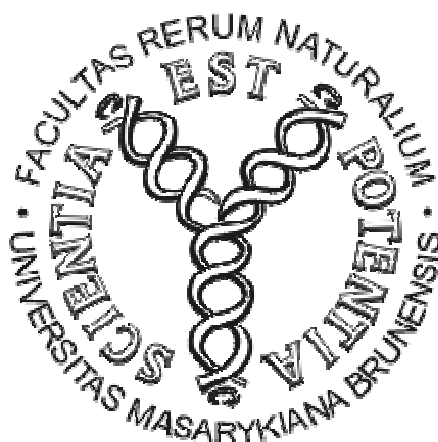


**Masarykova univerzita**

**Přírodovědecká fakulta**

Ústav experimentální biologie

Oddělení fyziologie a imunologie živočichů



# **Klidové stavy živočichů**

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Martin Vácha, Ph.D.

Brno 2007

Martina Vašíčková

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala zcela samostatně za použití uvedené literatury.

.....

Podpis

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat RNDr. Martinu Váchovi, Ph.D. za cenné připomínky a rady, odborné vedení a ochotnou pomoc při vypracovávání mé bakalářské práce.

# OBSAH

<b>1. Úvod.....</b>	<b>7</b>
<b>2. Adaptace živočichů na teplotu prostředí.....</b>	<b>8</b>
2.1. Poikilotermové.....	8
2.2. Homoiotermové.....	9
<b>3. Reakce na změny teploty.....</b>	<b>9</b>
3.1. Reakce na chlad.....	9
3.2. Reakce na zvýšenou teplotu.....	10
3.3. Termoregulace v ontogenezi.....	11
<b>4. Řízená hypotermie.....</b>	<b>11</b>
4.1. Formy řízené hypotermie.....	11
4.2. Energetické hledisko.....	13
<b>5. Hibernace.....</b>	<b>14</b>
5.1. Obecná charakteristika.....	14
5.2. Hnědá tuková tkáň.....	14
5.3. Vliv velikosti těla na průběh hibernace.....	15
5.4. Vliv stravy na průběh hibernace.....	16
5.5. Proces superochlazení.....	17
5.6. Periodická probouzení.....	18
5.7. Sociální hibernace.....	20
5.8. Nepravá hibernace.....	21
5.9. Technologie ve výzkumu hibernace.....	22
<b>6. Estivace.....</b>	<b>22</b>
6.1. Obecná charakteristika.....	22
6.2. Evaporace.....	23
6.3. Exkrece.....	24
6.4. Vodní bilance bezobratlých.....	26
6.5. Vodní bilance obratlovců.....	26
6.6. Metabolismus v průběhu estivace.....	28
<b>7. Torpor.....</b>	<b>29</b>
7.1. Obecná charakteristika.....	29
7.2. Průběh torporu.....	30

7.3. Metabolické změny.....	32
7.4. Kolibříci a torpor.....	33
<b>8. Diapauza.....</b>	<b>34</b>
8.1. Obecná charakteristika.....	34
8.2. Krátký a dlouhý životní cyklus hmyzu.....	35
8.3. Průběh diapauzy.....	35
8.4. Hormonální regulace.....	38
<b>9. Závěr.....</b>	<b>41</b>
<b>10. Literatura.....</b>	<b>42</b>

## **Shrnutí**

Tato práce poskytuje základní informace o klidových stavech živočichů, k nimž patří hibernace, estivace, torpor a diapauza. Jde o stavy, při nichž se výrazně snižují energetické požadavky živočichů, čímž je zajištěna vyšší pravděpodobnost přežití v období chladu, nebo naopak extrémního horka a sucha.

Úvod je zaměřen na vztah organismu k prostředí a na jeho reakce při změnách okolní teploty. V dalších kapitolách jsou podrobněji rozebrány jednotlivé klidové stavy, jejich obecná charakteristika, fyziologické projevy a druhově specifické zvláštnosti.

## **Resume**

This thesis provides information about maintenance of an organism such as hibernation, estivation, torpor and diapauses. Energetic demand is incredibly decreased during these states to ensure a better chance of survival in both types of extreme conditions: cold period and dry, hot period.

