

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

ZAKLJUČNA NALOGA
NAVIGACIJSKI MEHANIZMI VELIKIH
MORSKIH VRETENČARJEV

NEJC PRINČIČ

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

Zaključna naloga

Navigacijski mehanizmi velikih morskih vretenčarjev

(Navigational mechanisms of large marine vertebrates)

Ime in priimek: Nejc Prinčič
Študijski program: Biodiverziteta
Mentor: izr. prof. dr. Bojan Lazar
Somentor: asist. Matic Jančič

Koper, september 2020

Ključna dokumentacijska informacija

Ime in PRIIMEK: Nejc PRINČIČ

Naslov zaključne naloge: Navigacijski mehanizmi velikih morskih vretenčarjev

Kraj: Koper

Leto: 2020

Število listov: 45

Število slik: 14

Število tabel: 1

Število referenc: 95

Mentor:izr. prof. dr. Bojan Lazar

Somentor: asist. Matic Jančič

Ključne besede: Navigacija, navigacijski mehanizmi, orientacija, veliki morski vretenčarji, morski psi, morske želve, morski sesalci, morske ptice, magnetno polje, olfaktornost, navigacijski znaki

Izvleček:

Migracije so razvojni, letni ali sezonski premiki posameznih organizmov na daljše razdalje, ki jih sprožijo spremembe v produktivnosti ekološkega okolja ali klimatskih razmer in so del evolucijsko pogojenih strategij razvoja in razmnoževanja. So pomemben del življenjskih zgodovin predstavnikov velikih morskih vretenčarjev. Različni predstavniki velikih morskih vretenčarjev med migracijami za usmerjanje uporabljajo različne znake kot so nebesna telesa, geografski znaki in infrazvok, vendar sta magnetno polje in olfaktorni znaki ključna navigacijska mehanizma. Za zaznavanje teh znakov, so različne skupine organizmov kot rezultat konvergentne evolucije razvile podobne anatomsko-fiziološke rešitve v zgradbi in delovanju čutil. V nalogi sem s pomočjo analize literarnih virov prikazal primerjalni pregled evolucijsko selektivnih migracijskih vzorcev vedenja, migracijskih znakov ter zgradbo čutil, pomembnih za navigacijo v tridimenzionalnem morskem okolju. Iz predstavljenih raziskav je moč razbrati, da so skoraj vsi organizmi iz skupine velikih morskih vretenčarjev sposobni zaznavati vse predstavljene znake. Razlike med posameznimi skupinami se pojavljajo pri načinu zaznavanja magnetnega polja, zaznavanje drugih znakov pa poteka pri vseh skupinah enako. Organizmi med migracijo uporabljajo ter se zanašajo na tisti znak, ki je v danem trenutku in kraju najbolj dostopen, zanesljiv in uporaben.

Key document information

Name and SURNAME: Nejc PRINČIČ

Title of the final project paper: Navigational mechanisms of large marine vertebrates

Place: Koper

Year: 2020

Number of pages: 45

Number of figures: 14

Number of tables: 1

Number of references: 95

Mentor: Assoc. Prof. Bojan Lazar, PhD

Co-Mentor: Assist. Matic Jančič

Keywords: Navigation, navigational mechanisms, orientation, large marine vertebrates, sharks, sea turtles, marine mammals, sea birds, magnetic field, olfactory, navigational cues

Abstract:

Migrations are defined as developmental, yearly or seasonal movements of organisms on large distances, triggered by changes in productivity of ecological environment or climate changes. They are a part of evolutionary conditioned strategies of development and reproduction. Migrations are important part in life histories of large marine vertebrates. Different species of large marine vertebrates use different cues to navigate during migration, ranging from celestial cues, geographical cues and infrasound to magnetic field and olfactory being the key ones. In order to sense these cues, different species of organisms developed similar anatomically-physiological solutions in structure and function of senses as a consequence of convergent evolution. In this work I analysed literature and demonstrated comparison between different groups of large marine vertebrates in their behaviourism between migrations, use of navigational cues and structure of senses used in 3-dimensional marine environment. Results show, that most of the organisms in large marine vertebrates are capable of sensing all presented cues. Differences between individual groups derive from the way they sense magnetic field, meanwhile sensing all other cues is the same in all groups. During migration organisms use navigational cue that is most viable, reliable and usable in certain space and time.

ZAHVALA

Zahvalil bi se dr. Bojanu Lazarju za sprejem mentorstva in asistentu Maticu Jančiču za sprejem somentorstva. Zahvala jima gre za odlično usmerjanje pri pisanju zaključne naloge ter deljenju izkušenj in znanja.

Predvsem bi se rad zahvalil moji družini, mami Vesni, očetu Darku ter bratu Maticu. S svojo požrtvovalnostjo ter odrekanjem lastnim prioritetam za mojo dobrobit, so me navigirali po najboljši možni poti do novega mejnika v življenju.

Zahvalil bi se tudi vsem prijateljem, ki so kakorkoli doprinesli k mojemu uspehu.

Na koncu bi se zahvalil še mojemu roborovskemu hrčku (*Phodopus roborovskii*) Putinu, kajti roko na srce, če nimaš dovolj rad živali (ali rastlin), da bi jih omenil v zaključni nalogi, ne bi smel diplomirati na tej izobraževalni smeri.

Zahvalil bi se tudi evoluciji, ki je omogočila, da sem lahko doma pisal zaključno nalogo in da nisem bežal in se skrival pred plenilci, čeprav sem si med pisanjem le te mnogokrat zaželel slednjega.

Zahvalil bi se tudi mutaciji, ki je omogočila smisel za humor, s katerim je bilo vse skupaj lažje in za katero upam, da se je pojavila tudi pri vseh odgovornih osebah, ki bodo odločale o odobritvi te zaključne naloge.

KAZALO VSEBINE

1	UVOD.....	1
2	MIGRACIJE.....	3
2.1	Faze migracij.....	3
3	NAVIGACIJA IN NAVIGACIJSKI ZNAKI	5
3.1	Vrste navigacij	5
3.2	Navigacijski znaki.....	6
3.2.1	Magnetno polje Zemlje.....	6
3.2.2	Olfaktorni sistem	10
3.2.3	Ostali znaki	11
4	VEDENJSKI VZORCI IN NAVIGACIJSKI MEHANIZMI VELIKIH MORSKIH VRETENČARJEV	12
4.1	Morski psi	13
4.1.1	Navigacijski mehanizmi	13
4.2	Morske želve.....	16
4.2.1	Navigacijski mehanizmi	16
4.3	Morski sesalci	19
4.3.1	Navigacijski mehanizmi	20
4.4	Morske ptice	22
4.4.1	Navigacijski mehanizmi	22
5	ZAKLJUČEK	25
6	LITERATURA IN VIRI.....	27

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Pregled uporabe navigacijskih mehanizmov pri skupini velikih morskih vretenčarjev	12
--	----

KAZALO SLIK IN GRAFIKONOV

Slika 1 Migracijske poti morskih psov (rdeča), morskih želv (zelena), morskih ptic (vijola), tunov (modra) ter morskih sesalcev (črna in oranžna) v Tihem oceanu (Block in sod. 2011)	2
Slika 2 Faze migracij in navigacijski znaki, s katerimi se organizem usmerja (Mouritsen 2018).....	3
Slika 3 Hipotetična prava in vektorska navigacija na primeru nočne ptice pevke (Bingman in Cheng 2005)	6
Slika 4 Zemeljsko magnetno polje (Mouritsen 2014)	7
Slika 5 Lorenzinijeve ampule. A – shematski prikaz anatomske zgradbe (Jørgensen 2005); B – ventralni pogled na glavo in rostrum morskega psa (<i>Mustelus mustelus</i>) z izhodi lorenzinijevih kanalov (majhne temne pikice) (slika B. Lazar)	8
Slika 6 Analogija mehanizma radikalnega para (Hore 2011) - za razlago glej besedilo.....	10
Slika 7 Vestibularni sistem pri morskih psih. A-stranski polkrožni kanal; B-prednji polkrožni kanal; C-zadnji polkrožni kanal (Montgomery in Walker 2001).....	14
Slika 8 Širjenje kemičnih znakov v stratificiranem vodnem stolpcu (Klimley in sod. 2002)	14
Slika 9 Orientacija želvjih mladičev od izvalitve do prihoda na odprto morje (Lohmann 1996).....	16
Slika 10 Vizualna predstavitev krožnega gibanja in pospeškov, ki ga povzročijo valovi (Lohmann 1996) – za razlago glej besedilo.....	17
Slika 11 Smeri orientacije mladičev ob eksperimentalni rotaciji magnetnega polja. Vsaka pika predstavlja usmeritev posamezne želve v prostoru (Lohmann 1991)	18
Slika 12 Orientacija mladičev glavate karete (<i>Caretta caretta</i>) proti severno-atlantskemu toku, glede na njihov položaj. Vsak diagram predstavlja orientacijo želv glede na njihovo trenutno lokacijo. Vsaka pika znotraj diagrama prikazuje usmeritev posamezne želve, puščica prikazuje povprečno usmeritev želv, sivo območje pa interval distribucije usmerjenosti osebkov (Fuxjager in sod. 2011).....	19
Slika 13 Migracijske poti kitov grbavcev (<i>Megaptera novaeangliae</i>). Modre oznake predstavljajo migratorne vzorce, rdeče iskalne/prehranjevalne vzorce, sive pa neopredeljene vzorce (Andrews-Goff 2018)	20

Slika 14 Prikaz trivejnega živca (na sliki N. trigeminus) ter povezava oftalmičnega živca (na sliki R. ophtalmicus) z možgani (Mouritsen 2014)..... 23

SEZNAM KRATIC

DMS = dimetil sulfid

DMSP = dimetilsulfidpropionat

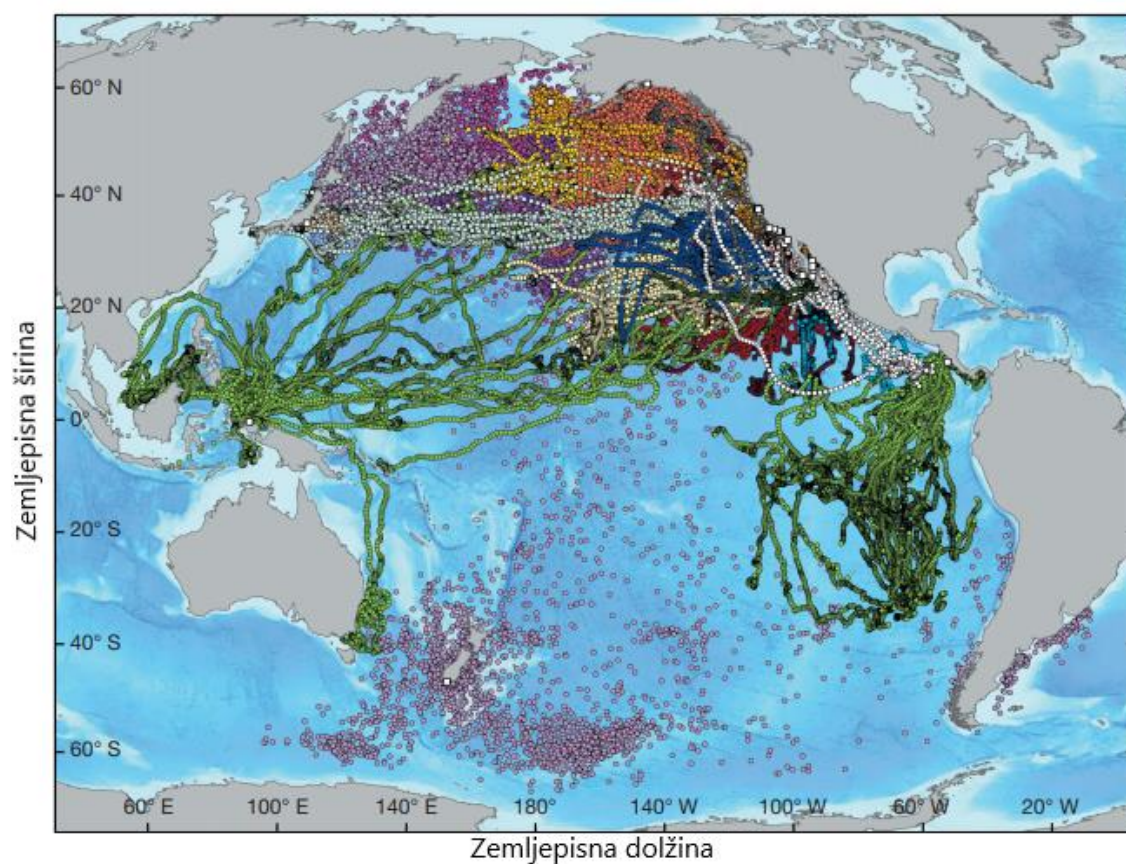
nT = nano-Tesla

1 UVOD

V skupino velikih morskih vretenčarjev vključujemo morske predstavnike petih evolucijsko ločenih taksonomskih razredov: žarkoplavutarice (*Actinopterygii*), hrustančnice (*Chondrichthyes*), ptice (*Aves*), plazilce (*Reptilia*) in sesalce (*Mammalia*). Predstavniki te skupine so planktivori, herbivori in plenilci najvišjih trofičnih nivojev. Imajo ključno vlogo v kompleksnih morskih prehranjevalnih spletih (Hammerschlag in sod. 2019), za katere je značilna krpasta razpršenost virov v prostoru ter dinamičnost in spremenljivost tako v časovnem kot tudi prostorskem merilu (Kaiser in sod. 2011).

