66°, intenzita 46  $\mu\text{T}$ ) zvířata preferovala jihovýchodní sektor kruhové arény, na otočení horizontální složky magnetického pole pak reagovala přesunem pozice hnízda o odpovídající úhel (Burda et al. 1990).

Magnetické podněty pravděpodobně umožňují podzemním zvířatům orientovat se, když hloubí dlouhé tunely, opravují tunely poškozené, při obcházení překážek nebo při homingu po případných nadzemních aktivitách, jako je hledání partnera a potravy nebo disperze (Moritz et al. 2007). Podobně jako *Fukomys anselli* reaguje také slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*, Spalacidae), který byl testován v osmiramenném bludišti a preferoval jeho jižní sektor. Pokud byla polarita magnetického pole obrácena o 180°, slepci otočili pozici svých hnízd a zásobáren do severního sektoru (Kimchi & Terkel 2001). Pro zjištění, zda všichni podzemní hlodavci upřednostňují stejný směr pozice hnízda, byly v kruhové aréně testovány další dva druhy – rypoš obří (*Fukomys mechovii*) a rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*, Bathyergidae). Oba druhy preferovaly západní sektor kruhové arény a průkazně reagovaly na otočení magnetického severu (Oliveriusová et al. 2012).

Jelikož upřednostňovaný směr není pro podzemní hlodavce společný, vyvstává otázka, zda je tato preference vrozená, druhově nebo populačně specifická, či naučená (Oliveriusová et al. 2012). U *Fukomys damarensis* (Lovegrove et al. 1992) a u tukotuko talarského (*Ctenomys talarum*, Ctenomyidae) (Schleich a Antinuchi 2004) se dokonce nepotvrdila žádná směrová preference přirozených podzemních tunelů, což ale mohlo být způsobeno nesprávnou metodikou. Kromě toho, že pro vyhodnocení nepoužili kruhovou statistiku, tak pro stanovení směru byly hodnoceny tunely staré nebo nepoužívané, kde primární hlavní tunel už nebyl rozeznatelný. Tyto výsledky tak nevyloučily přítomnost magnetického kompasu u uvedených zvířat, a u tukotuko, kteří byli po odchycení testováni také v labyrintu, je možné, že se jen nespolehnou na magnetické podněty ve stresových situacích v novém prostředí (Moritz et al. 2007).

Směrová preference byla sice prokázána u striktně podzemních savců s omezeným viděním, ovšem u nadzemních jsou výsledky odlišné a ještě méně početné. Z nadzemních hlodavců byla magnetická orientace prokázána zatím pouze u dvou druhů, a to u křečka džungarského (*Phodopus sungorus*, Cricetidae) (Deutschlander et al. 2003) a laboratorního kmenu myši C57BL/6J (Muheim et al. 2006). Křečci navíc jako první projevíli bimodální směrovou preferenci v přirozeném poli (Deutschlander et al. 2003), v ostatní polích se u nich ale tato schopnost jeví jako naučená podle světelného gradientu v chovných boxech (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006). Navíc čím dál častěji je zmiňována možnost, že magnetický kompas u nadzemních hlodavců je podobnější inklinárnímu kompasu ptáků a obojživelníků než polaritnímu u rypošů a dalších „podzemníků“ (Phillips et al. 2010). Jsou sice fylogeneticky blíže rypošům, nicméně některé aspekty smyslové

ekologie a fyziologie (život na světle, funkční zrak...) jsou daleko podobnější ptákům a obojživelníkům, což může být předpokladem pro na světle závislý mechanismus (Deutschlander et al. 2003; Phillips et al. 2010).

## **5.2. Neurofyziologie magnetorecepce u hlodavců**

Přesné fungování magnetorecepce a konkrétní magnetoreceptory hlodavců jsou sice nejasné, ale z behaviorálních výzkumů Wegner et al. (2006) vyplývá, že u rypošů to mohou být na magnetitu založené struktury umístěné v oční rohovce. Po anestezii rohovky bylo rozmístění hnízd rypošů náhodné. U *Fukomys anselli* při pohybu v aréně v přirozeném a v silně manipulovaných magnetických polích bylo pomocí transkripčních faktorů zjištěno, že magnetická informace je spolu s multimodální senzoricou a motorickou informací zpracovávána magneto-responsivními neurony v colliculus superior, kde dominuje trigeminální inervace (Němec et al. 2001; Němec et al. 2005).

Magnetický kompas hlodavců by sice měl být na světle nezávislý (Marhold et al. 1997), ale dřívější elektrofyziologické studie také prokázaly přítomnost magnetoresponzivních jednotek v pineálním orgánu u morčete, laboratorního potkana a u pískomila mongolského (*Meriones unguiculatus*). U laboratorního potkana ovlivňuje magnetická stimulace produkci melatoninu. Zajímavé je, že tyto efekty se jeví být na světle a vidění závislé (viz Moritz et al. 2007).

Přitom Thalau et al. (2006) popřel, díky oscilujícímu radiofrekvenčnímu poli, generovanému v jiném než paralelním směru, o specifické frekvenci (0,1 – 10 MHz), ale slabé intenzitě (48 - 4800 nT), podobnost mezi ptačím a rypoším kompasem. Toto pole ruší interkonverzi mezi singletovými a tripletovými stavy radikálových párů, ale nemůže ovlivnit na magnetitu založené mechanismy. Rypoši po tomto zásahu nemění směrovou preferenci, ani při přidání intenzity větší než 1/10 celkového přirozeného magnetického pole. Oproti tomu studie Phillips et al. (2010) naznačují, že magnetický kompas křečka džungarského nebo laboratorní myši B57BL/6J by měl být tímto polem narušen a být tak podobnější ptačímu než rypošímu.

Výše uvedené poznatky ukazují možnost současné existence dvou odlišných mechanismů u různých druhů hlodavců - světlem indukovaného na fotoreceptorech založeného a na světle nezávislého na magnetitu založeného.

## **6. Cíl práce**

Z předchozí studie Oliveriusové a Sedláčka (unpubl. data) vyplývá, že norník rudý v testu za úvodního světla odpovídá na otočení magnetického pole o 90° změnou preference místa pro stavbu hnízda o daný úhel a také že je tato preference bimodální.

Norník rudý je nadzemní hlodavec, který si své hnízdo buduje spíše pod pařezy, v kořenech stromů a mezi kameny než přímo v zemi. Hrabe si nehluboké systémy chodeb. Je aktivní nejvíce za soumraku a v noci, ale, na rozdíl od zmíněného křečka džungarského, i během dne. Podobně jako křeček si vytváří zásoby. Vzhledem k nadzemnímu způsobu života a denní aktivitě by se dala očekávat podobná reakce na magnetické pole jako u obou dříve testovaných pozemních druhů hlodavců. Tedy že preference určitého směru magnetického pole se může projevovat slaběji, než u rypošů a slepců, popřípadě bude bimodální (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006).

Křečci džungarští a laboratorní myši byli testováni za počátečního světla. Jelikož tyto pokusy neumožňují rozlišení mezi na světle závislým a nezávislým typem kompasu, rozhodli jsme se v těchto pokusech, na rozdíl od předchozích, testovat za tmy. K fungování inklinálního kompasu je z podstaty věci potřebné světlo (Ritz et al. 2000), a jelikož to norníkům nebylo poskytnuto, mohlo by se projevit, na jakém principu jejich kompas funguje.

Testová otázka tedy zní: Orientuje se norník rudý v magnetickém poli, a jakým způsobem?

- Pokud je u norníka přítomen polaritní kompasový smysl nezávislý na světle, měl by na změnu směru horizontální složky magnetického pole reagovat změnou pozice hnízda. Na obrácení vertikální složky magnetického pole, při zachování polarity a intenzity přirozeného magnetického pole, by změnou pozice hnízda neměl reagovat (Marhold et al. 1997).
- Pokud spoléhá pouze na inklinální kompas závislý na světle, v pokusech za úplné tmy by teoreticky neměl prokázat žádnou směrovou preferenci ani v polích s otočenou horizontální složkou, ani při obrácené vertikální složce (Stapput et al. 2008).

- V případě využívání obou možných magnetorecepčních mechanismů by mohla být reakce podobná jako v případě červenky obecné (*Erithacus rubecula*), kdy ptáci za světla vykazovali normální migrační aktivitu spojenou s inklinacním kompasem, kdežto v podmínkách za tmy preferovali směr nespojený s migrační aktivitou a jeho preferenci udržovali i v souladu s otočenou horizontální složkou experimentálních magnetických polí, tzv. „fixed direction response“, který je založen na mechanismu magnetitových částic (Stapput et al. 2008).

Cílem diplomové práce bylo ověřit schopnost magnetické orientace u norníka rudého (*Myodes glareolus*, Arvicolidae), popř. charakterizovat typ jeho magnetické orientace.

## **7. Materiál a metodika**

Po dohodě se spolupracujícím pracovištěm na univerzitě v Essenu (SRN) o testování orientace hlodavců začala být věnována pozornost norníku rudému (*Myodes glareolus*, Arvicolidae), přičemž metodika byla povětšinou převzata z prací Burdy et al. 1990 a Muheim et al. 2006.

### **7.1. Materiál**

Areál rozšíření norníka rudého se rozkládá, s výjimkou větší části Pyrenejského poloostrova, Řecka, středomořských ostrovů a Islandu, po celé Evropě a Malé Asii a zasahuje až do střední Sibíře přibližně po Altaj a Bajkalské jezero. Plocha jeho domovského okrsku se pohybuje v rozmezí 0,1 – 0,7 ha. Je to omnivorní hlodavec, efektivně využívající sezónní změny v nabídce potravy – od rostlinné (stonků, plodů, semen) po živočišnou – především v podobě hmyzu.

Norníci byli odchyceni pomocí Chmelových živolovných pastí v lesním porostu cca 1 km západně od fakulty (N 48.97°; E 14.42°) v období květen – srpen 2011 a květen – červenec 2013. Po odchycení byli norníci převezeni do chovů Přírodovědecké fakulty (Na Sádkách 7, České Budějovice) a umístěni do chovných nádob typu T4 (VELAZ) orientovaných severo-j jižním směrem (osa 340° - 160°), s gradientem světla od severu (světelný režim L:D 12:12 hodin, pomocí zářivky).

Zvířata byla krmena potravou pro hlodavce (granulemi LD), dále mrkví a jablkem. Potrava a voda byly podávány *ad libitum*. Jako stelivo byly použity hobliny a jako materiál na stavbu hnízda bylo poskytnuto seno.

Zvířata byla testována minimálně tři měsíce po odchycení. Po otestování zvířat z období 2011 byli jedinci náhodně spárováni a jejich potomci (F1 – generace) narození v období leden – květen 2012 byli po dosažení dospělosti také podrobeni testu.

Při odchytu, chovu, manipulaci se zvířaty a v pokusu, byla dodržována pravidla pro etické zacházení se zvířaty. Projekt pokusů byl schválen odbornou komisí pro etické zacházení se zvířaty – povolení č. 7946/2010-30.

## **7.2. Metodika**

Pro ověření schopnosti magnetické orientace u norníka rudého jsme využili jeho spontánního chování uvnitř kruhové arény a jeho preferenci pro určitý směr představovaný pozicí hnízda nebo samotného spícího zvířete.