The introduction is focused on the relationship between an organism and environment and its reaction to outside temperatures. In next chapters are analysed particular quiescent states, its general characterization, physiological demonstration and specific species specialities.

## **1. Úvod**

Každý živý organismus je během svého života vystaven celé řadě různých vnějších podmínek, kterým se musí přizpůsobit, aby přežil. O vyrovnání organismu s prostředím rozhodují dva zásadní faktory:

- intenzita a časové působení vlivů vnějšího prostředí a jejich vzájemná kombinace
- schopnost organismu se s těmito vlivy vyrovnávat, což je do jisté míry dáno průběhem ontogeneze i fylogeneze

Vztah mezi organismem a vnějším prostředím je velmi složitý. Tím je dána i velká variabilita odpovědí na změny podmínek v jednotlivých obdobích jeho života. U většiny živočišných druhů se odpovědi na stejný podnět liší. Udržování relativně stabilního stavu organismu je zajištěno regulačními mechanismy, které jsou schopné vyrovnávat menší i větší výkyvy vnějšího prostředí. Jsou nastaveny na určitý rozsah funkcí, což je dáno historickým vývojem jedince i druhu (Petrásek a kol., 1992).

Klidové stavy jsou reakcí organismu na extrémní podmínky prostředí, ve kterých by udržování aktivního stavu života znamenalo neúnosné energetické náklady, které by živočich nebyl schopen přežít. Klidové stavy jsou z energetického hlediska zajímavé jako aktivně probíhající a řízený děj. Mnoho živočichů prokazuje udivující schopnost omezit své životní funkce na naprosté minimum a tímto způsobem přečkat nepříznivá období. Tato práce shrnuje některé základní poznatky o těchto schopnostech, z jejichž poznání by mohla čerpat i lidská lékařská fyziologie.

Hlavním faktorem, který ovlivňuje organismus po celý jeho život, je teplota prostředí. Její hodnota je během jednotlivých ročních období značně proměnlivá, což se odráží ve fyziologii většiny druhů živočichů. Existuje tzv. teplotní optimum, jehož překročení vede k celé řadě změn (a to i na molekulární úrovni), kterými se živočich snaží s extrémními podmínkami vyrovnat tak, aby přežil. Jednotlivé druhy živočichů vykazují odlišnou úroveň adaptace na změny teploty, k čemuž využívají různých mechanismů. Nejen udržování teploty těla, ale i hospodaření s vodou úzce souvisí s vyrovnáním se s okolní teplotou. Tato problematika je podrobněji popsána v následujících kapitolách.

## **2. Adaptace živočichů na teplotu prostředí**

Jak již bylo řečeno, je teplota jedním z dominantních faktorů, kterému se organismus musí přizpůsobit. Zdrojem tepla je především sluneční záření, ale biologicky účinná je pouze ta část tepelné energie, která je absorbována do tkání organismů. V přírodě se teplota pohybuje v rozmezí +40 až -50°C, v závislosti především na zeměpisné poloze a na ročním období.

Na základě způsobu, jakým se organismy s okolní teplotou vyrovnávají, je můžeme rozdělit do dvou skupin:

- poikilotermové (typicky bezobratlí a nižší obratlovci) udržují svoji tělesnou teplotu v přímé závislosti na teplotě okolí
- homoiotermové (typicky vyšší obratlovci) jsou schopni udržovat svoji tělesnou teplotu na stálé úrovni

(Petrásek a kol., 1992)

### **2.1. Poikilotermové**

I poikilotermní živočichové jsou schopni do určité míry regulovat svoji tělesnou teplotu. Tato regulace je však pouze krátkodobá. Při vyšších teplotách okolí snižují svoji tělesnou teplotu zvýšením transpirace vody, při nižších teplotách mohou svoji tělesnou teplotu naopak zvýšit zrychlením metabolismu. Ztráty tepla lze redukovat i shlukováním většího počtu jedinců. S těmito pochody se setkáváme u blanokřídlých (*Hymenoptera*), kteří žijí ve společenstvech. Teplota těla hmyzu je důležitá při letu, lze ji zvýšit kontrakcemi svalů thoraxu, vibrací křídel a chvěním těla. Vyšší tělesnou teplotu udržují také různá izolační zařízení (šupinky, štětky). Jednotlivé druhy hmyzu jsou přizpůsobeny velkým rozdílům teplot díky metabolickým změnám.