Razvojni, prehranjevalni in razmnoževalni habitati v morjih in oceanih se tako pogosto nahajajo na velikih medsebojnih oddaljenostih in so časovno omejeni (Block in sod. 2011). Konvergentne evolucijske prilagoditve organizmov na takšno okolje so migratorno vedenje in mehanizmi navigacije, s pomočjo katerih se usmerjajo med premiki (Plotkin 2003). Primer evolucijskega razvoja razmnoževalnih migracij predstavljajo orjaške črepah (*Chelonia mydas*) na otoku Ascension (Lohmann in sod. 2013). Otok se je v geološki preteklosti nahajal v bližini Južne Amerike, z razmikanjem tektonskih plošč pa se je razdalja do celine počasi povečevala. Na otoku so razmere ugodne za gnezdenje orjaških črepah, ki so razvile potrebne mehanizme za vse daljše migracije. Za razliko od zelo natančne navigacije na majhen, dva tisoč kilometrov oddaljen oceanski otok pa so migracije živali na prehranjevalna območja ob obalah Južne Amerike bistveno manj usmerjene (Hays in sod. 2002).

Migracije so torej ključni element kompleksnih življenjskih zgodovin velikih morskih vretenčarjev (slika 1). Mnoge populacije predstavnikov te skupine se soočajo z velikim upadom abundance, nekatere pa so na robu izumrtja (McCauley in sod. 2015), zato je proučevanje migracij pomembno za razumevanje in ohranjanje teh vrst. Namen te naloge je torej predstaviti in opisati mehanizme navigacije velikih morskih vretenčarjev pri migracijah. Predstavil bom načine zaznave znakov, po katerih se orientirajo v prostoru, ter anatomsko-fiziološke strukture, ki zaznavanje omogočajo. Poleg tega bom opisal tudi vedenjske vzorce, ki so značilni za obdobje migracij. Glavni cilj naloge je primerjava uporabe mehanizmov navigacije med skupinami.



Slika 1 Migracijske poti morskih psov (rdeča), morskih želv (zelena), morskih ptic (vijola), tunov (modra) ter morskih sesalcev (črna in oranžna) v Tihem oceanu (Block in sod. 2011)

2 MIGRACIJE

Migracije so letni ali sezonski premiki posameznih organizmov na daljše razdalje, pogojene s spremembami v klimatskih in okoljskih razmerah ter dostopnosti hrane, z namenom razmnoževanja ter ontogenetskim razvojem organizmov (Lascelles in sod. 2014). So del evolucijske zgodovine organizmov in so se razvile večkrat neodvisno pri nesorodnih taksonih (Alerstam in sod. 2003). Dingle (2006) je dokumentiral številne podobnosti v vedenjskih vzorcih, fizioloških in morfoloških značilnostih ter življenjskih zgodovinah pri različnih taksonih kot prilagoditve na migracije. Naravna selekcija je torej favorizirala podobne anatomsko-fiziološke rešitve kot rezultat konvergentne evolucije za omogočanje migracij (Dingle 2006).

Da organizem lahko opravlja migracijo, mora izpolnjevati določene biološke kriterije (Berthold 2001):

- (1.) občutek za čas: kdaj začeti migracijo ter koliko časa bo moral potovati do svoje destinacije;
- (2.) fiziološke zahteve: prilagoditve za shranjevanje energije ter primeren metabolizem;
- (3.) vedenjski vzorci, s katerimi se prilagaja in odziva na spremenljive okoljske razmere v času migracije (vreme, vetrovi, tokovi), da lahko ohranja smer potovanja ter
- (4.) sposobnost zaznave orientacijskih in navigacijskih znakov.

2.1 Faze migracij

Vsaka migracija je sestavljena iz treh faz (slika 2). Organizmi med posamezno fazo uporabljajo kombinacijo različnih znakov, saj jim posamezen znak ne omogoča izvedbe natančne migracije na razdalji več tisoč kilometrov.



Slika 2 Faze migracij in navigacijski znaki, s katerimi se organizem usmerja (Mouritsen 2018)

Prva faza (ang. *Long distance phase*) poteka od začetka migracije do približno 100 km oddaljenosti od cilja (slika 2). Med to fazo se organizmi lahko orientirajo z magnetnim poljem, nebesnimi telesi ali pa drugimi razpoznavnimi znaki kot so večja gorovja, otoki in obale kontinentov. Znotraj te faze si vsaj v začetku organizmi ne morejo pomagati s čutom za vonj oziroma olfaktornostjo, saj je razdalja prevelika. Druga faza (ang. *A narrowing-in or homing phase*) se prične okoli 100 km pred ciljem (slika 2). Na tej razdalji so razlike v magnetnem polju majhne, ta način navigacije izkoriščajo organizmi z bolj občutljivimi receptorji, pa še to največ 10 do 50 km do cilja. Razpoznavni znaki, kot so vodni jarki, reke, hribi, gozdovi ali jezera ter kemijski znaki (olfaktornost) dobijo tukaj večji pomen. Morski organizmi si lahko poleg teh znakov pomagajo pri navigaciji tudi z globino, slanostjo ter zvočnimi znaki. Sledi tretja oziroma zadnja faza (ang. *Pinpointing-the-goal phase*), na oddaljenosti od cilja manj kot 10 km (slika 2). V tej fazi organizmi popolnoma opustijo navigacijo z magnetnim poljem ter se zanašajo predvsem na vizualne znake kot so specifična drevesa ali korale, kemijski znaki okolja, zvoki in valovi (Mouritsen 2018).

3 NAVIGACIJA IN NAVIGACIJSKI ZNAKI

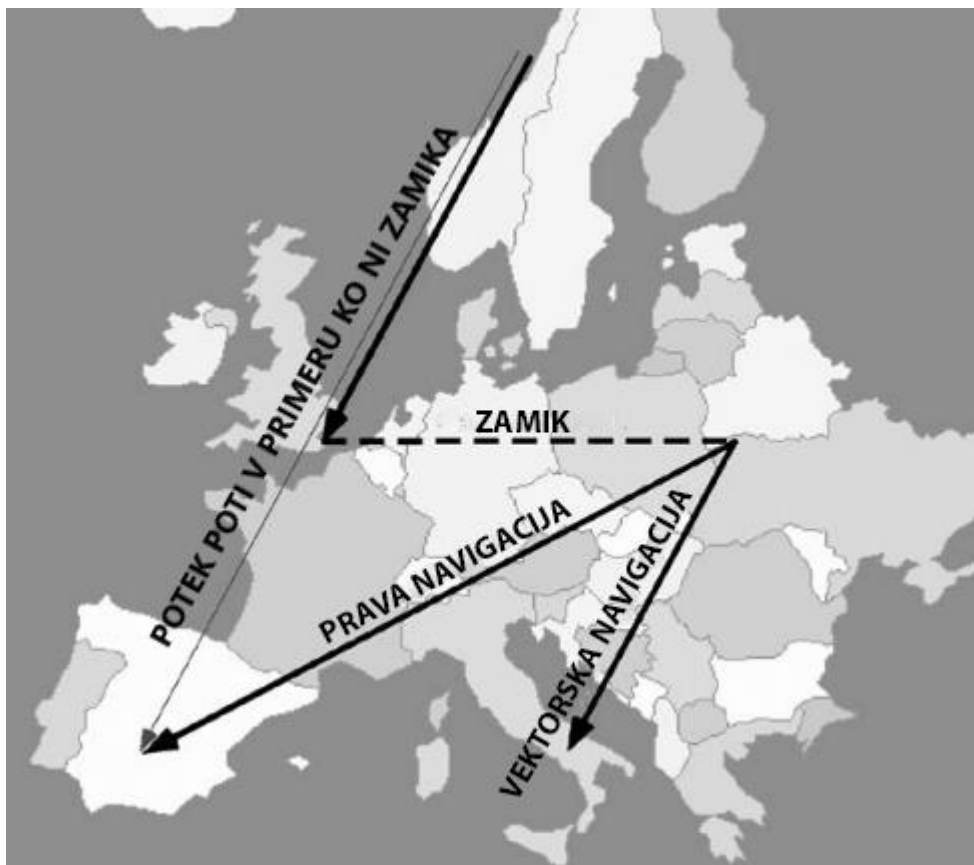
3.1 Vrste navigacij

Navigacija je ugotavljanje smeri in lege na zemeljskem površju ter usmerjanje proti cilju migracij. Poznamo več vrst navigacij, ki se razlikujejo med vrstami, taksoni in znotraj taksonov. Lahko jih razdelimo v tri skupine in sicer na 1) primarno in sekundarno, 2) pasivno in aktivno in 3) pravo in vektorsko navigacijo.

Primarna navigacija vključuje telesno držo in način gibanja živali. O njej govorimo, ko je organizem v domačem okolju. Pod sekundarno navigacijo uvrščamo odzive organizma na razne dražljaje, ki ga vodijo proti željeni destinaciji. Prisotna je med potjo proti cilju in jo lahko nadalje razdelimo kot orientacija na srednje-dolge ali dolge razdalje (Fraenkel in Gunn 1961).

Delitev navigacije na pasivno in aktivno se uporablja predvsem za morske pse in raže (*Elasmobranchii*) zaradi elektroreceptorjev, značilnih za to skupino. V času premikanja se vzdolž telesa morskega psa tvori električna napetost. Napetost povzroča gibanje skozi magnetno polje, njegova jakost pa je odvisna od smeri in hitrosti plavanja ter vektorjem magnetnega polja. V tem primeru gre za aktivno navigacijo, s katero naj bi si pomagali pri orientaciji med dolgimi migracijami. Poleg aktivne poznamo tudi pasivno navigacijo. Pri tej morski pes meri električno napetost, ki je posledica električnih dražljajev okolja. Ti dražljaji so lahko biotskega (el. napetost, ki jo ustvarjajo mišice drugih organizmov) ali abiotskega nastanka (el. napetost, ki jo ustvari npr. lomljenje valov). Ta tip navigacije uporabljajo morski psi za plenjenje, zelo redko pa tudi za orientiranje med migracijami (Kalmijn 1984).

V primeru organizmov, ki opravljajo dolge, globalne migracije, je navigacija lahko prava ali pa vektorska. Pri pravi navigaciji so osebk, po tem, ko smo jih premaknili iz njihove običajne migracijske poti v njim neznanu okolje, sposobni ponovno določiti svoj položaj ter se uspešno orientirati tako, da kljub zamiku dosežejo cilj (slika 3). Nasprotno pa pri vektorski navigaciji organizmi po zamiku še vedno nadaljujejo potovanje v isti smeri, kot če bi bili na svoji običajni migracijski poti in posledično cilja ne dosežejo (Bingman in Cheng 2005). Razlikujemo dve obliki prave navigacije: navigacija na podlagi gradientov (ang. *grid-based*) organizmom omogoča pravo navigacijo na podlagi kemičnih in fizičnih gradientov v okolju, kartografska navigacija (ang. *map-based*) pa temelji na uporabi vizualnih znakov v okolju (Papi 1992).



Slika 3 Hipotetična prava in vektorska navigacija na primeru nočne ptice pevke (Bingman in Cheng 2005)

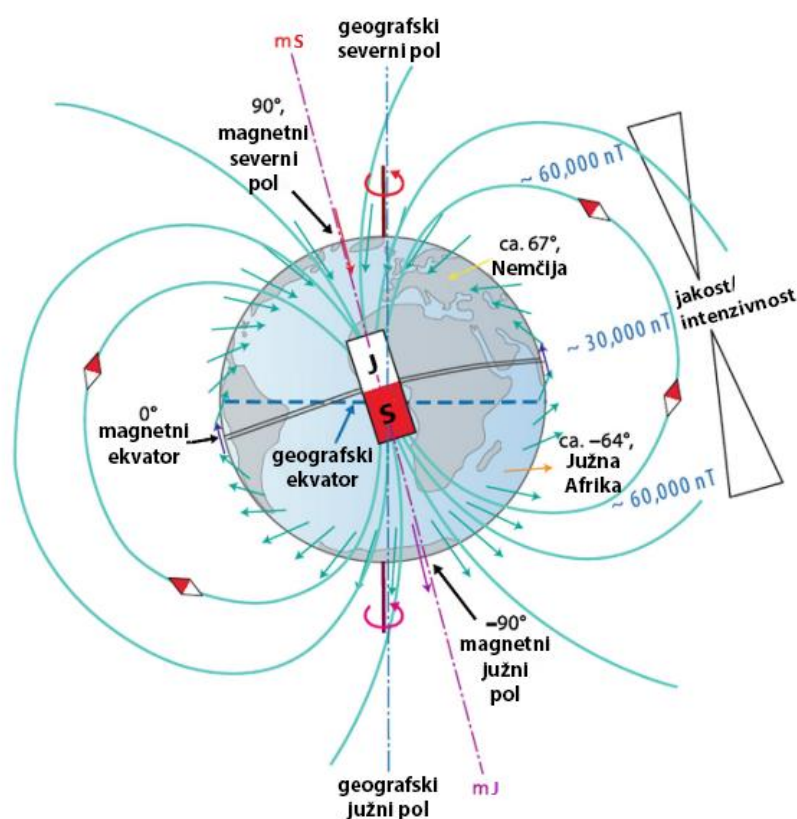
3.2 Navigacijski znaki

Navigacijski in orientacijski znaki se pri kopenskih in vodnih vrstah razlikujejo. Te razlike so prisotne zaradi (1) dostopnosti znakov ter (2) fizioloških prilagoditev organizmov. Znaki, ki jih organizmi uporabljajo za navigacijo, so magnetno polje (naklon in intenzivnost), nebesna telesa (sonce, zvezde in luna), kemični znaki oziroma vonji (olfaktorni znaki), zvoki, razpoznavni znaki okolja, slanost, globina, jakost in smer tokov/vetrov ter polazirana svetloba. Kljub možni uporabi različnih navigacijskih znakov, si v primeru dolgih migracij različne skupine velikih morskih vretenčarjev pomagajo predvsem z magnetnim poljem Zemlje ter s kemični olfaktornimi znaki.