### **7.2.1 Aparatura**

K manipulaci s magnetickým polem byla při všech experimentech použita triaxiální dvojité vlnutá Merrittova cívka (1,8 x 1,8 x 1,8 m) generující homogenní magnetické pole (Kirschvink 1992). Umístěna byla v suterénu budovy Na Sádkách 7 v Českých Budějovicích a napájena byla dvěma elektrickými zdroji stejnosměrného napětí (Volcraft PSP 1405). Intenzita a směr magnetického pole byly kontrolovány pomocí teslametru Elimag F1, magnetometru Mag-OH1 (Bartington) a buzoly. Zdroje stejnosměrného napětí byly zapnuty a hodnoty nastaveny minimálně hodinu před započítáním experimentu kvůli ustálení podmínek uvnitř cívky.

Ve středu magnetické cívky byla umístěna kruhová aréna (průměr 80 cm, výška 40 cm) z neprůhledného plastu. V aréně měla zvířata k dispozici kousek mrkve (asi 2 x 2 cm) umístěný ve středu arény a rovnoměrně rozmístěné seno jako materiál na stavbu hnízda.

Po skončení každého pokusu byla aréna pečlivě vymyta běžným saponátem, vytřena vodou a následně i lihem kvůli důkladnému odstranění všech pachových stop.

Aréna byla snímána kamerou (Samsung SV III) s infračerveným zdrojem (NTF TIREX PIK 23) napojenou na počítač umístěný ve vedlejší místnosti. Pomocí programu ChateauRT4 byl pořizován záznam vždy prvních 5 minut z každé hodiny.

### 7.2.2 Průběh pokusu

Norníci byli do aparatury přenášeni jednotlivě v plastovém neprůhledném kelímku, kterým bylo za chůze manipulováno a otáčeno. Zvířata byla vkládána do kruhové arény ve tmě těsně před započítáním pokusu (zhruba v 18.57 hod). Kamera snímala pohyb jedince v kruhové aréně vždy od 19.00 do 7.05 hodin. Z těchto záznamů byla odečítána poloha spícího zvířete popřípadě poloha vybudovaného hnízda s přesností zaokrouhlenou na 5°. Jednotlivé testy probíhaly vždy celou noc, tudíž každé zvíře strávilo v kruhové aréně v daném poli vždy 12 hodin, což by mělo být dostatečné pro stavbu hnízda (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006; Oliveriusová pers. commun.). Nejdřív byla v sérii testována zvířata odchycená v roce 2011, poté jejich potomci, nakonec zvířata odchycená v roce 2013.

Nejprve byla zvířata testována v přirozeném poli ( $g_N = mN$ ) ke stanovení jejich přirozeného preferovaného směru. Poté byla otáčena horizontální složka magnetického pole o 90° ( $g_N = mE$ ), 180° ( $g_N = mS$ ) a 270° ( $g_N = mW$ ), kdy inklinace (+66°) a intenzita (47 000 nT) pole zůstala nezměněna. Pořadí těchto polí bylo voleno náhodně.

Nakonec byla všechna zvířata otestována v poli s obrácenou inklinací (-66°), kdy byla zachována polarita a intenzita magnetického pole.

Vyhodnocována byla ranní hnízda, nebo poloha spícího zvířete. Byla hodnocena pouze ta hnízda, nebo pozice zvířat, která byla blízko okraji arény (maximálně do 1/3 vzdálenosti od vnějšího okraje do středu arény) a záznamy, na kterých zvíře spalo alespoň 2,5 minuty.

### 7.2.3 Statistické zpracování

Výsledky byly hodnoceny ve statistickém programu Oriana 4.0 a ověřeny programem CirkStat, který zpracovává statistiku kruhových dat. K testování nulové hypotézy o uniformní distribuci zvířat během testů a pro stanovení směrové preference zvířat byla data hodnocena standardně používaným Rayleighovým testem, který na základě délky hlavního vektoru určuje preferenci daného směru.

Změna preference daného směru v jednotlivých polích pak byla srovnávána pomocí Watson's U2 testu.

Pro názornost jsou pak celková data z každého pokusu vynesena jak vzhledem k přirozenému severu (topografickému), tak v ohledu k danému magnetickému severu.

## **8. Výsledky**

Celkem bylo otestováno 30 zvířat, každé v pěti různých magnetických polích v období březen 2012 – listopad 2013, výsledkem čehož je dohromady 162,5 hodiny záznamu a sledování.

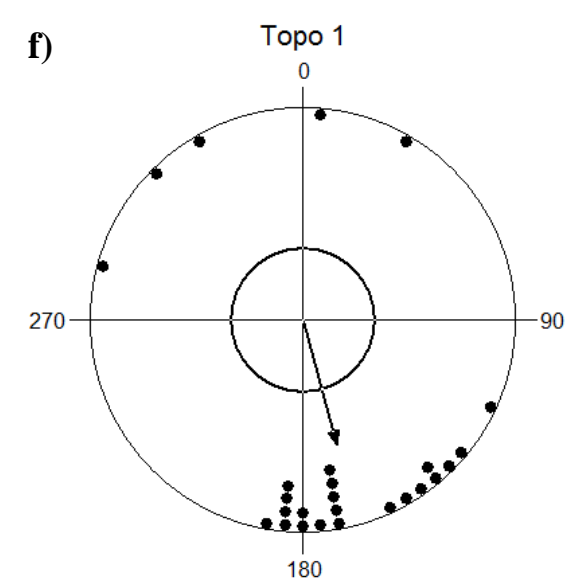
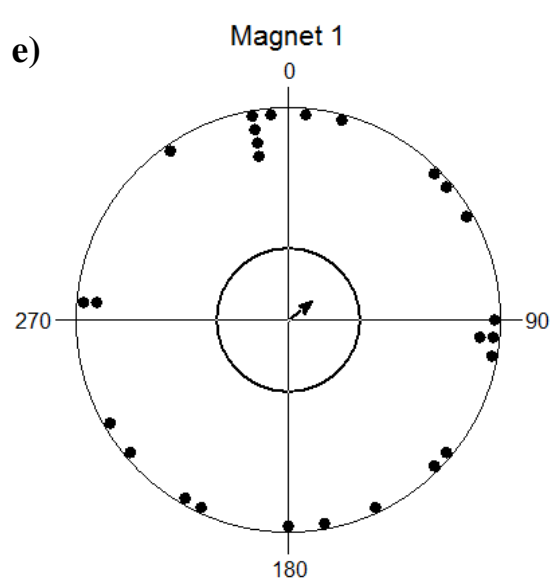
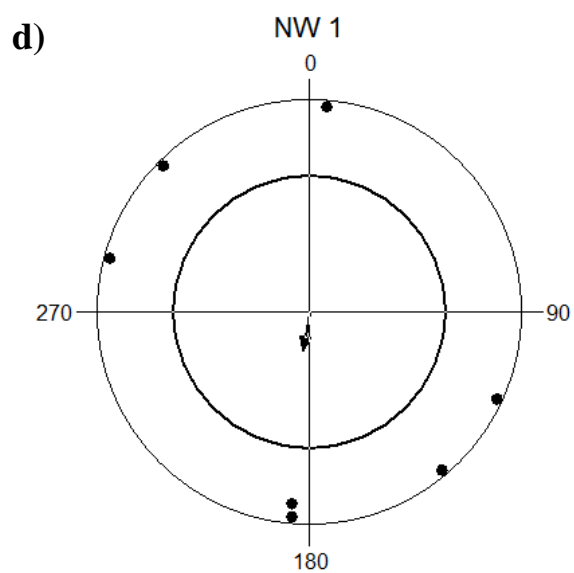
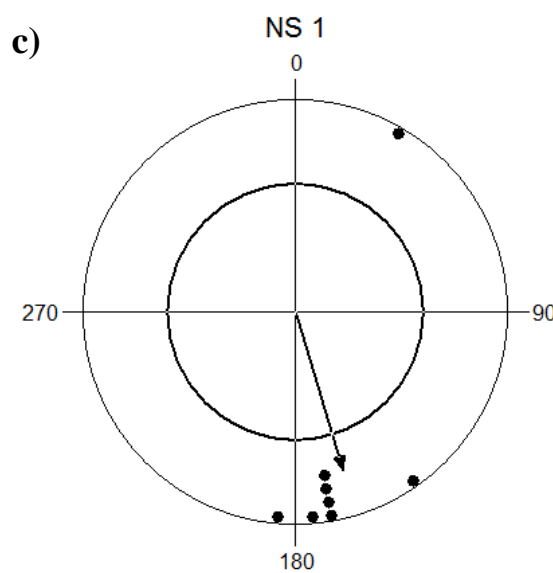
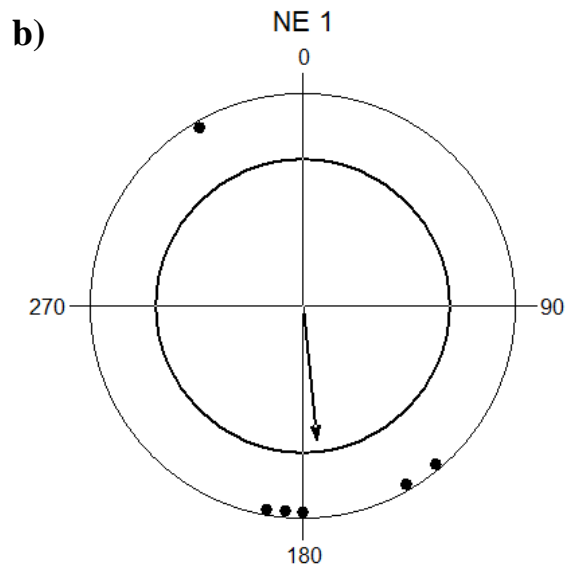
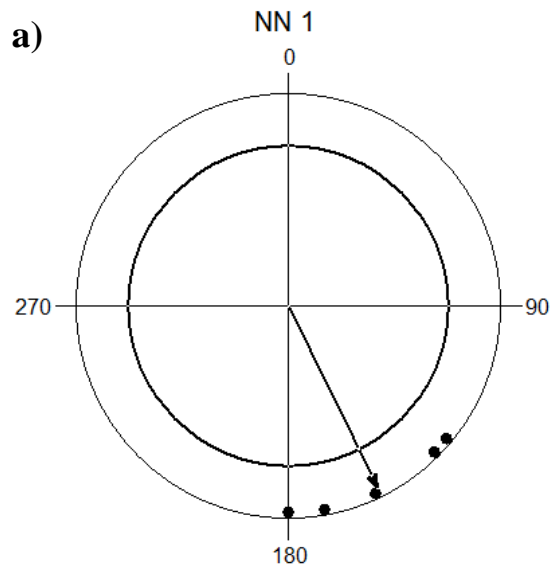
### **8.1. Testy zvířat - polarita**

#### **8.1.1 Série 1**

Testy probíhaly v období od března 2012 do července 2012, prověřeno při nich bylo celkem 10 jedinců (5 samců a 5 samic). Vyhodnocována byla pozice ranního hnízda, nebo spícího zvířete.