Změny okamžité - jsou značně složité, spočívají v přímém působení teploty na fyzikální a kinetické vlastnosti enzymů nebo v interakci mezi enzymy a tzv. modulačními metabolity, jako jsou nukleotidy. Významná je i existence isoenzymů, které jsou vlivem teploty aktivovány a celkový metabolismus se pak jejich činností jeví jako teplotně nezávislý.

Změny pomalé - trvají dny i týdny, dochází při nich k syntéze enzymatických bílkovin (vlastní adaptace). Jejich vlivem zůstává organismus při změnách teploty stejně fyziologicky aktivní jako při teplotě standardní. Je to způsobeno změnami v syntéze



enzymů a v jejich koncentraci. Dochází ke zvýšené tvorbě nových isoenzymů, které jsou lépe odolné vůči teplotním rozdílům (Petrásek a kol., 1992).

## **2.2. Homoiotermové**

Homoiotermové udržují svoji tělesnou teplotu na relativně stálé úrovni i při značných výkyvech okolní teploty. To jim umožňují dva základní mechanismy:

- fyzikální termoregulace
- chemická termoregulace

Fyzikální termoregulace zahrnuje výdej tepla do okolí a procesy, jimiž tělo teplo naopak získává. Organismus reguluje výměnu tepla různými způsoby, jako je pocení, izolace kožními útvary, tukovou vrstvou, vasodilatace, vasokonstrikce. Patří sem i změny v chování živočichů, které zabraňují tepelným ztrátám (shlukování, choulení) nebo je naopak umožňují (mávání uší u slonů).

Chemická termoregulace udržuje tepelnou rovnováhu v těle zvýšením metabolismu. Při nižších teplotách stoupá úroveň metabolických pochodů - tzv. zóna první chemické termoregulace. Zvyšování produkce tepla má však svoji maximální hodnotu omezenou. Nejnižší teplota, při níž metabolismus činí přibližně čtyřnásobek hodnoty bazálního metabolismu, se označuje jako tzv. spodní limit přežití. Ke zvýšení metabolismu dochází i v případě růstu teploty nad zónu termoneutrality, kdy jsou tvorba a výdej tepla v rovnováze - tzv. zóna druhé chemické termoregulace (Petrásek a kol., 1992).

## **3. Reakce na změny teploty**

### **3.1. Reakce na chlad**

Homoiotermové žijí v mírném nebo studeném pásmu - tělesná teplota je tedy vyšší než teplota okolí a je na různých místech těla rozdílná. Na základě termodynamických zákonů přechází teplo z těla do prostředí a tím dochází k podchlazování povrchových částí těla. Rozlišuje se teplota tělesné slupky a tělního jádra (rektální teplota).

Rektální teplota je zvyšována svalovou činností, závisí tedy na fyziologickém stavu organismu. U homoiotermních živočichů se klidová teplota pohybuje v rozmezí 36 - 42°C, u savců kolem 37°C, u ptáků až 39 - 40°C.

Teplota tělní slupky je variabilnější než teplota jádra, je více ovlivnitelná okolní teplotou. Čím větší je rozdíl mezi teplotou těla a okolím, tím více je živočich vystaven prochládní.

Při poklesu okolní teploty reaguje živočich tak, aby došlo k ustálení nové rovnováhy mezi teplotou jeho těla a teplotou prostředí. Tepelné ztráty jsou vyrovnávány zvýšenou produkcí tepla. Toho lze dosáhnout třemi způsoby:

Pohybovou aktivitou - zvyšuje se hodnota metabolismu.

Svalovým třesem - zahrnuje složité pochody uvolňování svalového a jaterního glykogenu. Je energeticky efektivnější než pohybová aktivita. Řízení třesu je reflexní, k jeho vyvolání dochází podrážděním primárního termoregulačního centra v hypotalamu.