3.2.1 Magnetno polje Zemlje

Zemlja proizvaja svoje magnetno polje. Tvori ga elektromagnetno valovanje, ki nastaja zaradi gibanja tekočega zunanjskega dela jedra. Magnetno polje ima svoje lastne pole ter ekvator. Magnetni poli so obratni ter malo zamaknjeni od geografskih polov. Magnetni južni pol je tako na geografskem severnem polu, magnetni severni pol pa na geografskem južnem polu (slika 4). Magnetno polje zaznamujejo magnetne silnice, ki potekajo od magnetnega severnega pola proti magnetnemu južnemu polu. Silnice imajo svoj naklon, ki

je vrednost kota, pod katerim sekajo površje Zemlje, in intenziteto. Naklon magnetnih silnic na magnetnih polih znaša 90° , saj padejo silnice na površje pod pravim kotom, medtem, ko so na magnetnem ekvatorju vzporedne, zato znaša tam naklon 0° . Intenziteta magnetnega polja na polih znaša 60,000 nano-Tesla (nT), na ekvatorju pa 30,000 nT. Kombinacija naklona (smeri) in jakosti (intenzitete) magnetnih silnic ustvarja magnetne vzorce (mrežo oz. polje) z značilnimi vrednostmi za vsako posamezno lokacijo na Zemlji. To živalim omogoča orientacijo na magnetni karti Zemlje ter navigacijo pri migracijah. Organizmi, ki se zanašajo na orientacijo z magnetnim poljem, potrebujejo zelo občutljive receptorje, saj so v okolju prisotna še dnevna nihanja od 30 do 100 nT, ter nihanja zaradi magnetnih neviht do 1000 nT, ki jih povzročijo Sonce (Mouritsen 2014).



Slika 4 Zemeljsko magnetno polje (Mouritsen 2014)

Poleg tega so v okolju prisotne tudi anomalije magnetnega polja, tako imenovane *maksime* in *minime*, ki ustvarjajo specifično regionalno ali lokalno magnetno topografijo. Ustvarjajo jo magnetni minerali, oksidi železa ali titana v zunanjem delu zemljine skorje, ki s svojo namagnetnostjo popačijo magnetno polje ter ustvarijo vzorce, po katerih se organizmi tudi lahko orientirajo (Klimley in sod. 2002).

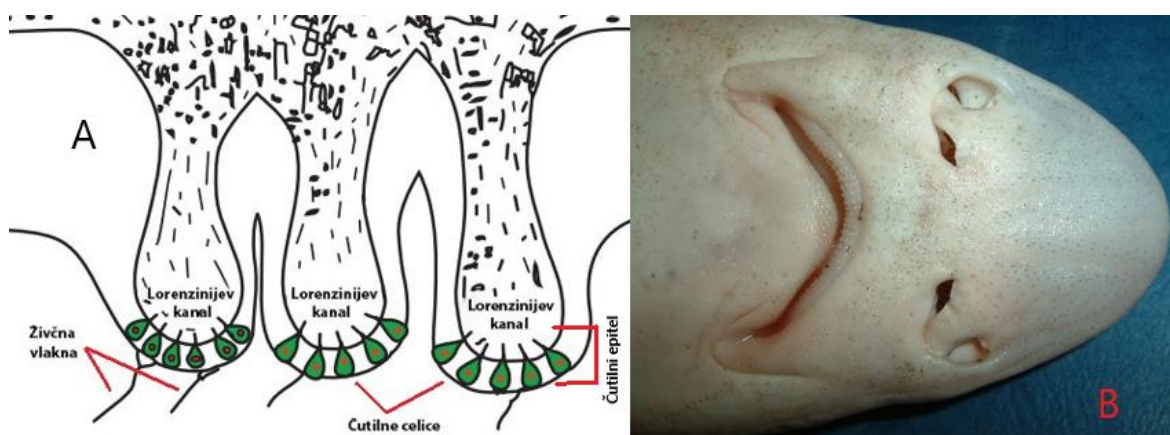
Obstajajo tri hipoteze, kako lahko vrste zaznavajo magnetno polje. Vsi načini niso fizično možni za vse vrste, vsaka vrsta pa uporablja najmanj enega od treh. Prva je hipoteza

indukcije (ang. *the induction hypothesis*), druga je hipoteza, ki temelji na železovem mineralu (ang. *the iron-mineral-based hypothesis*), tretja pa na radikalnem paru (ang. *the radical-pair-based hypothesis*) (Mouritsen 2014).

Hipoteza indukcije

Elektromagnetna indukcija je pojav, ki nastane zaradi električne napetosti vzdolž električnega prevodnika, ki se nahaja v spreminjajočem se magnetnem polju ali pa zaradi premikanja prevodnika skozi stacionarno magnetno polje. Če bi na primer električno žico premikali skozi magnetno polje, bi se vzpostavil električni tok. V kolikor je žica v obliki obroča ali tuljave, lahko dobimo preko električnega toka tudi občutek za smer. Če bi se želeli organizmi orientirati preko elektromagnetne indukcije, bi potrebovali v tkivih strukture, ki bi bile prevodne, napolnjene s tekočino ter v obliki obroča. Morale bi biti tudi dovolj velike, da bi lahko proizvajale dovolj močne signale, ki bi jih zaznale na električni signal občutljive receptorske celice. Primer takšnih struktur so Lorenzinijeve ampule, ki so prisotne pri nekaterih vrstah rib, med drugim tudi pri morskih psih (Mouritsen 2014).

Lorenzinijeve ampule so kanali napolnjeni z želatino, ki ima majhen električni upor in se nahajajo na glavi in rostrumu hrustančnic. Pri različnih vrstah ter celo med posameznimi živalmi so različnih dolžin, velikosti in oblik. Vsaka ampula ima različno število alveolov, čigar stene vsebujejo čutilni epitel, ki je obdan z majhnim skupkom živčnih vlaken (slika 5). Poleg električnih signalov so občutljivi tudi na termalne, mehanske ter kemične dražljaje (Boord 1977).



Slika 5 Lorenzinijeve ampule. A – shematski prikaz anatomske zgradbe (Jørgensen 2005); B – ventralni pogled na glavo in rostrum morskega psa (*Mustelus mustelus*) z izhodi lorenzinijevih kanalov (majhne temne pikice) (slika B. Lazar)

V teoriji bi bila navigacija s pomočjo indukcije v primeru morskih psov mogoča, saj imajo zahtevane strukture, prav tako pa živijo v okolju (slana voda), ki je dober prevodnik električnega toka (Kalmijn 1981). Pri morskih ptičih jo kot možnost navigacije lahko izključimo, saj zrak ni dober prevodnik. Organizmi, ki živijo v zračnem mediju, bi namreč

potrebovali veliko večje strukture, ki pa do zdaj še niso bile odkrite (Kirschvink in sod. 2010).

Hipoteza železnega minerala

Na podoben način kot si ljudje pomagamo pri zaznavi magnetnega polja s kompasom, ki vsebuje železno iglo, tako ta hipoteza predvideva, da imajo ti organizmi v telesu prav tako neko kovinsko oz. železno strukturo. Enostavne verige magnetita (Fe_3O_4) ali kakšnih drugih železovih oksidov, bi lahko bile dovolj dobre, da bi omogočale navigacijo (Frankel in Blakemore 1989). Ti minerali pretvorijo magnetni signal s pomočjo odpiranja in zapiranja na pritisk občutljivih ionskih kanalov (Johnsen in Lohmann 2005).

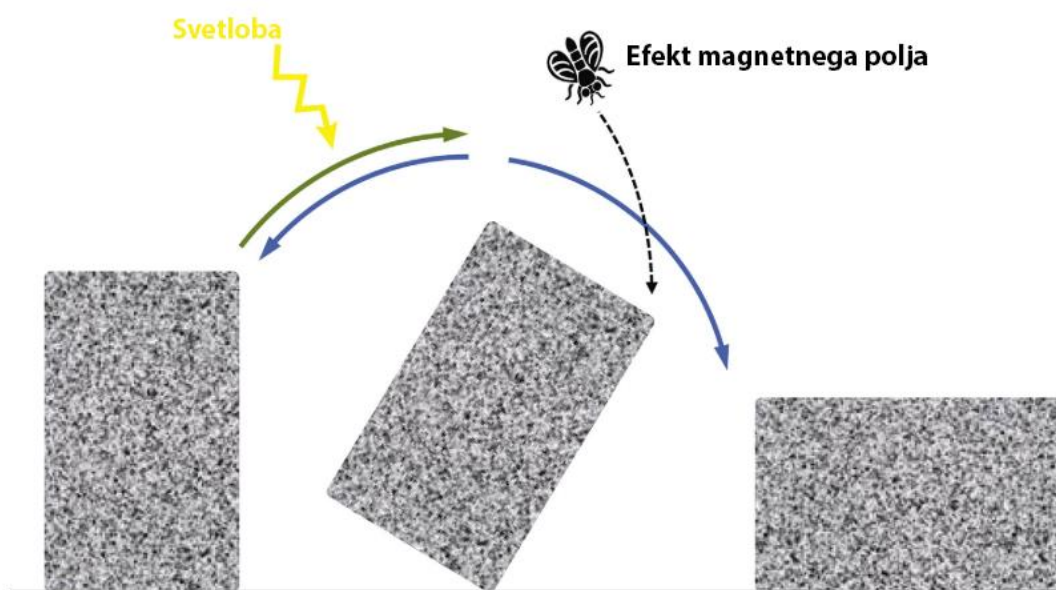
Prisotnost mineralov magnetita ali kakšnega drugega železovega oksida je potrjena pri številnih organizmih. To pa še ne pomeni, da so vsi ti organizmi sposobni zaznavanja magnetnega polja. Pri večini poznanih organizmov je železo pomemben element za normalno delovanje. Minerali so tako lahko le mesta odlaganja železa v prebitku in mogoč način ohranjanja ravnovesja le tega v telesu. Za namen navigacije se morajo ti minerali nahajati pri vseh živalih iste vrste na istem mestu ter biti povezani z živčnim sistemom (Mouritsen 2014).

Hipoteza radikalnega para

Hipotezo radikalnega para je v poznih 70-ih letih dvajsetega stoletja predlagal Klaus Schulten in je način, kako naj bi magnetno polje zaznavali ptiči ter pupki. Prepričan je bil, da bi zaznavanje magnetnega polja omogočile kemijske reakcije v molekulah, občutljivih na svetlobo (Schulten in sod. 1978). V primeru, da imamo dve na svetlobo občutljivi molekuli, bo med absorpcijo svetlobe elektron prešel iz donorske molekule na receptorsko molekulo. Nastal bo radikalni par z obstojnostjo vsega nekaj milisekund. Lastnost radikalnega para je *singlet* ali *triplet* stanje, ki je posledica spinov elektronov. Nasprotni spin elektronov povzroči *singlet*, enak spin elektronov pa *triplet* stanje. Spini niso v ravnovesju in preskakujejo iz enega stanja v drugega. Ker ima svetloba več energije kot magnetno polje, lahko fotoreceptorske molekule spravi iz ravnovesja v vzburjeno stanje. V vzbujenem stanju pa lahko radikalni par zamenja svoje stanje že ob količini energije, ki jo prejme od magnetnega polja Zemlje. Na podlagi tega, lahko v teoriji organizmi zaznavajo magnetno polje ter se po njem orientirajo (Mouritsen 2014).

Mehanizem radikalnega para lahko predstavimo na analogiji granitne kocke (slika 6). Energija, ki jo ima magnetno polje, je mnogo manjša od tiste, ki jo ima termalna energija (svetloba). Predstavljam si, da kocka leži na eni izmed svojih ploskev (leva stran slike). Ko je v tej poziciji, je muha ne bo obrnila na nobeno drugo stran ne glede na to kam pristane. Če pa kocka leži na enem izmed svojih vogalov (na sredini slike), pa je potrebno

zelo malo energije, da se prevrne na eno ali drugo stran. V tem primeru to pomeni, da se bo prevrnila na tisto stran, na katero bo pristala muha. Granitno kocko, ki predstavlja fotoreceptorsko molekulo (kriptokrom), bo muha oz. magnetno polje, težko obrnilo na drugo stran oz. spremenilo spin. Vendar svetloba, s svojo termalno energijo, obrne kocko na vogal (spravi radikalni par v vzburljeno stanje). Ko je radikalni par enkrat v vzburljenem stanju, pa je dovolj občutljiv, da nanj lahko vpliva tudi magnetno polje ter ga spravi v triplet ali singlet stanje (Hore 2011).



Slika 6 Analogija mehanizma radikalnega para (Hore 2011) - za razlago glej besedilo.

3.2.2 Olfaktorni sistem

Poleg navigacije z uporabo magnetnega polja Zemlje je drugi najpomembnejši mehanizem navigacije zaznava kemičnih signalov (vonjev) v okolju. Ta oblika navigacije poteka s pomočjo olfaktornega sistema oziroma čutila za voh. Olfaktorni sistem je sestavljen iz nosnic, sitke oz. etmoidne kosti, nosne votline, olfaktornega krovnega tkiva ter olfaktornega živca. Glavne komponente olfaktornega krovnega tkiva so sluzne membrane, olfaktorne žleze ter olfaktorni nevroni (Purves in sod. 2001). Receptorske celice zaznajo kemične signale s pomočjo migtalk, ki tvorijo s sluzjo prekrito površino. To sproži električni dražljaj, ki potuje preko olfaktornih živčnih vlaken do zadnjega dela nosne votline. Na tem delu so živčna vlakna povezana z olfaktornim živcem v možganih. Informacija potuje naprej preko olfaktornega živca do možganskega limbičnega sistema (Smith in Bhatnagar 2019).