Zvířata v přirozeném poli ( $gN = mN$ ) a poli otočeném o  $180^\circ$  ( $gN = mS$ ; Obr. 9a, c) vykazovala přesvědčivou unimodální distribuci hnízd převážně v jižním nebo jihovýchodním sektoru kruhové arény bez ohledu na otočení magnetického severu. V poli otočeném o  $90^\circ$  ( $gN = mE$ ; Obr. 9b) byl Rayleigh test směrové preference těsně pod hranici průkaznosti ( $p > 0,05$ ) i když zvířata stále poukazovala na jižní až jihovýchodní sektor kruhové arény. V poli otočeném o  $270^\circ$  ( $gN = mW$ ; Obr. 9d) nebyla průkazná preference žádného směru magnetického pole (Tab. 1). Graf e) (viz Obr. 9) s magnetickým severem vneseným v  $0^\circ$  ze všech čtyř polí prokázal, že zvířata nereagují na změnu magnetického severu změnou pozice svých hnízd, a navíc topografický graf f) dokazuje, že ve všech čtyřech polích se zvířata zdržují ve stejném topografickém sektoru kruhové arény a nereagují na otočení magnetického severu změnou pozice svých hnízd. Watson's U2 test neukázal průkazný rozdíl mezi distribucí hnízd v jednotlivých polích. Jediná rozdílná pole byla  $gN = mS$  a  $gN = mW$  (Tab. 2).





**Obr. 9:** Pozice hnízd nebo samotného spícího jedince norníka rudého. a) v přirozeném poli (gN = mN); b) v poli otočeném o 90° (gN = mE); c) v poli otočeném o 180° (gN = mS); d) v poli otočeném o 270° (gN = mW); e) pozice hnízd ze všech testovaných polí vynesené vzhledem k severu experimentálního magnetického pole; f) topografická distribuce hnízd vynesená vzhledem k severu přirozeného magnetického pole. Každý bod představuje pozici zvířete, šipka směr a velikost hlavního vektoru, vnitřní kruh 5% hranici pravděpodobnosti. 0 je sever přirozeného magnetického pole, N poloha severu otočená pomocí cívky.

**Tab. 1:** Pozice a směrová preference zvířat ze série 1.

	$\mu$	r	Rayleigh test	N
<b>N = 0°</b>	155°	0,944	p = 0,004 Z = 4,454	5
<b>N = 90°</b>	175°	0,628	p = 0,090 Z = 2,364	6
<b>N = 180°</b>	165°	0,768	p = 0,005 Z = 4,720	8
<b>N = 270°</b>	190°	0,177	p = 0,815 Z = 0,219	7
<b>Magnetic North</b>	50°	0,139	p = 0,611 Z = 0,500	26
<b>Topographic North</b>	165°	0,601	p < 0,001 Z = 9,378	26

Pozice zvířat v jednotlivých polích: přirozené pole, pole otočené o 90°, 180° a 270°. Magnetic North představuje pozice všech zvířat z jednotlivých polí vynesené vzhledem k severu experimentálního pole v aréně, Topographic North představuje distribuci hnízd vzhledem k severu v přirozeném magnetickém poli.  $\mu$  - směr hlavního vektoru; r – délka hlavního vektoru; p – pravděpodobnost testu; Z – síla testu; N – počet určených hnízd

	$U_c$	p
<b>NN 1 &amp; NE 1</b>	0,073	> 0.5
<b>NN 1 &amp; NS 1</b>	0,046	> 0.5
<b>NN 1 &amp; NW1</b>	0,155	0.2 > p > 0.1
<b>NE 1 &amp; NS 1</b>	0,131	0.2 > p > 0.1
<b>NE 1 &amp; NW 1</b>	0,048	> 0.5
<b>NS 1 &amp; NW 1</b>	0,199	< 0.05

**Tab. 2:** Watson's U2 test. Vzájemné srovnání čtyř experimentálních polí série 1. U – síla testu; p – pravděpodobnost testu.

### 8.1.2 Série 2

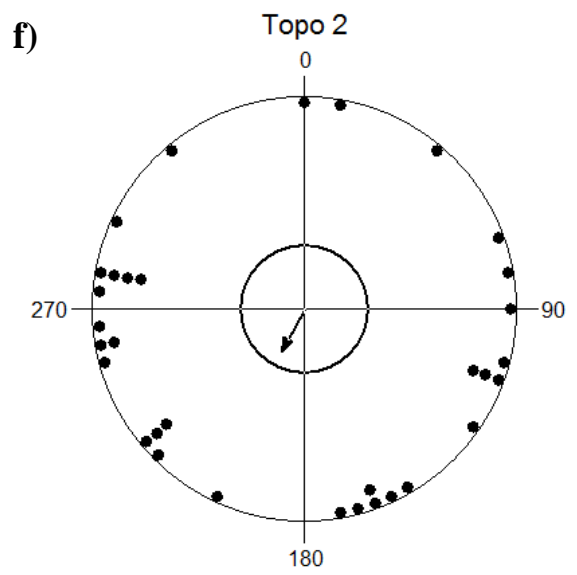
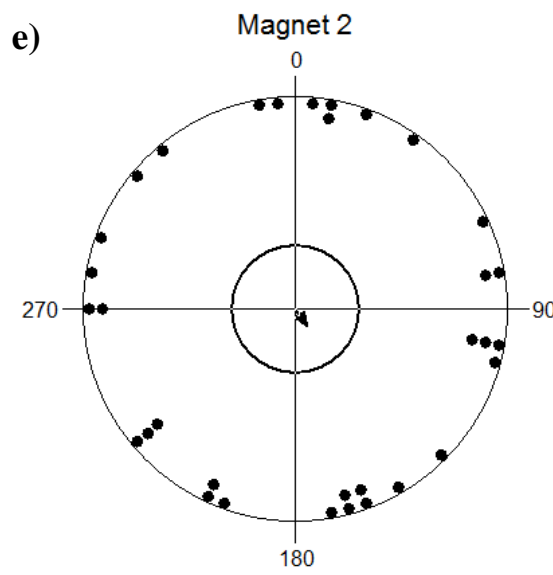
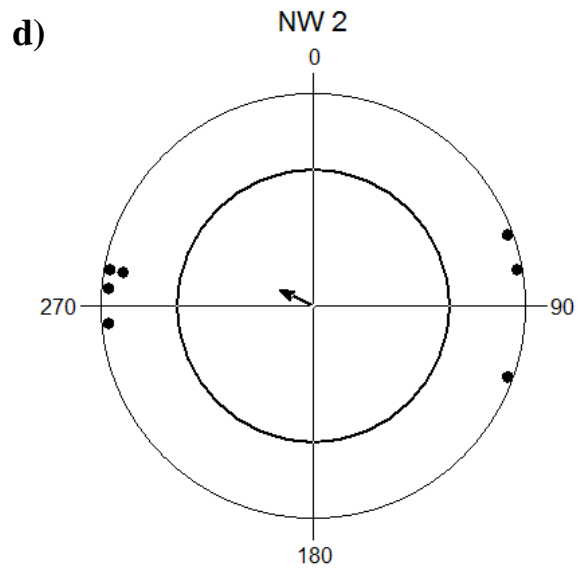
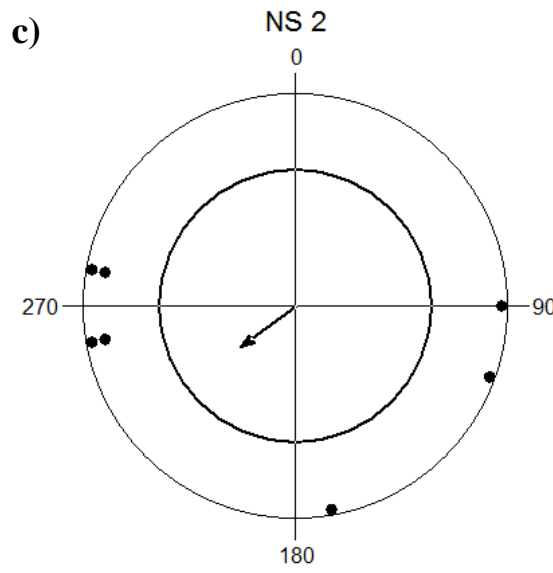
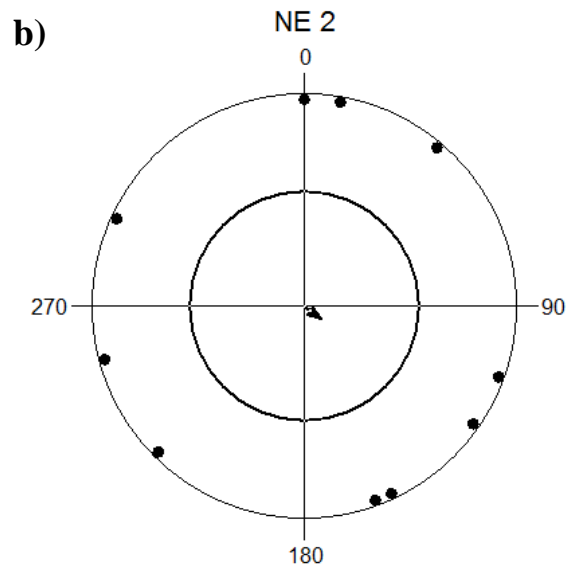
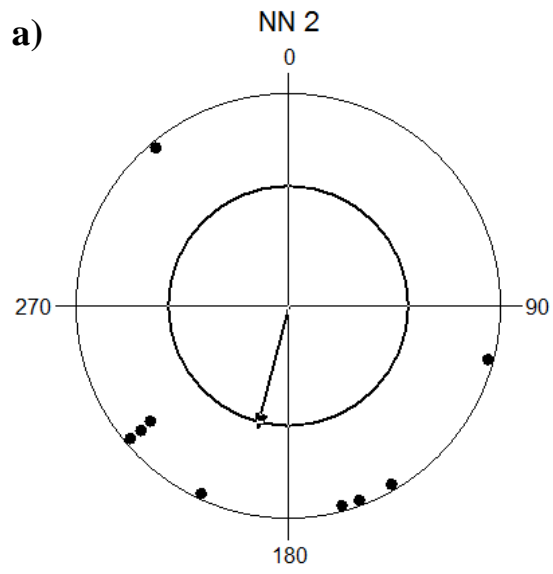
Testy probíhaly v období od listopadu 2012 do března 2013, prověřeno při nich bylo celkem 10 zvířat (7 samců a 3 samice) narozených v chovech v lednu 2012 až květnu 2012. Vyhodnocována byla pozice ranního hnízda, nebo spícího zvířete.

Zvířata narozená v chovech PřF prokázala unimodální směrovou preferenci pouze v přirozeném poli (gN = mN ; Obr. 10a) a to v jižním sektoru kruhové arény. V poli otočeném o 90° (gN = mE; Obr. 10b), 180° (gN = mS; Obr. 10c) a 270° (gN = mW; Obr. 10d) se unimodální preference neprojevila a to ani v souladu se změnou pozice magnetického severu, ani jako v případě zvířat v první sérii pokusů, kdy si zvířata udržela preferenci jižního sektoru bez ohledu na změnu magnetického pole (Tab. 3).