V okolju so prisotni številni kemični signali biotskega in abiotskega izvora različnih intenzitet. Organizmi se med migracijami usmerjajo s pomočjo močnejših in dolgotrajnejših vonjev, ki jih vetrovi ali tokovi raznesejo tudi več sto do celo tisoč

kilometrov daleč. Nekateri kemični signali so v okolju prisotni sezonsko in predstavljajo dobre smernice ter časovne indikatorje za začetek migracij. Najpomembnejša spojina z vidika orientacije v prostoru z vonjem je dimetil sulfid (DMS), saj izstopa zaradi jakosti, obsežnih količin, daljše obstojnosti ter sezonskega pojavljanja. Dimetil sulfid je biotskega nastanka in nastane ob razpadu dimetilsulfidpropionata (DMSP). Gre za metabolit, ki ga proizvajajo različne vrste fitoplanktona. Nastajanje DMS-ja najintenzivnejše pri staranju ali plenjenju fitoplanktona. Zaradi slabe topnosti se hitro sprošča tudi v atmosfero (DeBose in Nevitt 2008). Obstojen je od nekaj dni do nekaj tednov, ob velikih količinah pa odseva batimetrične in oceanske značilnosti območij kot so podvodne gore ter frontalne cone (razmejitev dveh ločenih vodnih mas). Posledično tvori pokrajino in vzorec vonjev, po katerem se organizmi orientirajo v prostoru in času (Nevitt in Bonadonna 2005).

3.2.3 Ostali znaki

Poleg magnetnega polja in olfaktornih znakov je v okolju tudi veliko drugih znakov oz. dražljajev, po katerih se organizmi navigirajo. Navigacijo omogočajo vizualni znaki v okolju, kot so nebesna telesa (sonce, luna in zvezde), gorovja in otoki ter topografije. Navigacija z nebesnimi telesi je zanesljiva, saj so vzorci pojavljanja teh teles konstantni, slabost je le, da je vizualno zaznavanje teh znakov odvisno od vremenskih razmer.

Za razliko od nebesnih teles, zanašanje na razpoznavne strukture in topografijo ni toliko pogojeno z vremenskimi razmerami, vendar se lahko spreminjajo, niso tako konstantni. Poleg vizualnih znakov lahko upoštevamo tudi slušne znake. Predvsem infrazvok, ki predstavlja nizko frekvenčne signale, se skozi prostor zelo počasi manjša oziroma potuje dlje in ga organizmi lahko zaznajo na dolge razdalje. Zaradi teh lastnosti bi lahko bil primeren tudi za daljše migracije. Danes v okolju vedno bolj prevladujejo zvoki antropogenega nastanka. Ti lahko predstavljajo težavo, ker preglasijo nekatere druge zvoke s katerimi si živali lahko pomagajo, vendar pa lahko predstavljajo tudi koristen znak, s pomočjo katerega se organizmi lahko orientirajo proti obali. Poznana je tudi orientacija s pomočjo mehanoreceptorjev, spomina ter termalnih gradientov. Mehanoreceptorji so koristni predvsem pri zaznavanju smeri in hitrosti tokov ali vetrov, ali pa v kombinaciji z olfaktornimi znaki pri iskanju stacionarnih virov določenega vonja. Spomin je ključen predvsem pri vizualnih znakih. Z njegovo pomočjo si organizmi zapomnijo vzorce premikov nebesnih teles, razpoznavne znake ter topografijo morskega dna, preko katerih se lahko nato orientirajo. S pomočjo termalnih gradientov si organizmi lahko pomagajo pri zaznavanju globine, tokov ter oddaljenosti od obale (Bauer in sod. 1985; Nosal in sod. 2016; Mouritsen 2018).

4 VEDENJSKI VZORCI IN NAVIGACIJSKI MEHANIZMI VELIKIH MORSKIH VRETENČARJEV

Navigacijske mehanizme bom za razred hrustančnic (*Chondrichthyes*) podrobneje predstavil pri morskih psih. V razredu ptic (*Aves*) so predvsem predstavniki iz družine viharikov tisti, ki vsako leto migrirajo več tisoč kilometrov. Uporabo navigacijskih mehanizmov bom za razred plazilcev (*Reptilia*) opisal na morskih želvah, na katerih je bilo narejenih tudi največ eksperimentov. Na koncu bom navigacijske mehanizme obravnaval tudi pri morskih sesalcih, kot so razni kiti, delfini in tjulnji, ki spadajo v razred sesalcev (*Mammalia*). Kljub temu, da gre za različne taksone, ki naseljujejo različne habitate, so migracije ključni element življenjskih zgodovin vseh teh taksonomskih skupin. Navkljub razlikam med skupinami velikih morskih vretenčarjev se vse migratorne vrste iz naštetih taksonov zanašajo na podobne navigacijske znake (tabela 1), za zaznavanje katerih so tudi razvile enake oziroma podobne fiziološko-anatomske rešitve.

Preglednica 1: Pregled uporabe navigacijskih mehanizmov pri skupini velikih morskih vretenčarjev

	MAGNETNO POLJE	OLFAKTORNI ZNAKI	OSTALI ZNAKI	VIRI
MORSKI PSI	Elektro- receptorji, magnetit	Dimetil sulfid, večina pod vodo, kitovec tudi nad	Topografija, sonce/luna, infrazvok, tokovi	Boord 1977; Klimley 1993; Nosal in sod. 2016
MORSKE ŽELVE	Magnetit	Dimetil sulfid, blato, v obeh medijih	Sonce/luna, infrazvok, valovi, svetloba ob rojstvu	Lohmann 1991; Luschi in sod. 1998; Papi in sod. 2000.
SESALCI	Magnetit, elektro- receptorji prisotni, neuporabni pri orientaciji	Dimetil sulfid, v zraku	Nebesna telesa, topografija, geografski razpoznavni znaki, spomin + sledenje virom	Bauer in sod. 1985; Kowalewsky in sod. 2006; Hanke in Dehnhardt 2018
PTICE	Radikalni par, magnetit	Dimetil sulfid, v zraku	Nebesna telesa, geografski razpoznavni znaki, infrazvok	Mouritsen 2004; Mouritsen 2014; Pollonara in sod. 2015

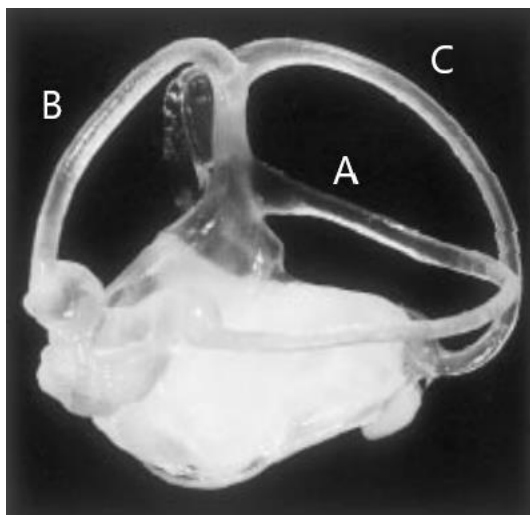
4.1 Morski psi

Morski psi migrirajo z namenom prehranjevanja in razmnoževanja. Številne vrste migrirajo, vendar le nekateri predstavniki pelaških vrst opravljajo obsežne čezoceanske migracije (Braccini 2016). Večina dosedanjih raziskav je zato preučevala pelaški vrsti kot sta veliki beli morski pes (*Carcharodon carcharias*) in sinji morski pes (*Prionace glauca*). Značilno vedenje morskih psov med migracijami je zadrževanje na površju (<5 m globine) čez dan, medtem ko se ponoči spustijo v globlje vode (Bruce in sod. 2006). Veliki beli morski psi so v prehranjevalnem območju čez dan preživel od 23% do 52% časa na površju, čez noč pa le 10%. Odstotek časa, ki so ga morski psi preživel na površju v migracijskem koridorju, znaša 62% časa. Znotraj koridorja so se v cikličnem zaporedju potapljali in dvigali nazaj proti površju, kar imenujemo tudi oscilatorni oziroma nihajoči potopi (Domeier in Nasby-Lucas 2008). Oscilatorni potopi imajo lahko namen izogibanja plenilcem, razmnoževanja, navigacije z magnetnim poljem ali kemijskimi znaki, izkoriščanja tokov, termoregulacije ali plenjenja. Raziskave na sinjih morskih psih so izključile večino podanih možnosti in potrdile hipotezo, da organizmi izvajajo oscilatorne potope predvsem z namenom navigacije (Campana in sod. 2011).

4.1.1 Navigacijski mehanizmi

Kladvenice (*Sphyrna lewini*) med svojimi migracijami ohranjajo usmerjeno gibanje kljub morskim tokovom. Večino časa so preživel na globini okoli 175 m, kjer je bila jakost magnetnega polja v vodnem stolpcu najvišja. Hkrati je pot plavanja morskih psov, ki je potekala med podvodnimi grebeni ter dolinami, sovpadala z mejami geomagnetnih gradientov. Rezultati nakazujejo navigacijo kladvenic z uporabo magnetnega polja, pri čemer si najverjetneje pomagajo z elektroreceptorji ali z magnetitom (Klimley 1993).

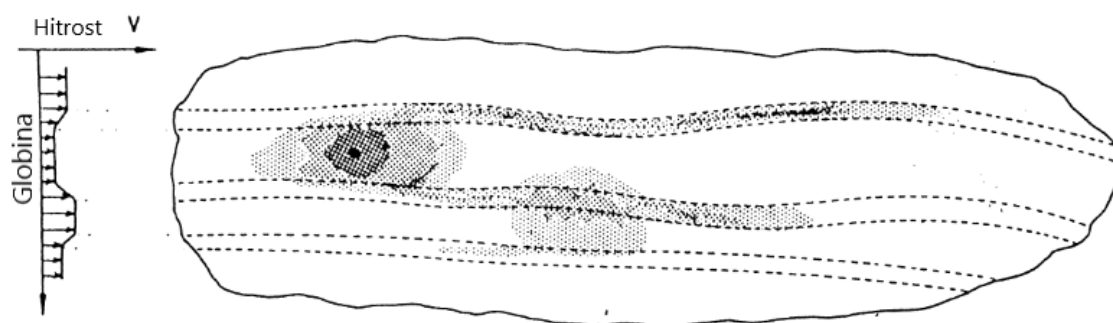
Za navigacijo z elektroreceptorji morajo organizmi razlikovati spremembe v električnem in magnetnem polju kot posledica sprememb v smeri in hitrosti gibanja. To jim omogočajo horizontalno in vertikalno usmerjeni kanali z elektroreceptorji (Montgomery in Walker 2001; Kalmijn 1984). Navigacija z elektroreceptorji je mogoča le v kombinaciji z vestibularnim sistemom (Paulin 1995). Najpomembnejši del vestibularnega sistema je notranje uho v predelu glave, ki je sestavljeno iz treh polkrožnih kanalov (slika 7). Vsak od teh kanalov ima širšo regijo, ki jo imenujemo ampula. V njej se nahajajo čutne celice, ki jih prekriva želatinasta tekočina. Ta se pretaka skupaj s premiki organizma in tako vpliva na dlačice čutnih celic, ki naprej sporočajo informacije možganom (Straka 2011). Med plavanjem premikajo glavo in s tem ustvarjajo ciklične dražljaje vestibularnega sistema ter upad napetosti v Lorenzinijevih ampulah. Napetost se s premikanjem živali spreminja glede na pozicijo glave, ter zunanje električno polje (Paulin 1995).



Slika 7 Vestibularni sistem pri morskih psih. A-stranski polkrožni kanal; B-prednji polkrožni kanal; C-zadnji polkrožni kanal (Montgomery in Walker 2001)

Z eksperimenti na sivih morskih psih (*Carcharhinus plumbeus*) so dokazali, da se pri zaznavanju magnetnega polja ne zanašajo zgolj na Lorenzinijeve ampule, temveč tudi na druge mehanizme. Poleg elektroreceptorjev lahko zaznavajo magnetno polje tudi s pomočjo magnetnega minerala. Magnetit, ki se nahaja v ustni ali nosni votlini, omogoča, ali pa vsaj lažja zaznavanje anomalij ter sprememb jakosti magnetnega polja (Anderson in sod. 2017).

Med migracijo si lahko organizmi pomagajo pri navigaciji s kemijskimi znaki, ki se širijo s pomočjo tokov. Zaradi vertikalne stratifikacije vodnega stolpca kot posledica razlik v gostoti in temperaturi morske vode, se kemijski znaki širijo različno hitro in daleč (slika 8). Z izvajanjem potopov organizmi potujejo skozi več slojev, s čimer povečajo možnost zaznave in sledenja kemičnim znakom (Klimley in sod. 2002).



Slika 8 Širjenje kemičnih znakov v stratificiranem vodnem stolpcu (Klimley in sod. 2002)

Primarna funkcija olfaktornega sistema morskih psov je kartiranje distribucije kemičnih znakov v prostoru in času kot namen navigacije. Značilnost olfaktornega sistema pri morskih psih je olfaktorni reženj, ki predstavlja večji del možganov. Velikost olfaktornega režnja odseva pomembnost zaznave kemičnih znakov v okolju ter uporabo olfaktorne zaznave za orientacijo v prostoru (Jacobs 2012). Olfaktorni reženj je največji pri migracijskih pelaških vrstah kot so veliki beli morski pes, morski tiger (*Galeocerdo cuvier*) ter sinji morski pes (Yopak in sod. 2015). Nosal in sodelavci (2016) so testirali uporabo olfaktornega sistema za navigacijo pri morskih psih. Živalim so onemogočili zaznavanje vonjev in jih izpustili v okolje izven njihovega domačega okoliša. Kontrolna skupina se je vrnila nazaj hitreje in usmerjeno, medtem ko se je eksperimentalna skupina vračala počasneje in je na poti vijugala. Ti osebkni niso zaznali gradienta klorofila a, čigar intenzivnost se veča z bližino obale. Morski psi ne zaznavajo samega pigmenta, temveč njegove razpadne produkte kot so npr. razkrojene aminokisliline, homogeniziran kril ali dimetil sulfid (Nosal in sod. 2016). Podobne vzorce so zaznali tudi pri črnoplavutih morskih psih (*Carcharhinus limbatus*) ter morskih psih kitovcih (*Rhincodon typus*) ob testiranju odziva na kril in dimetil sulfid (Gardiner in sod. 2015; Dove 2015). Za kitovce je značilen dobro razvit olfaktorni del možganov, prav tako pa imajo velike nosnice blizu olfaktornega živca. Med plavanjem so nosnice pod vodo, med aktivnim hranjenjem na površju pa so pogosto tudi izven vode. To nakazuje, da lahko zaznavajo olfaktorne znake v obeh medijih. Za uspešno navigacijo z olfaktornim sistemom je torej potrebna sposobnost zaznave večjih kemičnih signalov z gradienti (Nosal in sod. 2016).