V případě pole otočeného o 270° se zvířata orientovala bimodálně a to v souladu s otočením severo-jihní osy (východo-západně; Rayleigh test:  $p < 0,001$ ;  $Z = 5,724$ ). Nad hranicí průkaznosti ale zvířata preferovala východo-západní osu i v poli orientovaném na jih (Rayleigh test:  $p = 0,037$ ;  $Z = 3,142$ ).

V celkovém grafu všech polí vneseném do magnetického severu (Obr. 10e) se neprojevila preference žádného sektoru kruhové arény. Graf (Obr. 10f) s topografickým vnesením pozic zvířat neprokázal vyhýbání se, nebo preferenci určitého sektoru.

Vzájemná pozice hnízd v jednotlivých polích se vesměs nelišila (kromě přirozeného pole a pole otočeného na západ; Tab. 4).



**Obr. 10:** Pozice hnízd, nebo samotného spícího jedince norníka rudého. a) v přirozeném poli (gN = mN); b) v poli otočeném o 90° (gN = mE); c) v poli otočeném o 180° (gN = mS); d) v poli otočeném o 270° (gN = mW); e) pozice hnízd ze všech testovaných polí vynesené vzhledem k severu experimentálního magnetického pole; f) topografická distribuce hnízd vynesená vzhledem k severu přirozeného magnetického pole. Každý bod představuje pozici zvířete, šipka směr a velikost hlavního vektoru, vnitřní kruh 5% hranici pravděpodobnosti Rayleighova testu. 0 je sever přirozeného magnetického pole, N poloha severu otočená pomocí cívky.

**Tab. 3:** Pozice a směrová preference zvířat ze série 2.

	$\mu$	$r$	Rayleigh test	N
<b>N = 0°</b>	195°	0,585	p = 0,041 Z = 3,076	9
<b>N = 90°</b>	125°	0,094	p = 0,919 Z = 0,089	10
<b>N = 180°</b>	235°	0,322	p = 0,500 Z = 0,728	7
<b>N = 270°</b>	295°	0,174	p = 0,821 Z = 0,211	7
<b>Magnetic North</b>	145°	0,089	p = 0,773 Z = 0,261	33
<b>Topographic North</b>	210°	0,222	p = 0,197 Z = 1,627	33

Pozice zvířat v jednotlivých polích: přirozené pole, pole otočené o 90°, 180° a 270°. Magnetic North představuje pozice všech zvířat z jednotlivých polí vynesené vzhledem k severu experimentálního pole v aréně, Topographic North představuje distribuci hnízd vzhledem k severu v přirozeném magnetickém poli.  $\mu$  - směr hlavního vektoru;  $r$  - délka hlavního vektoru;  $p$  - pravděpodobnost testu;  $Z$  - síla testu;  $N$  - počet určených hnízd

	$U_c$	$p$
<b>NN 2 &amp; NE 2</b>	0,122	0.2 > p > 0.1
<b>NN 2 &amp; NS 2</b>	0,17	0.1 > p > 0.05
<b>NN 2 &amp; NW2</b>	0,264	< 0.01
<b>NE 2 &amp; NS 2</b>	0,102	0.5 > p > 0.2
<b>NE 2 &amp; NW2</b>	0,112	0.5 > p > 0.2
<b>NS 2 &amp; NW 2</b>	0,086	0.5 > p > 0.2

**Tab. 4:** Watson's U2 test. Vzájemné srovnání čtyř experimentálních polí série 2.  $U$  - síla testu;  $p$  - pravděpodobnost testu.

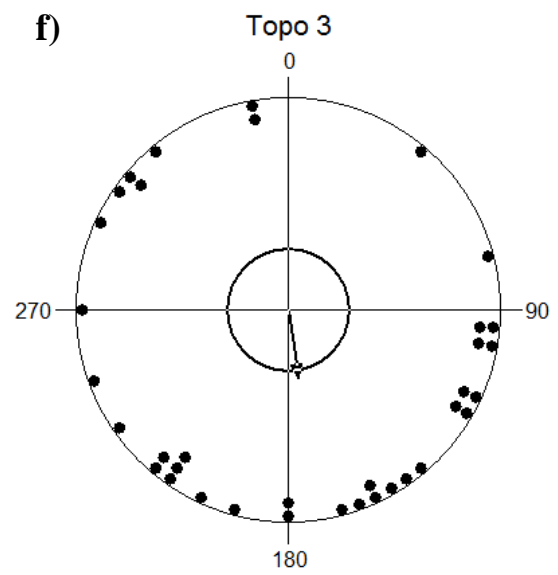
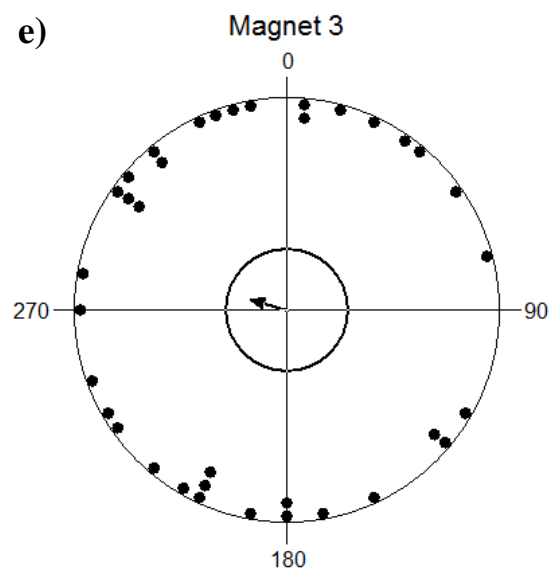
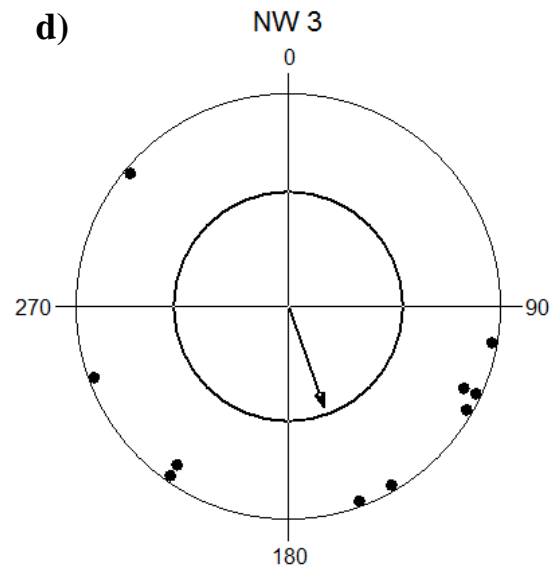
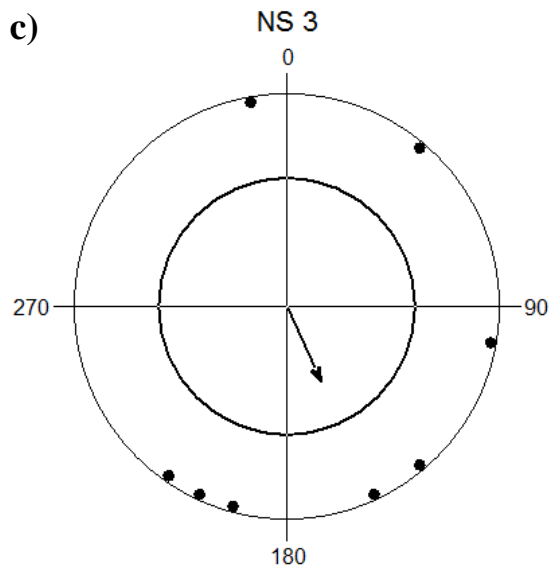
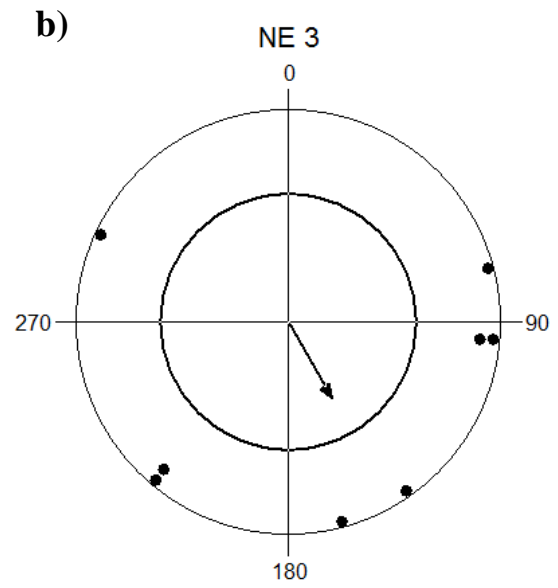
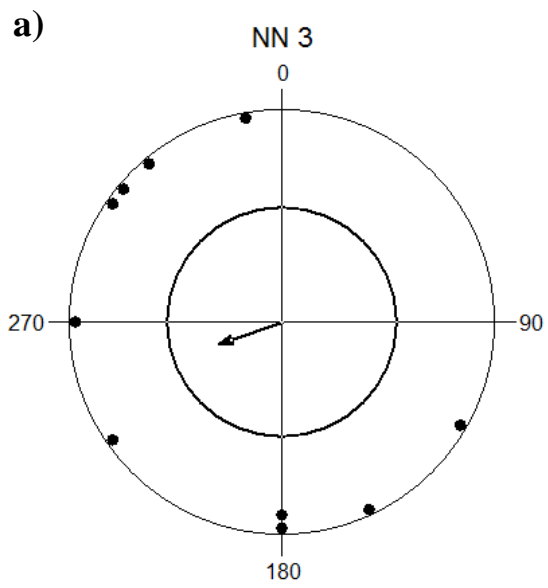
### 8.1.3 Série 3

Testy probíhaly v období od listopadu do prosince 2013, prověřeno při nich bylo celkem 10 zvířat (5 samců a 5 samic) odchycených v červenci až srpnu 2013. Vyhodnocována byla pozice ranního hnízda, nebo spícího zvířete.

U zvířat se v jednotlivých polích neprojevila žádná spontánní směrová preference pro polohu hnízda nebo při spánku. Ve většině případů ovšem směr hlavního vektoru směřuje opět do jižní poloviny kruhové arény (Obr. 11; Tab. 5).

Při celkovém topografickém vynesení zvířata opět preferují jižní sektor kruhové arény, tedy projevil se stejný, i když slabší, vliv nemagnetických podnětů jako v případě série 1. Celkový graf hnízd vnesených k magnetickému severu neprokázal preferenci zvířat k určitému směru v jednotlivých manipulovaných polích (Obr. 11e, f).

Distribuce pozic zvířat v jednotlivých polích se od sebe neliší, což neznačí žádnou změnu preferovaného směru v závislosti na otočení magnetického pole, viz Watson's U2 test (Tab. 6).



**Obr. 11:** Pozice hnízd nebo samotného spícího jedince norníka rudého. a) v přirozeném poli (gN = mN); b) v poli otočeném o 90° (gN = mE); c) v poli otočeném o 180° (gN = mS); d) v poli otočeném o 270° (gN = mW); e) pozice hnízd ze všech testovaných polí vynesené vzhledem k severu experimentálního magnetického pole; f) topografická distribuce hnízd vynesená vzhledem k severu přirozeného magnetického pole. Každý bod představuje pozici zvířete, šipka směr a velikost hlavního vektoru, vnitřní kruh 5% hranici pravděpodobnosti Rayleighova testu. 0 je sever přirozeného magnetického pole, N poloha severu otočená pomocí cívky.

**Tab. 5:** Pozice a směrová preference zvířat ze série 3.

	$\mu$	r	Rayleigh test	N
<b>N = 0°</b>	250°	0,310	p = 0,392 Z = 0,962	10
<b>N = 90°</b>	150°	0,404	p = 0,279 Z = 1,307	8
<b>N = 180°</b>	155°	0,382	p = 0,320 Z = 1,170	8
<b>N = 270°</b>	160°	0,495	p = 0,084 Z = 2,447	10
<b>Magnetic North</b>	285°	0,175	p = 0,336 Z = 1,098	36
<b>Topographic North</b>	170°	0,316	p = 0,026 Z = 3,599	36

Pozice zvířat v jednotlivých polích: přirozené pole, pole otočené o 90°, 180° a 270°. Magnetic North představuje pozice všech zvířat z jednotlivých polí vynesené vzhledem k severu experimentálního pole v aréně, Topographic North představuje distribuci hnízd vzhledem k severu v přirozeném magnetickém poli.  $\mu$  - směr hlavního vektoru; r – délka hlavního vektoru; p – pravděpodobnost testu; Z – síla testu; N – počet určených hnízd

	$U_c$	p
<b>NN 3 &amp; NE 3</b>	0,073	> 0.5
<b>NN 3 &amp; NS 3</b>	0,083	0.5 > p > 0.2
<b>NN 3 &amp; NW3</b>	0,061	> 0.5
<b>NE 3 &amp; NS 3</b>	0,066	> 0.5
<b>NE 3 &amp; NW3</b>	0,102	0.5 > p > 0.2
<b>NS 3 &amp; NW 3</b>	0,042	> 0.5

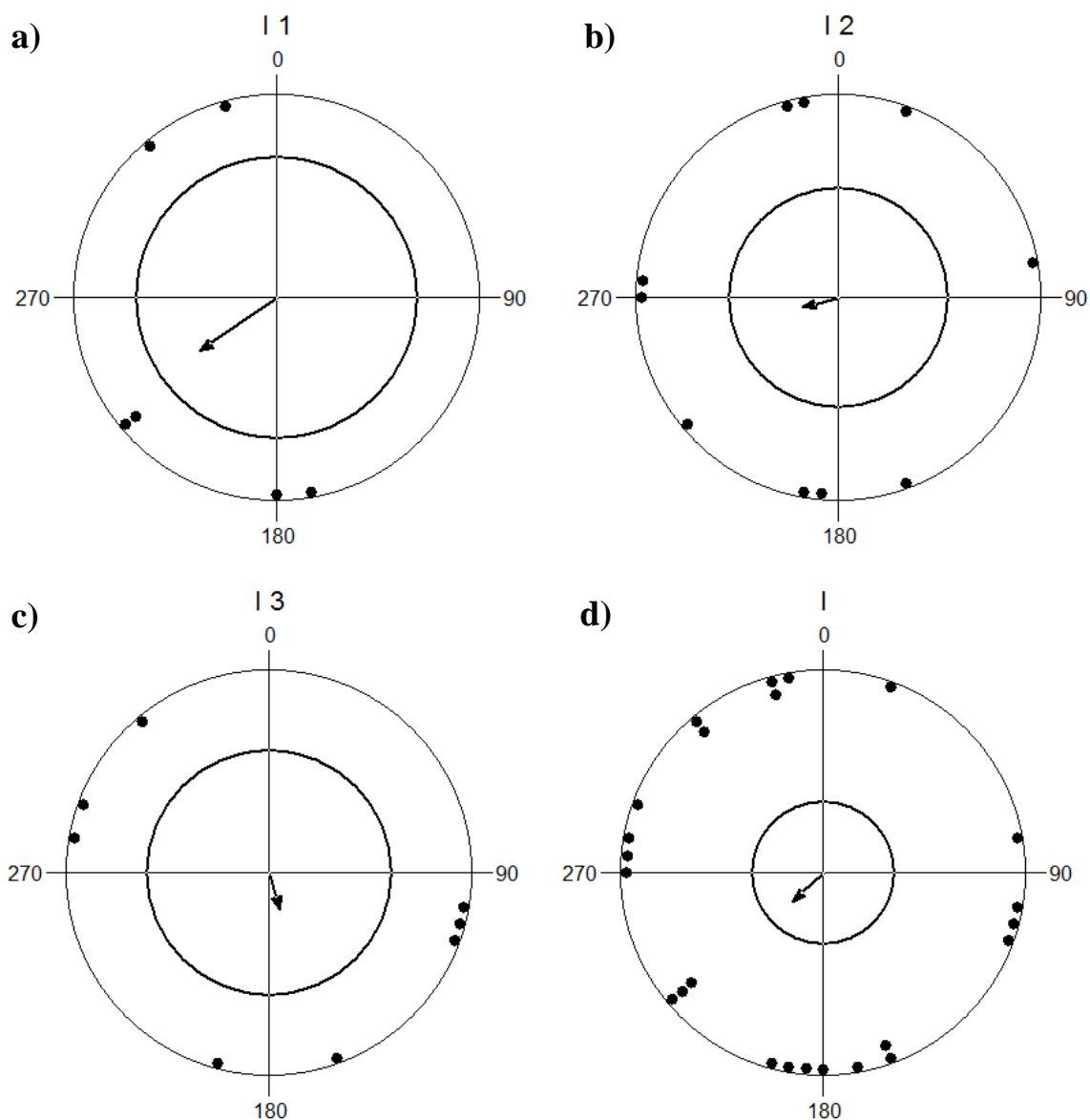
**Tab. 6:** Watson's U2 test. Vzájemné srovnání čtyř experimentálních polí série 3. U – síla testu; p – pravděpodobnost testu.



## 8.2. Inklinace

Testovaná zvířata byla také prověřena při obrácené inklinaci ( $-66^\circ$ ).

Při obrácené inklinaci zvířata nepreferují žádný směr spánku nebo umístění hnízda a jejich distribuce se blíží náhodné (Obr. 12). Rozmístění zvířat jednotlivých sérií se vzájemně neliší (Tab. 8).



**Obr. 12:** Pozice hnízd nebo samotného spícího jedince norníka rudého při obrácené inklinaci a) v sérii 1; b) sérii 2; c) v sérii 3; d) celkové vynesení inklinací všech sérií. Každý bod představuje pozici zvířete, šipka směr a velikost hlavního vektoru, vnitřní kruh 5% hranici pravděpodobnosti. 0 je sever přirozeného magnetického pole.

	$\mu$	$r$	Rayleigh test	N
<b>Inklinace 1</b>	235°	0,456	p = 0,300 Z = 1,246	6
<b>Inklinace 2</b>	255°	0,183	p = 0,725 Z = 0,336	10
<b>Inklinace 3</b>	165°	0,182	p = 0,778 Z = 0,265	8
<b>Celková inklinace</b>	225°	0,206	p = 0,365 Z = 1,020	24

**Tab. 7:** Pozice zvířat z jednotlivých experimentů při obrácené inklinaci.  $\mu$  - směr hlavního vektoru;  $r$  – délka hlavního vektoru;  $p$  – pravděpodobnost Rayleighova testu;  $Z$  – síla testu;  $N$  – počet zaznamenaných hnízd

	$U_c$	$p$
<b>I 1 &amp; I 2</b>	0,051	> 0.5
<b>I 1 &amp; I 3</b>	0,08	> 0.5
<b>I 2 &amp; I 3</b>	0,067	> 0.5

**Tab. 8:** Watson's U2 test. Vzájemné srovnání distribucí zvířat při obrácené inklinaci.  $U$  – síla testu;  $p$  – pravděpodobnost testu.

## **9. Diskuse**

Z dosavadních výzkumů vyplývá, že podzemní hlodavci nereagují na otočení vertikální složky magnetického pole, mají polaritní kompas. Polaritní kompas detekuje směr siločar magnetického pole (sever – jih) a obrácení nebo vynulování inklinace podzemní hlodavce nezmate (Marhold et al. 1997). Na druhou stranu např. ptáci reagují na otočení horizontální a také vertikální složky magnetického pole změnou směru letu. Změní se tak sklon inklinace (úhel mezi siločarami magnetického pole a povrchem Země), který jsou schopni svým inklinančním kompasem využít (viz Wiltschko et al. 2011).

U norníka rudého, jako hlodavce, je možné předpokládat, stejně jako u rypošů, existenci na světle nezávislého polaritního kompasu. Nicméně předchozí výzkumy a hypotézy prováděné na hlodavcích převážně epigeických naznačily větší podobnost k inklinančnímu kompasu ptáků (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006; Phillips et al. 2010).

### **9.1. Orientace norníka rudého**

Z pilotní studie na norníku rudém vyplývá, že norník rudý reaguje v testu za počátečního světla na otočení polaritní složky magnetického pole změnou pozice hnízda o odpovídající úhel, přičemž se zvířata orientovala bimodálně, podél severo-jihní osy. V dané práci byla zvířata testována pouze ve dvou polích – přirozeném a otočeném o 90° (gN = mE) (Oliveriusová & Sedláček, unpubl. data). V této předkládané studii, ale byla ve stejném pokusném zařízení stanovena směrová preference převážně jižního sektoru kruhové arény, a to bez ohledu na dané magnetické pole, což ukazuje spíše na orientaci prostřednictvím nemagnetických vodítek. Navíc i u jednotlivých testovaných skupin zvířat se reakce na pokusné podmínky lišila.

#### **9.1.1 Série 1**

V sérii 1 bylo testováno dohromady 10 jedinců norníka rudého, ovšem ne vždy byly získané údaje použitelné pro vyhodnocení. Zvířata byla velmi aktivní, často během celé doby testování, nestavěla hnízdo a byla málokdy zachycena při odpočinku, popř. odpočívala v blízkosti středu arény. Důvodem nízkého počtu zaznamenaných hnízd by mohlo být provádění testů v jarních měsících. Pohyb zvířat byl s největší pravděpodobností způsoben

jejich pohlavní aktivitou, jelikož se norník rudý rozmnožuje v období od března do září, které se krylo s probíhajícími pokusy.

Protože se většina zvířat orientovala jižním až jiho-východním směrem bez ohledu na otočení polarity magnetického pole, v dané testové sérii se zvířata zřejmě spoléhala na nemagnetické podněty přítomné v testové místnosti, které je mohly navigovat např. zpět do chovů (viz kap. Celkové hodnocení). Ve směru, kterým se většina zvířat v sérii orientovala, ležela místnost, ve které byla zvířata chována (Obr. 13).