Večina hrustančnic ima precej dobro razvit vid (Crooks 2019). V globljih vodah se lahko usmerjajo na podlagi topografskih značilnosti morskega dna, v plitvejših vodah pa še dodatno s soncem in z luno (Gruber 1988; Klimley 1993).

Morski psi so sposobni zaznave infrazvoka (Sand in Karlsen 2000). Z zaznavanjem sprememb nizkofrekvenčnih zvokov, ki nastanejo kot posledica valovanja in lomljenja valov, lahko določajo oddaljenost od obale (Edrén in Gruber 2005). Oddaljenosti od obale lahko določijo tudi z zaznavanjem temperaturnega gradienta. Temperatura se namreč v *upwelling* območjih proti bližini obale manjša. Do tega pojava pride zaradi dvigovanja gostejše in hladnejše vode ob obali, ki izpodrine toplejšo vodo proti odprtem morju (Nosal in sod. 2016).

Pomožni mehanizem navigacije so tudi mehanoreceptorji, ki se nahajajo na pobočnici. Z njimi organizmi zaznavajo tokove ter turbulence. Najpogosteje jih uporabljajo komplementarno z olfaktornim sistemom pri iskanju stacionarnih virov vonja (Gardiner in Atema 2007).

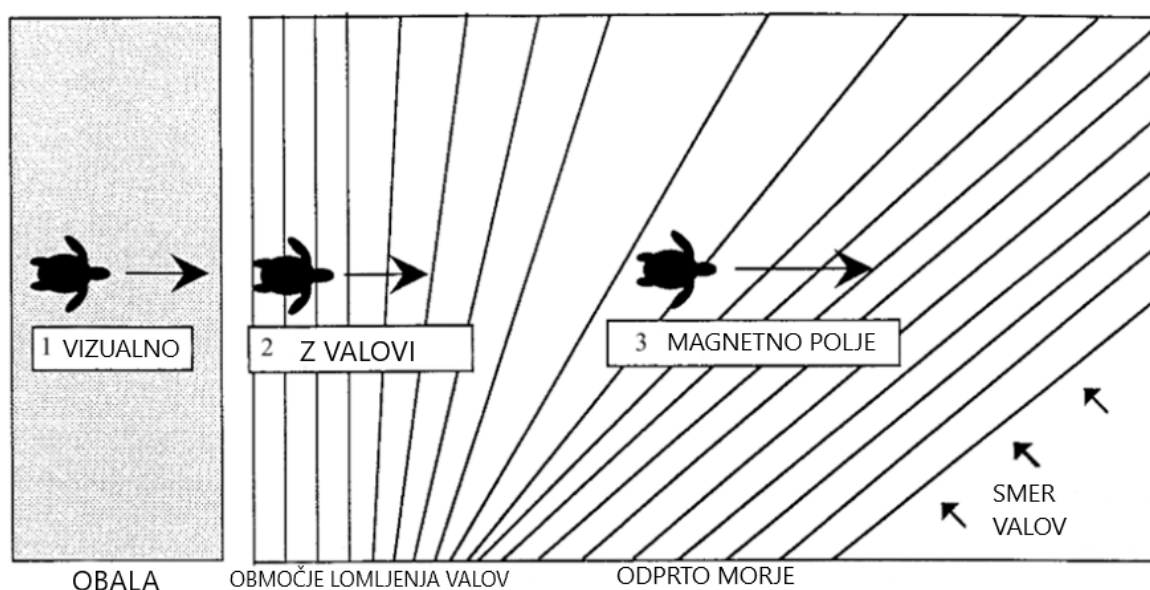
4.2 Morske želve

Morske želve migrirajo z namenom prehranjevanja, razmnoževanja ter ontogenetskega razvoja. Razvojne migracije lahko trajajo tudi več deset let, osebkni se v tem času razvijejo in odrastejo, nekatere vrste pa v tem času prepotujejo celotne oceanske bazene (Bowen in sod. 1995; Bolten in Balazs 1995). Zaradi vračanja odraslih samic in izleganja mladičev na kopnem je dostop do živali za izvajanje raziskav lažji kot pri drugih skupinah velikih morskih vretenčarjev. Migracije so proučevali na vseh recentnih vrstah morskih želv (Lohmann in sod. 2019), največ je znanega o prostorski ekologiji glavatih karet (*Caretta caretta*) in orjaških črepah (*Chelonia mydas*).

Med migracijami imajo morske želve podobne vedenjske vzorce kot morski psi. Večino časa preživijo na površju, kjer je upor najmanjši, plavanje pa energetsko najbolj učinkovito (Hays in sod. 2001). V času migracij zgolj ponoči opravljajo globlje potope z namenom prehranjevanja (Luschi in sod. 2006). Za razliko od morskih psov ter skupine morskih sesalcev želve med migracijo uporabljajo počivališča. Ta strategija sicer ni prisotna pri vseh posameznih živalih, kot tudi ne med vsemi migracijami. Čez noč velikokrat potujejo tudi do 72% počasneje kot čez dan, kar naj bi bila posledica pasivnega lebdenja zaradi varčevanja energije (Dujon in sod. 2017).

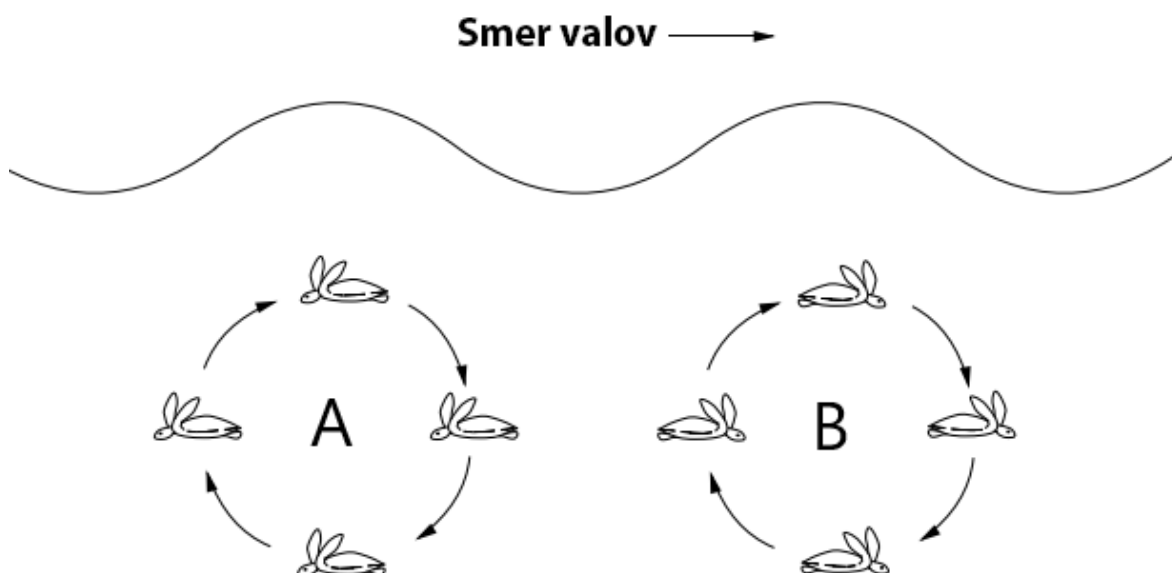
4.2.1 Navigacijski mehanizmi

Morske želve uporabljajo tako kopenske kot morske habitate. Svoj življenjski cikel pričnejo na kopnem ter se nato premaknejo v morsko okolje, kjer preživijo večino svojega življenja. Navigacijski mehanizmi so zato drugačni za različne razvojne faze (slika 9).



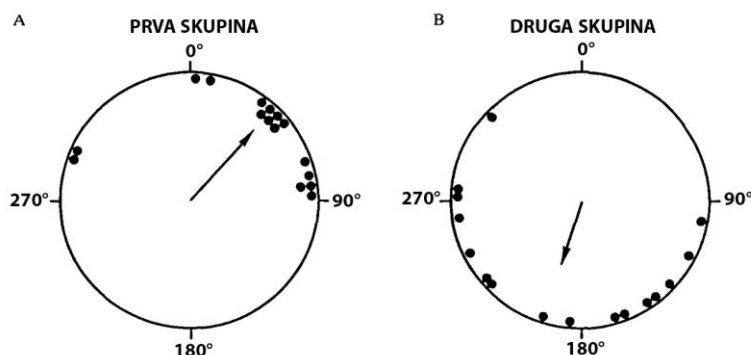
Slika 9 Orientacija želvjih mladičev od izvalitve do prihoda na odprto morje (Lohmann 1996)

Orientacija mladičev poteka v treh fazah. Po izvalitvi se proti morju usmerijo s pomočjo vizualnih znakov. Orientirajo se na podlagi svetlobe, usmerijo pa se proti zamegljeni, horizontalno nizki svetlobi (Lohmann 1996). Ko dosežejo morje, si pri navigaciji pomagajo z valovi (Lohmann 1996). V priobalnem območju se valovi vedno lomijo proti kopnemu. S pomočjo vestibularnega sistema se želve usmerijo in plavajo v nasprotni smeri valov. Z notranjim ušesom zaznavajo krožno gibanje in pospeške, ki jih povzročijo valovi. Želva, ki je obrnjena proti valovom, dobi pospešek najprej navzgor, nato nazaj, navzdol in na koncu še naprej (slika 10A). Želva, ki je obrnjena proč od valov, dobi pospešek navzgor, naprej, navzdol ter nazaj (slika 10B) (Cook 1984). V eksperimentalnih pogojih so se želve obračale v smer, od koder so prihajali valovi, razen v primeru, ko so bile obrnjene naravnost proti njim, takrat se niso obračale v nobeno smer (Lohmann 1996).



Slika 10 Vizualna predstavitev krožnega gibanja in pospeškov, ki ga povzročijo valovi (Lohmann 1996) – za razlago glej besedilo.

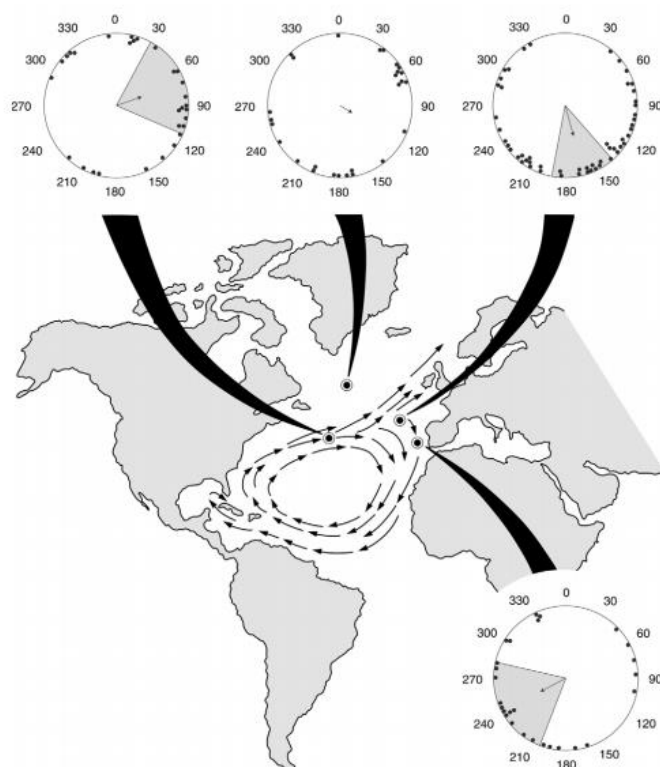
Na odprem morju valovi niso več zanesljiv vir navigacije, saj se lomijo v vse smeri. Ko živali dosežejo to območje, preidejo v tretjo fazo, kjer se orientirajo s pomočjo magnetnega polja. Kalibracija slednjega poteka med prvo in drugo fazo (Lohmann 1996). Sposobnost zaznave magnetnega polja pri mladičih glavate karete (*Caretta caretta*) je potrdil Lohmann (1991). V kontroliranih pogojih je poskusno skupino izpostavil rotaciji magnetnega polja. Osebki kontrolne skupine so se večinoma usmerili proti 42° (slika 11A), živali iz poskusne skupine pa so po rotaciji magnetnega polja za 180° spremenili usmerjenost proti 196° (slika 11B).