Jediné experimentální magnetické pole v tomto pokusu vyšlo výrazně neprůkazné a to západní ( $g_N = mW$ ). Je možné, že manipulací s magnetickým polem dochází ke konfliktu mezi magnetickými a nemagnetickými podněty, jimiž je pak zvíře při své orientaci mateno a směrová preference se projeví slaběji nebo vůbec (Muheim et al. 2006).

Za úplné tmy byli v předchozích pracích testováni pouze podzemní hlodavci, u kterých se nepředpokládala potřeba světla k fungování magnetického kompasu. U ryposů nemá vliv přítomnost, nebo nepřítomnost světla na rysy magnetické orientace (Marhold et al. 1997). Z výsledků první série pokusů vyplývá, že norník rudý za tmy nereaguje na otočení horizontální složky magnetického pole (viz topografické a magnetické vynesení, Obr. 9e,f). K ověření této hypotézy jsme se rozhodli v pokusech za tmy pokračovat a otestovat větší vzorek zvířat.

### 9.1.2 Série 2

Ve druhé sérii pokusů probíhajících v zimě se podařilo získat větší počet dat, ovšem odchovaná zvířata preferovala jižní sektor kruhové arény pouze v přirozeném poli (Obr. 10a). Další průkazná směrová preference se projevila až v magnetickém poli otočeném na jih a západ a to bimodální podél východo-západní osy přirozeného magnetického pole.

Jelikož orientace zvířat v přirozeném poli odpovídá orientaci zvířat testovaných v sérii 1, můžeme usoudit, že zvířata se v tomto poli orientovala podle stejných vodítek, ať už magnetických nebo nemagnetických. Křečci džungarští se také nejprve orientovali v přirozeném magnetickém poli, nicméně tato preference v ostatních polích zmizela (Deutschlander et al. 2003). V souvislosti s manipulacemi magnetického pole pak mohl, u věkově mladších zvířat navíc nezkušených s orientací v přirozeném prostředí, nastat konflikt mezi magnetickými a nemagnetickými vodítky. Zvířata se mohla rozhodnout pro vodítka odlišná než v sérii 1, i když zřejmě také nemagnetická, jak napovídá jejich rozložení v jižním a západním poli. Z východní strany jsou zvířata do cívky vkládána,

na západní straně se nachází vstup do místnosti. V tomto případě mohlo mít význam také umístění zvířat v jiné chovné místnosti, blíže položené testové místnosti, kde zvířata mohla vnímat zvukové podněty přicházející z chodby (viz Obr. 13). Celkový preferovaný směr mláďat pak neodpovídal směrem rodičů ( $p_{\text{topo1, topo2}} < 0,05$ ).

### 9.1.3 Série 3

U deseti zvířat testovaných v podzimních měsících v sérii 3 se průkazně neprojevila preference žádného směru kruhové arény, ale ve většině polí byla přinejmenším naznačena preference jižního sektoru. Topografické vynesení všech polí opět prokázalo preferenci jižního sektoru kruhové arény bez ohledu na směr manipulovaného magnetického severu (Obr. 11).

Na rozdíl od předchozích pokusů se v této sérii zvířata neorientovala ani v přirozeném poli. Náznak západního směru by mohl predikovat ovlivnění umístěním vchodu do místnosti. V otočených polích si zvířata mohla vybírat podle jiných vodítek.

V tomto případě byla zvířata umístěna v nejbližší místnosti chovů, odkud nejsou patrné žádné zvuky z chodby, a při přenášení byla se zvířetem za pomalého otáčení kelímku uražena nejdelší trasa. Ani tak zvířata nedala přednost orientaci pomocí magnetického kompasu a opět zřejmě dala přednost jiným podnětům.

### 9.1.4 Inklinace

Změna inklinace magnetického pole byla zatím testována pouze na rypoších. Pokud by norníci nebyli citliví na změnu inklinace stejně jako podzemní hlodavci a měli by pouze polaritní kompas, na obrácení inklinace by neměli reagovat. Při změně horizontální složky magnetického pole by se měla změnit poloha jejich hnízd o odpovídající úhel. Změna orientace v závislosti na změně magnetického severu zůstala u rypošů průkazná v pokusech za tmy i za světla. Tím se potvrdila polaritní povaha jejich magnetického smyslu, který je nezávislý na světle, jelikož v tunelech, které si podzemní hlodavci budují, je naprostá tma a i oči těchto zvířat jsou značně redukovány (Marhold et al. 1997).

Jelikož se ale u norníků žádná směrová preference v závislosti na otočení polarity magnetického pole neprokázala, ani v pokusech s obrácenou inklinací zvířata nepreferovala žádný směr a jejich distribuce byla náhodná a to ve všech třech sériích pokusů, může to naznačovat potřebu světla k fungování magnetického na inklinaci spoléhajícího kompasu.

Při obrácené inklinaci se v této studii neprojevila ani preference jižního sektoru kruhové arény (Obr. 12). Tato odpověď by mohla značit velké zmatení zvířat už jen obrácením inklinace a neposkytnutím světla.

V předchozích experimentech (Oliveriusová a Sedláček, unpubl. data) bylo norníkům na začátku pokusu poskytnuto světlo. Stejně tak křečci džungarští a laboratorní myši byli testováni za úvodního světla (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006). Ve všech případech se pak projevila bimodální distribuce zvířat. Existence inklinčního magnetického kompasu by tak měla být u norníka rudého ověřena za světla, které fotochemická podstata vnímání inklinace vyžaduje (Ritz et al. 2000).

## **9.2. Celkové hodnocení**

Zemní hlodavci mají daleko širší možnosti ve způsobech orientace v prostředí, ve kterém žijí, než zvířata trvale žijící v podzemí, tudíž schopnost magnetické orientace u nich nemusí být tak silně vyjádřena. Navíc se spekuluje o magnetické orientaci a navigaci na dlouhé i krátké vzdálenosti jako o ancestrálním znaku, který mezi živočichy pouze přetrvává, takže každý druh ho může mít jinak zachovalý, a tedy reagovat specificky jinak, popř. nereagovat vůbec (Kirschvink et al. 2001, Kimchi a Terkel 2001). Právě důkaz, že i nadzemní hlodavci mají schopnost magnetické orientace, naznačuje, že tato schopnost je víc rozšířená, než se předpokládalo (Deutschlander et al. 2003).

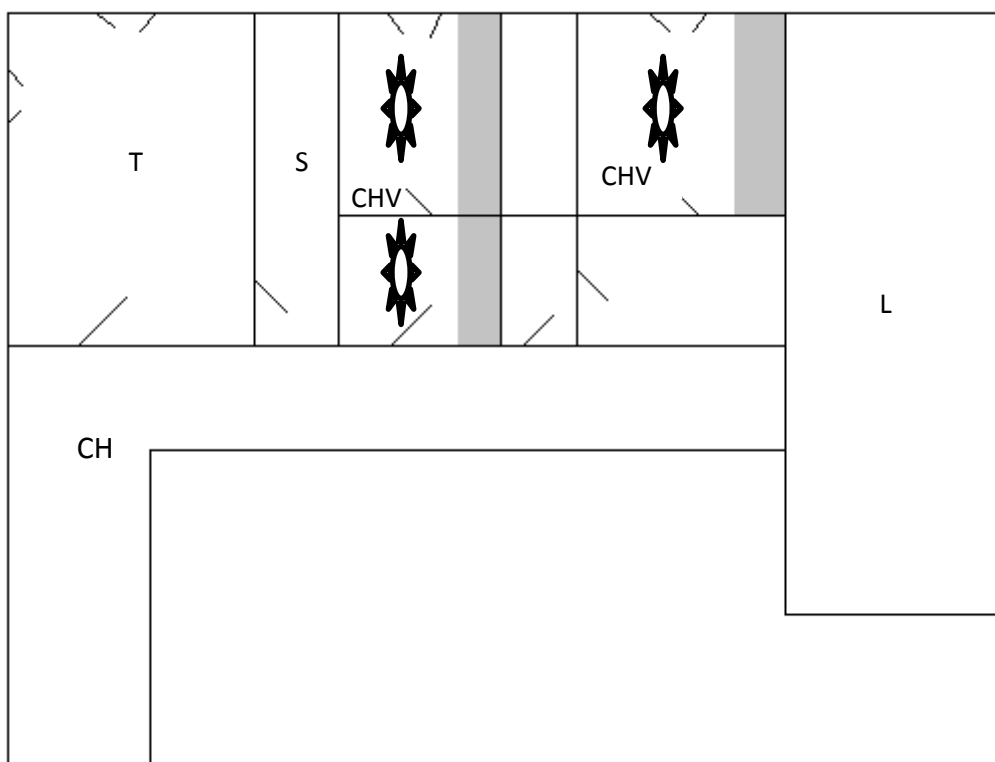
Z uvedených výsledků vyplývá, že zvířata se v testové aréně bez dostupnosti světla orientovala zřejmě podle nemagnetických vodítek, která jsou následně rozebrána:


### **9.2.1 Podmínky chovů**

Všechna zvířata byla ihned po odchycení umístěna v chovných nádobách do místností v sousedství testové místnosti. Zvířata z každé série byla chována v odlišné místnosti kvůli měnícím se místním podmínkám. U všech chovných beden všech zvířat byla ale udržována orientace delší strany bedny severo-j jižním směrem, kdy krmným segmentem byly bedny orientovány na severní stranu osvětlenou zářivkami na stropě. Mezi „severním“ a „jižním“ koncem bedny vznikala pouze nepatrný světelný gradient. Zvířata také poměrně často měnila umístění svého hnízda v chovné nádobě, zvláště pak po čištění nebo po manipulaci se zvířetem kvůli přenášení do experimentální místnosti.

Ve všech místnostech byla zatemněna okna, aby byla dodržována 12 hodinová světelná perioda. Stálým a nejvýraznějším zvukem ve všech chovných místnostech byl hukot ventilace. V případě místnosti 2, která stejně jako testová místnost sousedila s chodbou, mohla zvířata reagovat především na kroky, ať už pracovníků okolních nebo vlastní laboratoře. Během doby pokusů se ale v budově téměř nikdo nevyskytuje.

Samotná testová místnost je ale od chovů oddělena další místností využívanou cizí laboratoří jako sklad. Změny, které v období testů probíhaly v místnostech jiných laboratoří, jsme nebyli schopni zaznamenat. Vzájemná poloha místností je znázorněna na obr. 13.



**Obr. 13:** Vzájemná poloha chovných a testové místnosti. CH – chodba, T – testová místnost, S – sklad cizí laboratoře, CHV – chovy, L – cizí laboratoře,  - umístění zářivek.

### 9.2.2 Podmínky testové místnosti a kruhové arény

Jediným světlem byl ihned po vložení zvířete do arény slabý pohybující se světelný kužel z čelovky, který do 5 vteřin po vložení zmizel. Pachové stopy byly pečlivě odstraňovány po každém pokusu vymytím testové arény vodou se saponátem, čistou vodou a lihem.

Zvířata mohla být v pokusech ovlivněna zvuky vycházejícími z chodby na západní straně testové místnosti, případně z odpadních a vodovodních trubek, které jsou běžně v místnosti slyšitelné. V testové místnosti je takto přítomno více zvukových podnětů.