Slika 11 Smeri orientacije mladičev ob eksperimentalni rotaciji magnetnega polja. Vsaka pika predstavlja usmeritev posamezne želve v prostoru (Lohmann 1991)

Morske želve so sposobne zaznavati tako intenziteto kot tudi naklon silnic magnetnega polja. Zaznavanje naklona je razvidno iz primera orientacije mladičev glavate karete proti severno-atlantskemu toku (slika 12), ki je zanje pomemben, saj so razmere v njem ugodne za razvoj in preživetje. Glede na naklon silnic se mladiči usmerjajo tako, da ostajajo znotraj severno atlantskega toka. Orientacija želv, ki so zapustili območje toka, je neusmerjena, verjetnost preživetja teh živali pa nizka (Fuxjager in sod. 2011)

Odrasle želve se pri usmerjanju zanašajo predvsem na magnetno polje ter kemijske znake. Zaznavanje magnetnega polja poteka preko magnetnih mineralov. Magnetit so namreč odkrili na območju glave tako pri odraslih kot tudi mladičih orjaških črepah (*Chelonia mydas*) (Lohmann 1991). Navigacija s pomočjo olfaktornega sistema in kemijskih znakov je pri odraslih želvah poleg magnetnega polja ključna za omogočanje migracij. Želve, ki so jim onemogočili zaznavanje magnetnega polja, so kljub temu uspešno migrirale iz otoka Ascension nazaj v prehranjevalna območja Južne Amerike (Papi in sod. 2000). Lohmann in sodelavci (2008) so s svojo raziskavo na orjaških črepah na otoku Ascension dodatno dokazali, da si želve pri navigaciji pomagajo s kemičnimi znaki. Po gnezdenju so vzeli želve ter jih izpustili 60 kilometrov stran od otoka na dveh različnih lokacijah. Polovico želv so izpustili v smeri vetra, ki je pihal z otoka proti njim, drugo polovico pa na nasprotni strani otoka, v smeri, kjer je veter pihal od njih proti otoku. Želve, ki so jih postavili v smeri vetra, ki je pihal z otoka proti njim, so se na otok vrnili hitreje v primerjavi z drugo skupino. Razlog za to je, da je veter vonjave otoka nosil direktno proti njim, s čimer so se lažje orientirale (Lohmann in sod. 2008). Zaznavanje vonjev so potrdili tudi pri glavatih kareta, ki so se odzivale ob izpostavljenosti različnim kemičnim signalom (Endres in Lohmann 2013). Kemični znaki v okolju lahko želvo pripeljejo do cilja, pomembnejši pa so na krajše razdalje, ko so živali bližje cilju (Endres in sod. 2016).



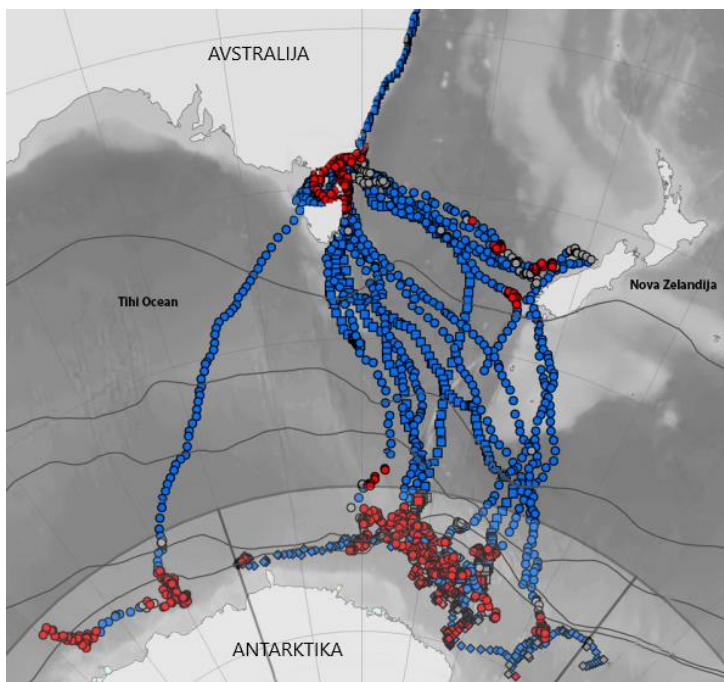
Slika 12 Orientacija mladičev glavate karete (*Caretta caretta*) proti severno-atlantskemu toku, glede na njihov položaj. Vsak diagram predstavlja orientacijo želv glede na njihovo trenutno lokacijo. Vsaka pika znotraj diagrama prikazuje usmeritev posamezne želve, puščica prikazuje povprečno usmeritev želv, sivo območje pa interval distribucije usmerjenosti osebkov (Fuxjager in sod. 2011)

Poleg magnetnega polja in kemijskih znakov si med migracijmi odrasle želve lahko pomagajo tudi z vizualnimi znaki in infrazvokom. Z vidom se lahko usmerjajo glede na položaj lune ali sonce (Luschi in sod. 1998), ne omogoča pa jim usmerjanje glede na položaj zvezd (Luschi in sod. 1998). Zvočne dražljaje so sposobne zaznavati pod vodo in nad njo. Zaznavajo lahko tudi nizko frekvenčne zvoke oziroma infrazvok. Med migracijami se lahko dodatno orientirajo s pomočjo zvokov lomljenja valov in vetrov (Piniak 2012).

4.3 Morski sesalci

Skupino morskih sesalcev delimo na morske krave (*Sirenia*), plavutonožce (*Pinnipedia*), zveri (*Carnivora*) ter kite (*Cetacea*), ki se še naprej delijo na vosate kite (*Mysticeti*) ter zobate kite (*Odontoceti*). Morski sesalci migrirajo z namenom razmnoževanja in prehranjevanja. Do njih se težje dostopa in je z njimi težje ravnati. Posledično je bilo največ raziskav opravljenih na organizmih iz skupine plavutonožcev. Ti namreč preživijo veliko časa na kopnem, kjer je dostop do njih lažji. Veliko raziskav so opravili tudi na vrstah iz ujetništva, kot so recimo velike pliskavke (*Tursiops truncatus*). Vedenjski vzorci

morskih sesalcev med migracijami so podobni vedenjskim vzorcem drugim skupinam velikih morskih vretenčarjev. Tudi za morske sesalce je značilno, da v migracijskem koridorju preživijo dvakrat več časa na površju kot pa v prehranjevalnem območju (Gearin in sod. 2017). Prav tako med migracijami potujejo hitreje in bolj usmerjeno v primerjavi s premiki v prehranjevalnih območjih (slika 13) (Andrews-Goff 2018).



Slika 13 Migracijske poti kitov grbavcev (*Megaptera novaeangliae*). Modre oznake predstavljajo migratorne vzorce, rdeče iskalne/prehranjevalne vzorce, sive pa neopredeljene vzorce (Andrews-Goff 2018)

4.3.1 Navigacijski mehanizmi

Uporabo magnetnega polja za navigacijo so začeli preučevati na kitih, ki so nasedli na kopno. Za območja, kjer so živali nasedle, so značilni magnetnimi minimumi (Bauer in sod. 1985), kar nakazuje uporabo magnetnega polja pri navigaciji. Eksperimente o zaznavanju magnetnega polja so izvajali na velikih pliskavkah (*Tursiops truncatus*) v ujetništvu. V bazen so jim dali indukcijsko tuljavo, skozi katero so pozneje spustili šibek električni tok, vendar v nobenem primeru ni bilo odziva (Bauer in sod. 1985). Do drugačnih rezultatov je prišel Kremers s sodelavci (2016) v svoji raziskavi. Namesto tuljave so v bazen namestili dve kocki. Ena je bila namagnetena z jakostjo 1.2 Tesla, druga pa je bila identična prvi po obliki in gostoti, vendar je bila nenamagnetena. Zaradi podobnosti med kockama, ju delfini niso izbirali na preferencah drugih čutil kot sta na primer vid ter eholokacija, ampak na podlagi magnetnih lastnosti kock. V tem primeru, so delfini pokazali več interesa za namagneteno kocko, kar je pomenilo, da so delfini sposobni zaznavati magnetne dražljaje (Kremers in sod. 2016a). Do različnih rezultatov med raziskavama je prišlo zaradi razlike v jakosti dražljaja. Iz tega lahko sklepamo, da v kolikor je dražljaj dovolj močen, lahko ti organizmi zaznavajo magnetno polje.

Zaznavo magnetnega polja morskim sesalcem omogoča magnetit, ki se nahaja v membrani možganov in hrbtenjače (Bauer in sod. 1985). Magnetne minerale so našli pri mnogih vrstah morskih sesalcev (Zoeger in sod. 1981). Na guiana delfinih (*Sotalia guianensis*) so testirali tudi zmožnost zaznave magnetnega polja s pomočjo elektroreceptije, vendar se leta uporablja primarno za plenjenje (Czech-Damal in sod. 2012).

Uporaba vonja in zaznava kemičnih znakov je pri nekaterih morskih sesalcih pomembna za razpoznavo med mladiči ter materami kot tudi za orientacijo (Burton in sod. 1975). Morski sesalci so sposobni zaznave vonjev le v zraku, pod vodno gladino namreč zaprejo nosnice in je zaznavanje dražljajev preko olfaktornega sistema onemogočeno. Usmerjajo se predvsem na podlagi dimetil sulfida, katerega koncentracije so največje tik nad vodno površino (Kowalewsky in sod. 2006; Kremers in sod. 2016b). Pri kitih je podobne eksperimente težje realizirati, zato so olfaktorni sistem preučevali molekularno s pomočjo genomov. Rezultati so prikazali, da imajo vosati kiti večje število genov v povezavi z olfaktornim sistemom v primerjavi z zobatimi kiti. Slednji imajo najslabše zaznavanje kemijskih znakov in mnogi predstavniki so v celoti izgubili zmožnost zaznave (Kishida in sod. 2015).

Posebna značilnost morskih sesalcev je spomin, s katerim si lahko pomagajo pri navigaciji. Kot mehanizem navigacije se pojavlja predvsem pri kitih. Z njegovo pomočjo se lahko mladiči od starejših članov naučijo migracijske poti. Letne migracije na dolge razdalje, naj bi omogočal dolgoročni spomin ter sledenje naravnim virom (Abrahms in sod. 2019). Pomagajo si lahko z vizualnimi znaki, saj imajo dobro razvit vid. Pri kratkokljunih navadnih delfinih (*Delphinus delphis*) so opazili, da se ravnajo po položaju sonca (Pilleri in Knuckey 1968). Poleg nebesnih teles naj bi si pomagali tudi s topografijo morskega dna, kar je ugotovil Evans (1971), ki je opazil korelacijo med premiki jat delfinov ter podvodnimi grebeni. Pri kitih je poznano tudi obnašanje, kjer osebek dvigne glavo iz vode z namenom iskanja kopenske, površinske figure, po katerih bi se lahko orientirali (ang. *spy-hopping*). S topografijo ter zvezdami si pri navigaciji pomagajo tudi navadni tjulnji (*Phoca vitulina*) (Gilmore 1960; Evans 1971; Hanke in Dehnhardt 2018).

Tako kot pri morskih psih in morskih želvah si tudi morski sesalci lahko pomagajo z zvočnimi signali. Plavutonožci se zanašajo na infrazvok pod in nad vodo, kot so recimo valovi ter vetrovi (Hanke in Dehnhardt 2018). Kiti in delfini pa imajo bolj razvit sistem in si lahko pri orientaciji z zvokom pomagajo tudi z eholokacijo (Kremers in sod. 2016a).

4.4 Morske ptice

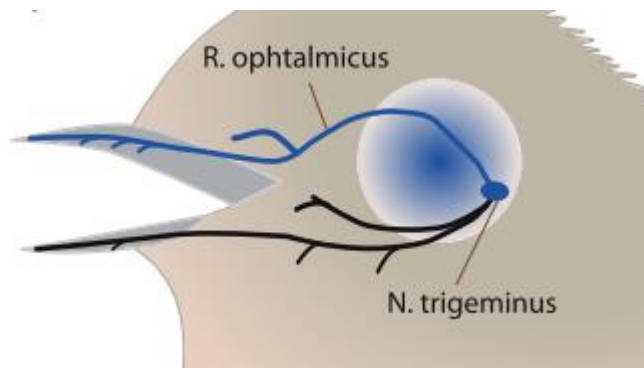
Morske ptice se od ostalih ptic razlikujejo v nekaterih prilagoditvah, ki jim omogočajo preživetje v morskem okolju. Vodoodpornost peres, plavalna kožica na stopalih so skupne vsem vodnim pticam, morske ptice pa imajo še solne žleze, s katerimi izločajo odvečne soli iz telesa (Caggiano 2017). Predstavniki te skupine opravljajo razmnoževalne in prehranjevalne migracije. Večina raziskav ni potekala na predstavnikih vrst morskih ptic, temveč na skalnih (*Columba livia*) ali domačih golobih (*Columba livia domestica*), zaradi lažje dostopnosti ter preučevanja. Migracijske vrste ptic imajo enake strukture in podoben način zaznavanja okoljskih znakov (Wiltschko in Wiltschko 1995). Vedenjskih vzorcev ptic ne moremo neposredno primerjati z vedenjskimi vzorci ostalih skupin, saj živijo v drugačnem okolju. Skupne pa so jim strategije za varčevanje energije; izkoriščanje vetrov in zmanjševanje zračnega upora za pasivno lebdenje, kar je podobno kot pri morskih psih ter želvah, ki za pasivno lebdenje uporabljajo morske tokove ter vodni upor (Gibb in sod. 2017). Podobno kot morske želve, se tudi nekateri predstavniki morskih ptic zanašajo na uporabo počivališč med migracijami. Ena izmed takih vrst je atlantski viharnik (*Puffinus puffinus*), ki se na počivališčih se zadrži od dveh dni pa vse do dveh tednov ter si med tem časom obnovi zalogo energije (Guilford in sod. 2009).