Ty se ale neshodují se zvuky slyšitelnými v místnosti chovů, kde převažuje hluk z ventilace. Proto navigace pomocí těchto zvukových vodítek je nepravděpodobná (Rossier et al. 2000). Jediná chovná místnost, ve které je možno zaslechnout zvuky z chodby, je místnost, kde byla umístěna mláďata testovaná v sérii 2. Křečci a myši byli převáženi k testování z budovy vzdálené několik kilometrů, čímž zamezili překryvu vodítek z chovů a testů (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006).

Podnětem v testové místnosti (Obr. 14) mohla být skutečnost, že zvířata jsou do aparatury vkládána vždy do středu arény, ale z východní strany a k odchodu z místnosti se musí obejít celá jižní polovina magnetické cívky. Vodítka tak mohly být kroky slyšitelné z jižní strany arény.



**Obr. 14:** Testová místnost s cívkou

Všechny testované druhy hlodavců si v experimentální aréně stavěly hnízdo. Některé i jen kolem hodiny od vložení (Deutschlander et al. 2003). My jsme museli ve většině případů nahradit hnízdo pozicí spícího zvířete, která ale nemusí být tak přesvědčivá. U jednotlivých autorů se liší také doba, po kterou nechávali zvíře v aparatuře. V pokusech Marholda et al. (2000) byli slepci (*Spalax ehrenbergi*) v testové aréně 4 hodiny, ale pro většinu z nich to byla nedostatečná doba, proto Kimchi & Terkel (2001) poskytli slepcům



dvoudenní testovací periodu a poté byly výsledky průkazné. Křečci džungarští (Deutschlander et al. 2003) i myši C57BL/6J (Muheim et al. 2006) byli testováni přes noc a před začátkem tmavé fáze jim byla poskytnuta tříhodinová doba k aklimatizaci.

Z posledních výzkumů a hypotéz, jak již bylo uvedeno, vyplývá, že kompas pozemních hlodavců může být podobnější ptačímu než rypošímu, a tedy založený na na světle závislých radikál-párových reakcích, které jsou zdrojem axiální informace o magnetickém poli. Tento mechanismus je ovlivnitelný slabým radiofrekvenčním vlněním v řádu MHz (Ritz et al. 2004).

Také magnetorecepční odpověď laboratorní myši C57BL/6 a křečka byla osově symetrická – nezávislá na polaritě, což je v souladu se zahrnutím radikál-párové reakce, která nedokáže rozlišit sever a jih podél magnetické osy (Phillips et al. 2013). Norníci se v prvotních experimentech také orientovali axiálně, což by nasvědčovalo radikálovému mechanismu (Oliveriusová & Sedláček, unpubl. data). Phillips et al. (2013) ve svých experimentech zdůrazňuje důležitost odstínění pokusných místností od radiofrekvenčního vlnění, které pak může být důvodem nejasnosti reakce. Senzitivita k nízkoprahovému radiofrekvenčnímu poli je diagnostickým znakem radikál-párového mechanismu. Důkaz, že magnetická kompasová orientace u křečků džungarských a myši může být narušena úrovněmi radiových frekvencí přítomných v laboratorních zařízeních, naznačuje, že prahy citlivosti zvířat mohou být velmi nízké (viz Phillips et al. 2013).

V experimentech s potkany v totální tmě v neodstíněné laboratoři Tryon et al. (2012) nenašli žádný důkaz o vlivu polarity magnetického pole na odpověď v „head direction“ buňkách potkana ani v buňkách spojených s allocentrickou prostorovou orientací. Také během spontánního chování nebo při pokusech vytrénovat zvířata ke směrovému magnetickému stimulu nebyl zaznamenán vliv polarity pole. Prostorové signály přenášené těmito buňkami jsou odpovědí na podněty při navigačním chování, jako jsou vnější podněty z prostředí a vnitřní signály z vlastního pohybu – tyto části skládají dohromady prostorový navigační systém. Pokud by buňky reagovaly na lokální magnetické pole podobně, jako reagují na jiná orientační vodítka, dalo by se předpokládat, že preferovaný směr buněk by se měl měnit podle směru a intenzity magnetického pole. Aktivita uvedených buněk byla účelně studována ve tmě, kvůli eliminaci možností, že by se potkani orientovali podle dostupných vizuálních vjemů, což ale na druhou stranu zase narušuje možnost využití na světle závislého orientačního mechanismu (Tryon et al. 2012).

### 9.2.3 Rozdílná směrová preference

To, že v některých polích není distribuce zvířat přesvědčivá, nebo že převládne znatelný rozptyl, se objevuje v experimentech s magnetickou orientací poměrně často. Např. křečci bez cíleného tréninku na světelný gradient vykazovali směrovou preferenci pouze v přirozeném poli (Deutschlander et al. 2003), hnízda *Fukomys anselli* v poli otočeném o 180° byla více rozptýlena než v přirozeném poli a poli otočeném o 120° (Burda et al. 1990).

Z pokusů na křečcích (Deutschlander et al. 2003) vyplývá, že podmínky, ve kterých jsou zvířata chována, se mohou odrazit v orientaci zvířat a je nelehké odstranit všechny nemagnetické podněty, které mohou ovlivnit projev magnetické orientace. Je proto obtížné získané výsledky jednoduše replikovat. I opakované testy na křečcích nepřinesly nejprve pozitivní výsledky (a to se jimi Madden a Phillips zabývali od roku 1987 ex Deutschlander et al. 2003). Směrová preference nalezená u křečků džungarských (*Phodopus sungorus*) a laboratorních myší se zdá být naučená podle silného světelného gradientu. Zvířata chovaná v zajetí a poté testovaná projevila směrovou preferenci k ose, ve které byly umístěny jejich chovné nádoby (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006).

I jiným pracovištím v pokusech se stejným druhem zvířete (*Spalax ehrenbergi*) vyšly rozdílné výsledky (Marhold et al. 2000; Kimchi & Terkel 2001), což bylo připisováno hlavně jinému typu testové arény a opakovaným pokusům s jednotlivými zvířaty (Kimchi & Terkel 2001; Moritz et al. 2007). Rozptyl hnízd v jednotlivých magnetických polích se v mnoha případech nepodařilo vysvětlit. Nejsilnější orientaci si zvířata držela v přirozeném poli (Deutschlander et al. 2003) nebo podél severo-jihní osy (Muheim et al. 2006). Ani u blízce příbuzných druhů *Fukomys anselli* (Burda et al. 1990) a *Fukomys mechovii* (Oliveriusová et al. 2012) nevyšla stejná směrová preference, proto i u podzemních hlodavců se schopnost magnetické orientace jeví jako naučená, nebo druhově či populačně specifická (viz Oliveriusová et al. 2012). Nestejně se orientovaly také skupiny danií pruhovaných (*Danio rerio*), ryb, které jsou modelovým druhem pro genetické analýzy. Vykazují bimodální magnetickou orientaci v magnetickém poli stejné intenzity jako přirozené, ale tato preference je skupinově specifická a může být i geneticky podmíněná (Takebe et al. 2012).

Na rozdíl od předchozí studie se nyní u norníka rudého neprojevila silná bimodální preference zvířat. Norníci v našich chovech byli také vystaveni slabému světelnému gradientu, jelikož severní strana chovných nádob byla osvětlena zářivkou, jižní stranou byly

boxy zasunuty ke zdi. Takto ale byly identicky umístěny všechny nádoby, neboť v předchozích pilotních pokusech Oliveriusové & Sedláčka (nepublikovaná data) bylo uspořádání chovných nádob při interpretaci výsledků podrobena kritickému rozkladu kvůli nestejnému rozmístění chovných boxů. Některá zvířata měla chovné boxy ve stojanech orientovány ke světlu ze severu, některá z jihu. Proto bylo konstatováno, že toto uspořádání chovných boxů mohlo být jednou z příčin bimodality orientace. Také oba výše zmíněné druhy pozemních hlodavců (křeček džungarský a myš C57BL/6J) byly pomocí světelného gradientu cíleně trénovány na určitý směr magnetického pole (Deutschlander et al. 2003; Muheim et al. 2006). V aktuálních pokusech se ale neprojevila souvislost světelného gradientu se změnou magnetického pole. Jednak byl gradient mezi oběma konci nádob velice slabý, navíc si zvířata stavěla hnízdo spíše v prostoru pod krmným segmentem (severní polovina) než v „neosvětlené“ části nádoby. Polohu hnízd v chovných nádobách také zvířata měnila mezi jednotlivými pokusy a v době mezi čištěním nádob.

## 10. Závěr

Z pokusů vyplývá, že pokud je norník rudý schopen se orientovat podle magnetického pole pouze za přítomnosti světla, ve tmě si hledá jakákoliv jiná orientační vodítka, která se pak projeví v jeho směrové preferenci.

Magnetické pole přichází ke slovu zejména tehdy, kdy na ostatní smysly přestává být spolehnutí – za tmy, při zatažené obloze, pod zemí. Jinak jsou využívána spíše jiná vodítka – poloha Slunce, hvězd, polarizované světlo, čichová, zraková, sluchové podněty (Vácha & Němec 2007).

- Magnetický smysl norníka rudého pravděpodobně není nezávislý na světle. Změna směrové preference se neprojevila v závislosti na otáčení horizontální složky magnetického pole.
- Náhodné rozmístění hnízd v pokusech s obrácenou inklinací by mohlo naznačovat potřebu světla k fungování magnetického kompasu u norníka rudého.
- Pokud je mechanismus orientace pozemních hlodavců podobnější ptačímu než rypošímu (viz Phillips et al. 2010) a zvířata by i za úplné tmy preferovala určitý směr, mohl by být projevem tzv. „fixed direction response“, kdy i za nepřítomnosti světla zvíře preferuje stále stejný směr, ale teprve za světla se může projevit pravá magnetická orientace. Tento směr by ale měl být také závislý na otočení horizontální složky magnetického pole (Stapput et al. 2008). V daných pokusech ale žádná změna směru zaznamenána nebyla, což ve výsledku nejvíce nasvědčuje vlivům jiných než magnetických vodítek přítomných v místnosti.

Návrhy na další pokračování výzkumu:

- Minimalizace nemagnetických vodítek
- Testy za definovaných světelných podmínek
- Do experimentů by měla vstupovat zvířata pouze jednou
- Odstínění cívky proti radiofrekvenčnímu poli
- Prostorově posunout cívku k lepší manipulaci ze všech stran
- Cílený trénink norníků na výrazný světelný gradient v chovné nádobě

- Chovnou a pokusnou místnost s cívkou prostorově výrazně oddělit
- Experimenty doprovodit novými metodickými postupy – např. testy pomocí Morrisova vodního labyrintu
- Předchozí trénink zvířat, který je přesvědčí, že magnetická vodítka jsou spolehlivější než ostatní – viz. Phillips 2013

Je třeba v této souvislosti zmínit, že v mnoha testech trvalo víc jak dvacet let odstranit všechny podmínky, které znesnadňují identifikaci magnetické orientace (viz Kimchi & Terkel 2001; Muheim et al. 2006).

## **11. Použitá literatura**

**August P.V., Ayvazian S.G., Anderson J.G.T. (1989)** Magnetic orientation in a small mammal, *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* 70: 1 – 9

**Begall S., Červený J., Neef J., Vojtěch O., Burda H. (2008)** Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *PNAS* 105: 13451 – 13455

**Blakemore R.P. (1975)** Magnetotactic bacteria. *Science* 19: 377 – 379

**Brassard J., Kirschvink J.L., Phillips J.B., Borland S.C. (1999)** Ferromagnetic material in the Eastern red-spotted newt *Notophtalmus viridescens*. *The Journal of Experimental Biology* 202: 3155 – 3160

**Burda H., Marhold S., Westenberger T., Wiltschko R., Wiltschko W. (1990)** Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Experientia* 46: 528 – 530

**Burda H., Begall S., Červený J., Neef J., Němec P. (2009)** Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants. *PNAS* 106: 5708 – 5713

**Červený J., Begall S., Koubek P., Nováková P., Burda H. (2011)** Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes. *Biological Letters* 7: 355 – 357

**Davila A.F., Fleissner G., Winklhofer M., Petersen N. (2003)** A new model for a magnetoreceptor in homing pigeons based on interacting clusters of superparamagnetic magnetite. *Physics and Chemistry of the Earth* 28: 647 – 652

**Deutschlander M.E., Borland S.C., Phillips J.B. (1999)** Extraocular magnetic compass in newts. *Nature* 400: 324 – 325

**Deutschlander M.E., Freake M.J., Borland S.C., Phillips J.B., Madden R.C., Anderson L.E., Wilson B.W. (2003)** Learned magnetic compass orientation by the Siberian hamster, *Phodopus sungorus*. *Animal Behaviour* 65: 779 – 786

**Diebel C.E., Proksch R., Green C.R., Neilson P., Walker M.M. (2000)** Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature* 406: 299 – 302

**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. *PNAS* 109: 12022 – 12027

**Falkenberg G., Fleissner Ge., Schuchardt K., Kuehbacher M., Thalau P., Mouritsen H., Heyers D., Wellenreuther G., Fleissner Gü. (2010)** Avian magnetoreception: Elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *PLoS ONE* 5: e9231

**Fisher 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 – 10

**Fleissner Ge., Holtkamp-Rötzler E., Hanzlik M., Winklhofer M., Fleissner Gü., Petersen N., Wiltschko W. (2003)** Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *The Journal of Comparative Neurology* 458: 350 – 360

**Hanzlik M., Heunemann C., Holtkamp-Rötzler E., Winklhofer M., Petersen N., Fleissner G. (2000)** Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *BioMetals* 13: 225 – 231

**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: e1676

**Holland R.A., Borisso I., Siemers B.M. (2010)** A nocturnal mammal, the greater mouse-eared bat, calibrates a magnetic compass by the sun. *PNAS* 107: 6941 - 6945

**Kimchi T. a Terkel J. (2001)** Magnetic compass orientation in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *The Journal of Experimental Biology* 204: 751 – 758

**Kirschvink J.L. a Gould J.L. (1981)** Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *BioSystems* 13: 181 – 201

**Kirschvink J.L. (1992)** Uniform magnetic fields and double-wrapped coil systems: Improved techniques for the design of bioelectromagnetics experiments. *Bioelectromagnetics* 13: 401 – 411

**Kirschvink J.L., Walker M.M., Diebel C.E. (2001)** Magnetite-based magnetoreception. *Current Opinion in Neurobiology* 11: 462 – 467

**Light P., Salmon M., Lohmann K.J. (1993)** Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: Evidence for an inclination compass. *Journal of Experimental Biology* 182: 1 – 10

**Lohmann, K. J. a Lohmann, C. M. F. (1994)** Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitude. *Journal of Experimental Biology* 194: 23 – 32

**Lohmann K.J., Lohmann C.M.F. (1996)** Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature* 380: 59 – 61

**Lohmann K.J., Lohmann C.M.F., Putman N.F. (2007)** Magnetic maps in animals: nature's GPS. *The Journal of Experimental Biology* 210: 3697 – 3705

**Lohmann K.J., Putman N.F., Lohmann C.M.F. (2012)** The magnetic map of hatchling loggerhead sea turtles. *Current Opinion in Neurobiology* 22: 336 – 342

**Lovegrove B.G., Körtner Gü., Körtner Ge. (1992)** The magnetic compass orientation of the burrows of the Damara mole-rat *Cryptomys damarensis* (Bathyergidae). *Journal of Zoology, London* 226: 631 – 633

**Marhold S., Wiltschko W., Burda H. (1997)** A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften* 84: 421 – 423



**Marhold S., Beiles A., Burda H., Nevo E. (2000)** Spontaneous directional preference in a subterranean rodent, the blind mole-rat, *Spalax ehrenbergi*. *Folia Zoologica* 49: 7 – 18

**Mann S., Sparks N.H.C., Walker M.M., Kirschvink J.L. (1988)** Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: Implications for magnetoreception. *Journal of Experimental Biology* 140: 35 – 49

**Moritz R.E., Burda H., Begall S., Němec P. (2007)** Magnetic compass: A useful tool underground. In *Subterranean Rodents: News from Underground* (Begall S., Burda H., Schleich C. E.), 161-174 Heidelberg: Springer-Verlag

**Muheim R., Edgar N.M., Sloan K.A., Phillips J.B. (2006)** Magnetic compass orientation in C57BL/6J mice. *Learning & Behavior* 34: 366 – 373

**Munro U., Munro J.A., Phillips J.B. (1997)** Evidence for a magnetite-based navigational „map“ in birds. *Naturwissenschaften* 84: 26 – 28

**Němec P., Altmann J., Marhold S., Burda H., Oelschläger H.H.A. (2001)** Neuroanatomy of magnetoreception: the superior colliculus involved in magnetic orientation in a mammal. *Science* 294: 366 – 368

**Němec P., Burda H., Oelschläger H.H.A. (2005)** Towards the neural basis of magnetoreception: a neuroanatomical approach. *Naturwissenschaften* 92: 151 – 157

**Němec P., Vácha M. (2007)** Mechanizmy magnetorecepce. *Vesmír* 86: 284 – 289

**Oliveriusová L., Němec P., Králová Z., Sedláček F. (2012)** Magnetic compass orientation in two strictly subterranean rodents: learned or species-specific innate directional preference? *The Journal of Experimental Biology* 215: 3649 – 3654

**Phillips J.B., Freake M.J., Fischer J.H., Borland S.C. (2002)a** Behavioral titration of a magnetic map coordinate. *Journal of Comparative Physiology A* 188: 157 – 160

**Phillips J.B., Borland S.C., Freake M.J., Brassart J., Kirschvink J.L. (2002)b** ‘Fixed-axis’ magnetic orientation by an amphibian: non shoreward-directed compass orientation, misdirected homing or positioning a magnetite-based map detector in a consistent alignment relative to the magnetic field? *The Journal of Experimental Biology* 205: 3903 – 3914

**Phillips J.B., Muheim R., Jorge P.E. (2010)** A behavioral perspective on the biophysics of the light-dependent magnetic compass: a link between directional and spatial perception? *The Journal of Experimental Biology* 213, 3247-3255

**Phillips J.B., Youmans P.W., Muheim R., Sloan K.A., Landler L., Painter M.S., Anderson C.R. (2013)** Rapid learning of magnetic compass direction by C57BL/6 mice in a 4-Armed ‘plus’ water maze. *PLoS ONE* 8: e73112

**Ritz T., Adem S., Schulten K. (2000)** A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal* 78: 707 – 718

**Ritz T., Thalau P., Phillips J.B., Wiltschko R., Wiltschko W. (2004)** Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature* 429: 177 – 180

**Rossier J., Haeberli C., Schenk F. (2000)** Auditory cues support place navigation in rats when associated with a visual cue. *Behavioural Brain Research* 117: 209 – 214

**Schleich C.E. a Antinuchi C.D. (2004)** Testing magnetic orientation in a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Ethology* 110: 485 – 495

**Stapput K., Thalau P., Wiltschko R., Wiltschko W. (2008)** Orientation of birds in total darkness. *Current Biology* 18: 602 – 606

**Takebe A., Furutani T., Wada T., Koinuma M., Kubo Y., Okano K., Okano T. (2012)** Zebrafish respond to the geomagnetic field by bimodal and group-dependent orientation. *Scientific Reports* 2: DOI: 10.1038/srep00727

**Thalau P., Ritz T., Stapput K., Wiltschko R., Wiltschko W (2005)** Magnetic compass orientation of migratory birds in the presence of a 1.315 MHz oscillating field. *Naturwissenschaften* 92: 86 – 90

**Thalau P., Ritz T., Burda H., Wegner R.E., Wiltschko R. (2006)** The magnetic compass mechanisms of birds and rodents are based on different physical principles. *Journal of the Royal Society Interface* 3: 583 – 587

**Tian L., Lin W., Zhang S., Pan Y. (2010)** Bat head contains soft magnetic particles: Evidence from magnetism. *Bioelectromagnetics* 31: 499 – 503

**Tryon V.L., Kim E.U., Zafar T.J., Unruh A.M., Staley S.R., Calton J.L. (2012)** Magnetic field polarity fails to influence the directional signal carried by the head direction cell network and the behavior of rats in a task requiring magnetic field orientation. *Behavioral Neuroscience* 126: 835 – 844

**Vácha M., Němec P. (2007)** Kompas a mapa. *Vesmír* 86: 224 – 228

**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: 371 – 376

**Wang Y., Pan Y., Parsons S., Walker M., Zhang S. (2007)** Bats respond to polarity of a magnetic field. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 2901 - 2905

**Wegner R.E., Begall S., Burda H. (2006)** Magnetic compass in the cornea: local anaesthesia impairs orientation in a Mammal. *The Journal of Experimental Biology* 209: 4747 – 4750

**Williams M.N. a Wild J.M. (2001)** Trigeminally innervated iron-containing structures in the beak of homing pigeons, and other birds. *Brain Research* 889: 243 – 246

**Wiltschko R. a Wiltschko W. (1995)** Magnetic orientation in animals. Springer-Verlag, 298 pp.

**Wiltschko R. a Wiltschko W. (2006)** Magnetoreception. *BioEssays* 28: 157 – 168

**Wiltschko R. a Wiltschko W. (2013)** The magnetite-based receptors in the beak of birds and their role in avian navigation. *Journal of Comparative Physiology A* 199: 89 – 98

**Wiltschko W. a Wiltschko R. (2005)** Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A* 191: 675 – 693

**Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R. (2006)** Bird navigation: what type of information does the magnetite-based receptor provide? *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2815 – 2820

**Wiltschko W., Wiltschko R. (2007)** Magnetoreception in birds: two receptors for two different tasks. *Journal of Ornithology* 148 (Suppl 1): S61 – S76

**Wiltschko W., Wiltschko R. (2011)** The mechanism of the avian magnetic compass. *Procedia Chemistry* 3: 276 – 284

**Winklhofer M. (2006)** Magnetite-based magnetoreception in higher organisms. In: *Magnetoreception and Magnetosomes in Bacteria. Microbiology Monographs* 3: 301 – 314

**Winklhofer M., Kirschvink J.L. (2010)** A quantitative assessment of torque-transducer models for magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface* 7: 273 – 289