4.4.1 Navigacijski mehanizmi

Da so ptice sposobne zaznavanja magnetnega polja, sta sredi 60-ih letih prejšnjega stoletja ugotovila Merkel in Wiltschko (1965). Ko so jih postavili v kletko, so začele poskakovati ter frfotati proti smeri migracijske poti. Ko so obrnili magnetno polje, se je obrnila tudi njihova orientacija (Merkel in Wiltschko 1965; Wiltschko in Wiltschko 1995). Da bi ugotovili, kako zaznavajo magnetno polje, so pri vrtnih penicah (*Sylvia borin*) preučevali premike glave v magnetnem ter brez-magnetnem okolju. V brez-magnetnem polju so v istem času opravile skoraj trikrat več premikov glave kot v magnetnem polju. Raziskava je tako pokazala, da so v brez-magnetnem polju vrtna penice bolj intenzivno iskale potencialne znake za orientacijo (Mouritsen 2004).

Pri skalnih golobih (*Columba livia*) so v zgornjem delu kljuna odkrili strukturo, bogato z magnetitom. Kasneje so dokazali, da ta struktura sodeluje pri homeostazi železa, kar pa ne izključuje možnosti uporabe magnetita pri navigaciji z magnetnim poljem (Treiber in sod. 2012). Zaznavanje magnetnega polja pri pticah lahko poteka tudi po principu radikalnega para (Mouritsen in Ritz 2005). Ptice imajo v foto receptorskih celicah v mrežnici prisotne fotoreceptorske molekule - kriptokrome, v katerih se tvorijo radikalni pari (Cashmore in sod. 1999). Pri zaznavanju magnetnega polja ima ključno vlogo trivejni živec, ki je povezan s strukturo v kljunu in očesom. Sestavljen je iz oftalmičnega, maksilarnega ter mandibularnega živca. Oftalmični živec poteka od zgornjega dela kljuna do možganov (slika 14). Brez njega ptiči niso zmožni zaznave jakosti magnetnega polja, še vedno pa

lahko zaznavajo naklonski kot silnic (Fleissner in sod. 2003; Mora in sod. 2004; Mouritsen 2014). Ptice imajo torej dva načina, s katerima lahko zaznavajo magnetno polje, ki ju uporabljajo komplementarno za uspešno navigacijo (Mouritsen 2014).



Slika 14 Prikaz trivejnega živca (na sliki N. trigeminus) ter povezava oftalmičnega živca (na sliki R. ophtalmicus) z možgani (Mouritsen 2014)

Golobi lahko tvorijo zemljevide na podlagi vonjev, s povezovanjem vonjev ter smerjo vetrov. Njihovo zanašanje na kemijske znake sta med prvimi dokazala Benvenuti in Wallraff (1985). Golobe sta iz njihovega doma odpeljala v nepredušnih zabojih, tako da niso bili v stiku z zunanjim zrakom. Zrak, ki so jim ga za dihanje spuščali v zaboje, je bil prečiščen, tako da ni vseboval nobenih kemijskih znakov. Eno skupino so odpeljali na tako imenovano mesto lažnega izpusta (ang. *false release site*), kjer so odprli zaboje ter pustili, da so bili na tamkajšnjem zraku par ur. Ta skupina je potovanje do prave lokacije spusta nadaljevala izven zabojev. Druga skupina je potovala v nepropustnih zabojih brez vmesnega postanka do prave lokacije spusta. Prva skupina se je po izpustitvi vrnila na mesto lažnega izpusta, kjer so jih izpostavili tamkajšnjemu zraku ter vonjem, druga skupina pa se je uspešno vrnila domov. Osebki so sledili vonjem, ki so jim bili nazadnje izpostavljeni (Benvenuti in Wallraff 1985; Gagliardo 2013).

V primeru morskih ptičev so navigacijo s pomočjo voha preučevali na rumenokljunih viharikih (*Calonectris diomedea*). Ptice so razdelili v tri skupine. Prvi skupini so namestili magnetne, ki so onemogočili zaznavanje magnetnega polja, drugi skupini so onemogočili zaznavanje vonjev s cinkovim sulfatom, tretja skupina pa je bila kontrolna. Predstavnike vseh treh skupin so premaknili za 400 km od njihove kolonije na odprto morje, s čimer so preprečili uporabo vizualnih znakov za navigacijo. Osebki iz prve in tretje skupine so se brez težav usmerili nazaj v kolonijo, medtem ko so se tisti, ki so imeli onemogočen olfaktorni sistem, orientirali nasprotno od kolonije. Kljub temu so vse tri skupine na koncu dosegle svoj cilj. Do enakih rezultatov so prišli tudi, ko je šlo za dvakrat večjo razdaljo, v raziskavi na corijejih viharikih (*Calonectris borealis*) (Pollonara in sod. 2015; Gagliardo in sod. 2013).

Tako kot morski sesalci bi se lahko tudi morske ptice pri navigaciji pomagale s spominom ter sledenjem naravnim virom. Mladiči se naučijo migracijskih poti od staršev ali drugih organizmov, s katerimi potujejo (Guilford in sod. 2011). Med migracijami si lahko pomagajo tudi z vidom, saj je le ta pri tej skupini dobro razvit. Orientirali bi se lahko glede na pozicijo nebesnih teles in vzorce polarizacije svetlobe (Able in Bingman 1987). V primeru, da imajo v vidnem polju kopno, si lahko pomagajo tudi z razpoznavnimi znaki kot so na primer gorovja, otoki in obale. (Pollonara in sod. 2015). Tako kot vse ostale skupine si tudi osebk iz te skupine pomagajo z zvočnimi signali oziroma infrazvokom. Kot že prej omenjeno, bi bili primerni signali valovi, vetrovi ter zvoki antropološkega nastanka (Bingman in Cheng 2005).

5 ZAKLJUČEK

Magnetno polje zaznavajo vsi predstavniki velikih morskih vretenčarjev na vsaj en način, bodisi preko indukcije, magnetita ali radikalnega para. Morske želve in morski sesalci, si lahko pomagajo zgolj z magnetitom, morski psi z magnetitom ter indukcijo, morske ptice pa z magnetitom in radikalnim parom. Magnetno polje je kljub dnevnim nihanjem v njegovi jakosti uporaben in zanesljiv znak za navigacijo na daljše razdalje. Zaznavanje magnetnega polja preko indukcije je uporabno predvsem pri krajših razdaljah, medtem ko je zaznavanje z magnetitom ter radikalnim parom tisto, ki omogoča čezoceanske migracije. Pomanjkljivost magnetnega polja je ta, da ko so organizmi blizu cilja, so spremembe v magnetnem polju premajhne, da bi si z njim lahko pomagali pri navigaciji.

Tako kot magnetno polje tudi kemijske znake zaznavajo vsi predstavniki z izjemo nekaterih vrst zobatih kitov. Zaznavanje teh znakov poteka pri vseh predstavnikih preko olfaktornega sistema. Navigacija s pomočjo kemičnih znakov je predvsem uporabna pri manjši oddaljenosti od cilja, organizmi pa se lahko z njimi uspešno usmerijo tudi na razdalje do 800 km (Gagliardo in sod. 2013). Zaradi krajše obstojnosti kemijskih znakov, ki se spreminjajo v prostoru in času ter so odvisni od morskih tokov in vetrov, le ti ne omogočajo migracij dolgih več tisoč kilometrov.

Komplementarni znaki za usmerjanje v prostoru so vizualni znaki (Åkesson in sod. 2014). Ti imajo ključno vlogo pri usmerjanju mladičev morskih želv proti morju. Poleg morskih ptic, bi lahko zanašanje na te znake pri drugih predstavnikih velikih morskih vretenčarjev povezali z njihovimi vzorci plavanja med migracijami. Večino časa preživijo na površju, kjer je zaznavanje nebesnih teles najboljše. Navigacija z nebesnimi telesi lahko omogoča daljše migracije, vendar njihov položaj variira po različnih krajih po svetu ter med letnimi časi (Bingman in Cheng 2005), odvisna pa je tudi od ugodnih vremenskih razmer.

Infrazvok ter ostali vizualni znaki kot so npr. geografski razpoznavni znaki, lahko pripomorejo pri usmerjanju živali zgolj ko so že bližje cilju. Niso pa primerni za usmerjanje čez celotno migracijo. Uporaba spomina je zanimiv, vendar še slabo raziskan koncept migracije, ki se pojavlja pri nekaterih morskih sesalcih ter morskih pticah. Uporaba zgolj tega je malo verjetna, saj so kiti grbavci sposobni obdržati ravno linijo 200 kilometrske poti z manj kot 1° odstopanja (Horton in sod. 2011). Takšen dosežek na odprtem morju, zgolj s spominom, brez pomoči vizualnih znakov ter z vsemi tokovi, je malo verjeten.

Izvedba migracije najverjetneje poteka v treh fazah, uporabnost posameznih znakov pa se spreminja glede na dolžino migracijske poti in z oddaljenostjo od cilja. Uporabnost posameznih znakov se spreminja tudi časovno in glede na okoljske razmere. Posledično bodo organizmi uporabljali tiste znake, ki v danem trenutku in času omogočajo najboljše informacije in s pomočjo katerih se bodo najlažje usmerili.

Migracije so ključni del življenjskih zgodovín številnih vrst velikih morskih vretenčarjev, ter omogočajo preživetje le teh. Kljub mnogim raziskavam, ki so opisale vedenjske vzorce in uporabo različnih načinov navigacije med migracijami, ostaja še mnogo neznanega. Preživetje teh vrst je zaradi negativnega vpliva človeka na okolje ogroženo. Preučevanje in razumevanje migracij ter navigacijskih mehanizmov je za varovanje teh vrst zelo pomembno. Z nadaljnjimi raziskavami, ki bodo izboljšale naše razumevanje, lahko varovanje teh pomembnih in karizmatičnih morskih vrst še izboljšamo.

6 LITERATURA IN VIRI

Able K.P., Bingman V.P. 1987. Ontogeny of the orientation and navigation behavior of migratory birds and pigeons. *Q Rev Biol* 62: 1-29.

Abrahms B., Hazen E.L., Aikens E.O., Savoca M.S., Goldbogen J.A., Bograd S.J., Jacox M.G., Irvine L.M., Palacios D.M., Mate B.R. 2019. Memory and resource tracking drive blue whale migrations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(12): 5582–5587.

Åkesson S., Boström J., Liedvogel M., Muheim, R. 2014. Animal navigation. *Animal movement across scales* 21: 151-178.

Alerstam T., Hedenstrom A., Åkesson S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *OIKOS* 103(1): 247–260.

Anderson J.M., Cleg, T.M., Vêras L.V.M.V.Q., Holland K.N. 2017. Insight into shark magnetic field perception from empirical observations. *Scientific Reports* 7(1): 1–15.

Andrews-Goff V., Bestley S., Gales N.J., Laverick S.M., Paton D., Polanowski A.M., Double M.C. 2018. Humpback whale migrations to Antarctic summer foraging grounds through the southwest Pacific Ocean. *Scientific reports*, 8(1), 1-14.

Bauer G.B., Fuller M., Perry A., Dunn J.R., Zoeger J. 1985. Magnetoreception and Biomineralization of Magnetite in Cetaceans: 489–507.

Berthold P. 2001. *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press on Demand.

Bingman V.P., Cheng K. 2005. Mechanisms of animal global navigation: Comparative perspectives and enduring challenges. *Ethology Ecology and Evolution* 17(4): 295–318.

Block B.A., Jonsen I.D., Jorgensen S.J., Winship A.J., Shaffer S.A., Bograd S.J., Hazen E.L., Foley D.G., Breed G.A., Harrison A.L., Ganong J.E., Swithenbank A., Castleton M., Dewar H., Mate B.R., Shillinger G.L., Schaefer K.M., Benson S.R., Weise M.J., Henry R.W. Costa D. P. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* 475(7354): 86–90.

Bolten A.B., Balazs G.H. 1995. *Biology of the early pelagic stage—the “lost year.”. Biology and conservation of sea turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington DC: 579-581.

Boord R.L. 1977. Structural and functional organization of the lateral line system of sharks. *Amer. zool.* 17:431-441.

Bowen B.W., Abreu-Grobois F.A., Balazs G.H., Kamezaki N., Limpus C.J., Ferl R.J. 1995. Trans-Pacific migrations of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) demonstrated with mitochondrial DNA markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92(9): 3731–3734.

Braccini M., Aires-da-Silva A., Taylor I. 2016. Incorporating movement in the modelling of shark and ray population dynamics: approaches and management implications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 26:13–24.

Bruce B.D., Stevens J.D., Malcolm H. 2006. Movements and swimming behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in Australian waters. *Marine Biology* 150(2): 161–172.

Burton R.W., Anderson S.S., Summers C.F. 1975. Perinatal activities in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology* 177(2): 197-201.

Caggiano E.G., Cerio D., Porter W.R., Ridgely R.C., Witmer L.M. 2017. The nasal salt gland of extant birds: anatomical structure and its relevance for inferring the behavior and habitat preferences of extinct birds. *The FASEB Journal*, 31, 579-5.

Campana S E., Dorey A., Fowler M., Joyce W., Wang Z., Wright D., Yashayaev I. 2011. Migration pathways, behavioural thermoregulation and overwintering grounds of blue sharks in the Northwest Atlantic. *PLoS ONE* 6(2): e16854.

Cashmore A.R., Jarillo J.A., Wu Y.J., Liu D. 1999. Cryptochromes: Blue light receptors for plants and animals. *Science* 284(5415): 760–765.

Cook P.H. 1984. Directional information from surface swell: some possibilities. In *Mechanisms of migration in fishes*: 79-101.

Crooks N. 2019. Chondrichthyes Navigation. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer.

Czech-Damal N.U., Liebschner A., Miersch L., Klauer G., Hanke F.D., Marshall C., Dehnhardt G., Hanke W. 2012. Electroreception in the Guiana dolphin (*Sotalia guianensis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1729): 663–668.

DeBose J. L., Nevitt G. A. 2008. The use of odors at different spatial scales: Comparing birds with fish. *Journal of Chemical Ecology* 34(7): 867–881.

Dingle H. 2006. Animal migration: is there a common migratory syndrome? *Journal of Ornitholog* 147(2): 212-220.

Domeier M.L., Nasby-Lucas N. 2008. Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, Mexico, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Marine Ecology Progress Series* 370: 221–237.

Dove A.D.M. 2015. Foraging and ingestive behaviors of whale sharks, *Rhincodon typus*, in response to chemical stimulus cues. *Biological Bulletin* 228(1): 65–74.

Dujon A.M., Schofield G., Lester R.E., Esteban N., Hays G.C. 2017. Fastloc-GPS reveals daytime departure and arrival during long-distance migration and the use of different resting strategies in sea turtles. *Marine Biology* 164(9).

Edrén S.M.C., Gruber S.H. 2005. Homing ability of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. *Environmental Biology of Fishes* 72(3): 267–281.

Endres C.S., Lohmann K.J. 2013. Detection of coastal mud odors by loggerhead sea turtles: A possible mechanism for sensing nearby land. *Marine Biology* 160(11): 2951–2956.

Endres C.S., Putman N.F., Ernst D.A., Kurth J.A., Lohmann C.M.F., Lohmann, K.J. 2016. Multi-modal homing in sea turtles: Modeling dual use of geomagnetic and chemical cues in island-finding. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 10(FEB): 1–9.

Fleissner G., Holtkamp-Rötzler E., Hanzlik M., Winklhofer M., Fleissner G., Petersen N., Wiltshko W. 2003. Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *Journal of Comparative Neurology* 458(4): 350–360.

Fraenkel G.S., Gunn D.L., 1961. *The Orientation of Animals: Kineses, Taxes and Compass Reactions.*

Frankel R.B., Blakemore R.P. 1989. Magnetite and magnetotaxis in microorganisms. *Bioelectromagnetics: Journal of the Bioelectromagnetics Society, The Society for Physical Regulation in Biology and Medicine, The European Bioelectromagnetics Association* 10(3): 223-237.

Fuxjager M.J., Eastwood B.S., Lohmann, K.J. 2011. Orientation of hatchling loggerhead sea turtles to regional magnetic fields along a transoceanic migratory pathway. *Journal of Experimental Biology*, 214(15), 2504-2508.

Gagliardo A. 2013. Forty years of olfactory navigation in birds. *Journal of Experimental Biology* 216(12): 2165–2171.

Gagliardo A., Bried J., Lambardi P., Luschi P., Wikelski M., Bonadonna, F. 2013. Oceanic navigation in Cory's shearwaters: Evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement. *Journal of Experimental Biology* 216(15): 2798–2805.

Gardiner J.M., Atema J. 2007. Sharks need the lateral line to locate odor sources: Rheotaxis and eddy chemotaxis. *Journal of Experimental Biology* 210(11): 1925–1934.

Gardiner J.M., Whitney N.M., Hueter R.E. 2015. Smells like home: The role of olfactory cues in the homing behavior of blacktip sharks, *carcharhinus limbatus*. *Integrative and Comparative Biology* 55(3): 495–506.

Gearin P. J., Melin S. R., DeLong R. L., Goshko M. E., Jeffries S. J. 2017. Migration Patterns of Adult Male California Sea Lions (*Zalophus californianus*). U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NMFS-AFSC-(March), 29.

Gibb R., Shoji A., Fayet A.L., Perrins C.M., Guilford T., Freeman R. 2017. Remotely sensed wind speed predicts soaring behaviour in a wide-ranging pelagic seabird. *Journal of the Royal Society Interface*, 14(132).

Gilmore R.M. 1960. Census and migration of the California gray whale. *Norsk Hvalfangsttid* 49(9): 409-31.

Gruber S.H., Nelson D.R., Morrissey J.E. 1988. Patterns of activity and space utilization of lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, in a shallow Bahamian lagoon. *Bull. mar. Sci.* 43:61-76.

Guilford T., Meade J., Willis J., Phillips R.A., Boyle D., Roberts S., Collett M., Freeman R., Perrins C.M. 2009. Migration and stopover in a small pelagic seabird, the Manx shearwater *Puffinus puffinus*: Insights from machine learning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1660): 1215–1223.

Guilford T., Freeman R., Boyle D., Dean B., Kirk H., Phillips R., Perrins C. 2011. A dispersive migration in the atlantic Puffin and its implications for migratory navigation. *PLoS ONE*, 6(7).

Hammerschlag N., Schmitz O.J., Flecker A.S., Lafferty K.D., Sih A., Atwood T.B., Gallagher A.J., Irschick D.J., Skubel R., Cooke S.J. 2019. Ecosystem Function and Services of Aquatic Predators in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* 34(4): 369–383.

Hanke F.D., Dehnhardt G. 2018. On route with harbor seals-how their senses contribute to orientation, navigation and foraging. *Neuroforum* 24(4): A183–A195.

Hays G.C., Åkesson S., Broderick A.C., Glen F., Godley B.J., Luschi P., Martin C., Metcalfe J.D., Papi F. 2001. The diving behaviour of green turtles undertaking oceanic migration to and from Ascension Island: Dive durations, dive profiles and depth distribution. *Journal of Experimental Biology* 204(23): 4093–4098.

Hays G.C., Broderick A.C., Godley B.J., Lovell P., Martin C., McConnell B.J., Richardson S. 2002. Biphasal long-distance migration in green turtles. *Animal Behaviour* 64(6): 895–898.

Hore P.J. 2011. The quantum robin. *Navigation News* 10: 19-21.

Horton T.W., Holdaway R.N., Zerbini A.N., Hauser N., Garrigue C., Andriolo A., Clapham P. J. 2011. Straight as an arrow: Humpback whales swim constant course tracks during long-distance migration. *Biology Letters* 7(5): 674–679.

Jacobs L.F. 2012. From chemotaxis to the cognitive map: The function of olfaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(SUPPL.1): 10693–10700.

Johnsen S., Lohmann K.J. 2005. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience* 6(9): 703–712.

Jørgensen J.M. 2005. Morphology of electroreceptive sensory organs. In *Electroreception* (pp. 47-67). Springer, New York, NY.

Kaiser M.J., Attrill M.J., Jennings S., Thomas D.N., Barnes D.K., Brierley A.S., Hiddink J.G., Kaartokallio H., Polunin N.V.C., Raffaelli D.G. 2011. *Marine ecology: processes, systems, and impacts*. Oxford University Press.

Kalmijn A.J. 1981. Biophysics of geomagnetic field detection. *IEEE Transactions on Magnetism* 17(1): 1113–1124.

Kalmijn A.J. 1984. Theory of electromagnetic orientation: a further analysis. *Comparative physiology of sensory systems*: 525-560.

Kirschvink J.L., Winklhofer M., Walker M.M. 2010. Biophysics of magnetic orientation: Strengthening the interface between theory and experimental design. *Journal of the Royal Society Interface* 7: S179-S191.

Kishida T., Thewissen J., Hayakawa T., Imai H., Agata K. 2015. Aquatic adaptation and the evolution of smell and taste in whales. *Zoological Letters* 1(1): 1–10.

Klimley A.P. 1993. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Marine Biology* 117(1): 1–22.

Klimley P.A., Beavers S.C., Curtis T.H., Jorgensen S.J. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environmental Biology of Fishes* 63(2): 117–135.

Kowalewsky S., Dambach M., Mauck B., Dehnhardt G. 2006. High olfactory sensitivity for dimethyl sulphide in harbour seals. *Biology Letters* 2(1): 106–109.

Kremers D., Célérier A., Schaal B., Campagna S., Trabalon M., Böye M., Hausberger M., Lemasson A. 2016a. Sensory perception in cetaceans: Part I-Current knowledge about dolphin senses as a representative species. *Frontiers in Ecology and Evolution* 4(MAY): 1–17.

Kremers D., Célérier A., Schaal B., Campagna S., Trabalon M., Böye M., Hausberger M., Lemasson A. 2016b. Sensory perception in cetaceans: Part II-promising experimental approaches to study chemoreception in dolphins. *Frontiers in Ecology and Evolution* 4(MAY): 1–9.

Lascelles B., Notarbartolo Di Sciara G., Agardy T., Cuttelod A., Eckert S., Glowka L., Hoyt E., Llewellyn F., Louzao M., Ridoux V., Tetley M.J. 2014. Migratory marine species: Their status, threats and conservation management needs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24(S2): 111–127.

Lohmann K.J. 1991. Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Experimental Biology* 155(1): 37–49.

Lohmann K.J. 2013. Natal Homing and Imprinting in Sea Turtles. V: Lohmann K.J. (ur), Musick, J. (ur), Wyneken J. (ur). *The Biology of Sea Turtles, Volume III*. Boca Raton. CRC Press: 59-77.

Lohmann K.J., Lohmann C.M.F. 1996. Orientation and open-sea navigation in sea turtles. *Journal of Experimental Biology* 199(1), 73–81.

Lohmann K.J., Lohmann C.M. 2019. There and back again: natal homing by magnetic navigation in sea turtles and salmon. *Journal of Experimental Biology*, 222(Suppl 1).

Lohmann K.J., Luschi P., Hays G.C. 2008. Goal navigation and island-finding in sea turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356(1–2): 83–95.

Luschi P., Hays G.C., Del Seppia C., Marsh R., Papi F. 1998. The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265(1412): 2279–2284.

Luschi P., Lutjeharms J.R.E., Lambardi P., Mencacci R., Huges G.R., Hays G.C. 2006. A review of migratory behaviour of sea turtles off southeastern Africa: review article. *South African Journal of Science* 102(1 & 2): 51–58.

McCauley D.J., Pinsky M.L., Palumbi S.R., Estes J.A., Joyce F.H., Warner R.R. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* 347(6219): 1255641.

Merkel F. W., Wiltshko W. 1965. Magnetismus und richtungsfinden zugunruhiger rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Vogelwarte* 23(1): 71.

Montgomery J.C., Walker M.M. 2001. Orientation and navigation in elasmobranchs: which way forward? 109–116.

Mora C.V., Davison M., Wild M.J., Walker M.M. 2004. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature* 432(7016): 508–511.

Mouritsen H. 2004. Migratory Birds Use Head Scans to Detect the Direction of the Earth's Magnetic Field. *Current Biology* 14: 1946–1949.

Mouritsen H. 2014. Magnetoreception in Birds and Its Use for Long-Distance Migration. In *Sturkie's Avian Physiology: Sixth Edition*: 113-133.

Mouritsen H. 2018. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature* 558(7708): 50–59.

Mouritsen H., Ritz T. 2005. Magnetoreception and its use in bird navigation. *Current Opinion in Neurobiology* 15(4): 406–414.

Nevitt G.A., Bonadonna F. 2005. Sensitivity to dimethyl sulphide suggests a mechanism for olfactory navigation by seabirds. *Biology Letters* 1(3): 303–305.

Nosal A.P., Chao Y., Farrara J.D., Chai F., Hastings P.A. 2016. Olfaction contributes to pelagic navigation in a coastal shark. *PLoS ONE* 11(1): 1–17.

Papi F. (1992). General aspects. *Animal homing*: 1-18.

Papi F., Luschi P., Åkesson S., Capogrossi S., Hays G.C. 2000. Open-sea migration of magnetically disturbed sea turtles. *Journal of Experimental Biology* 203(22): 3435–3443.

Paulin M.G. 1995. Electroreception and the compass sense of sharks. *Journal of Theoretical Biology* 174(3): 325–339.

Pilleri G., Knuckey J. 1968. The distribution, navigation and orientation by the sun of *Delphinus delphis* L. in the western Mediterranean. *Experientia* 24(4): 394-396.

Piniak W.E.D. 2012. *Acoustic Ecology of Sea Turtles: Implications for Conservation*. 136.

Plotkin P. 2003. *Adult Migrations and Habitat Use*. V: Lutz P. (ur), Musick J. (ur), Wyneken J. (ur). *The Biology of Sea Turtles, Volume II*. Boca Raton. CRC Press: 225-241.

Pollonara E., Luschi P., Guilford T., Wikelski M., Bonadonna F., Gagliardo A. 2015. Olfaction and topography, but not magnetic cues, control navigation in a pelagic seabird:

Displacements with shearwaters in the Mediterranean Sea. *Scientific Reports* 5(November): 1–10.

Purves D., Augustine G.J., Fitzpatrick D., Katz L.C., LaMantia A.S., McNamara J.O., Williams S.M. 2001. The Organization of the Olfactory System. *Neuroscience*: 337-354.

Sand O., Karlsen, H.E. 2000. Detection of infrasound and linear acceleration in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1401): 1295-1298.

Schulten K., Swenberg C.E., Weiler A. 1978. A Biomagnetic Sensory Mechanism Based on Magnetic Field Modulated Coherent Electron Spin Motion. In *Zeitschrift für Physikalische Chemie* 111(1): 1–5.

Smith T.D., Bhatnagar K.P. 2019. Anatomy of the olfactory system. *Handbook of Clinical Neurology* 164: 17-28.

Straka H., Baker R. 2011. Vestibular system and anatomy and physiology. *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment* (Issue September 2016): 244-251.

Treiber C.D., Salzer M.C., Riegler J., Edelman N., Sugar C., Breuss M., Pichler P., Cadiou H., Saunders M., Lythgoe M., Shaw J., Keays D.A. 2012. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature* 484(7394): 367–370.

Wiltschko R., Wiltschko W. 1995. Magnetic orientation in animals.

Yopak K.E., Lisney T.J., Collin S.P. 2015. Not all sharks are “swimming noses”: variation in olfactory bulb size in cartilaginous fishes. *Brain Structure and Function* 220(2): 1127–1143.

Zoeger J., Dunn J.R., Fuller M. 1981. Magnetic material in the head of the common Pacific dolphin, *Science* 205:1027-1028.