Netřesovou termogenezi - produkce tepla se zvyšuje bez svalové aktivity, vlivem činnosti hormonů. Je řízena sympatickou nervovou soustavou, hlavně zadní částí hypotalamu (Petrásek a kol., 1992).

Vlivem chladu dojde k podráždění sympatiku, což vyvolá vasokonstrikci cév tělní slupky. Pokud tento způsob snižování tepelných ztrát již nestačí, je teplo získáváno z dalších zdrojů. Hlavním zdrojem tepla je tedy kromě kosterní svaloviny nebo jater hnědá tuková tkáň. Na zvýšení produkce tepla se podílí hormony, enzymy a vitamíny, projevuje se větší spotřebou kyslíku a zvýšením metabolismu (Petrásek a kol., 1992).

### **3.2. Reakce na zvýšenou teplotu**

Homoiotermní živočichové jsou schopni přizpůsobit se i poměrně dlouhodobému působení vyšší teploty prostředí. Závisí to především na jejich tělesné hmotnosti. Velcí, dobře izolovaní savci mohou pociťovat stres z nadměrného horka již při 25°C, menší druhy savců a ptáků až při teplotě přesahující 35°C (Withers, 1992).

Nárůst teploty vede ke zvýšení tepelné vodivosti na horní hranici zóny termoneutrality, což je zajištěno změnami v držení těla, vyšším periferním tokem krve, částečnými ztrátami tělního pokryvu a větší hodnotou výparu. Živočichové pro ochlazení organismu využívají různých mechanismů. Patří sem pocení, zrychlené dýchání, mávání křídlů nebo zvýšená produkce slin. Mnoho druhů vyhledává stín a různé úkryty, jako jsou nory a doupata.

Tělesná teplota se také může zvýšit při pasivních ztrátách tepla za účelem udržování stálého rozdílu mezi tělesnou a okolní teplotou. Tím se zvýší i hodnota metabolické

produkce tepla. Homoiotermové tolerují i velmi vysoké teploty okolí, až 40 - 60°C, ale pouze krátkodobě. U mnoha druhů živočichů dochází při teplotním stresu k tzv. hypertermii. Jedná se o stav zvýšené tělesné teploty vlivem hromadění tepla při vysoké teplotě okolí (Withers, 1992).

### **3.3. Termoregulace v ontogenezi**

Savci a ptáci mají při narození rozdílně vyvinutou kvalitu termoregulačních mechanismů. Na základě toho je lze rozdělit do tří skupin:

- zralé formy
- formy s termoregulací odlišnou od dospělých jedinců
- nezralé formy

Novorozenci a mláďata mívají obvykle nižší termoregulační kapacitu než dospělí jedinci, což je částečně dáno jejich malou velikostí (M. Vácha a kol., 2004).

Je zřejmé, že mláďata menších druhů budou mít mechanismus termoregulace složitější než mláďata větších druhů. Vliv na tento proces mají i vztahy a chování mláďat (choulení) a dospělých (stavění hnízda, ochrana). Společný život většího počtu jedinců příznivě ovlivňuje kapacitu termoregulace. Rozvoj termoregulačních mechanismů tedy úzce souvisí s etologií a rozhoduje o tom, zda je živočich schopen samostatně existovat či nikoliv (Withers, 1992).

## **4. Řízená hypotermie**

Většina druhů savců a ptáků je schopna snížit svoji tělesnou teplotu a vyrovnat se tak s nepříznivými podmínkami prostředí, k nimž patří zejména dlouhodobější působení chladu nebo naopak nadměrného horka a sucha. Tento jev zvaný hypotermie je druhově specifický a závisí na klimatických poměrech prostředí. Každý živočich však má určitou horní a dolní hranici tělesné teploty, kterou je schopen tolerovat (Hill a kol., 2004).

### **4.1. Formy řízené hypotermie**

Mezi dobře známé a důležité formy hypotermie patří hibernace, estivace a torpor. Všechny tyto stavy jsou charakteristické snížením tělesné teploty a snížením metabolismu aktivní biochemickou regulací. Rozlišují se z hlediska průběhu a ročních období, ve kterých se s nimi setkáváme.

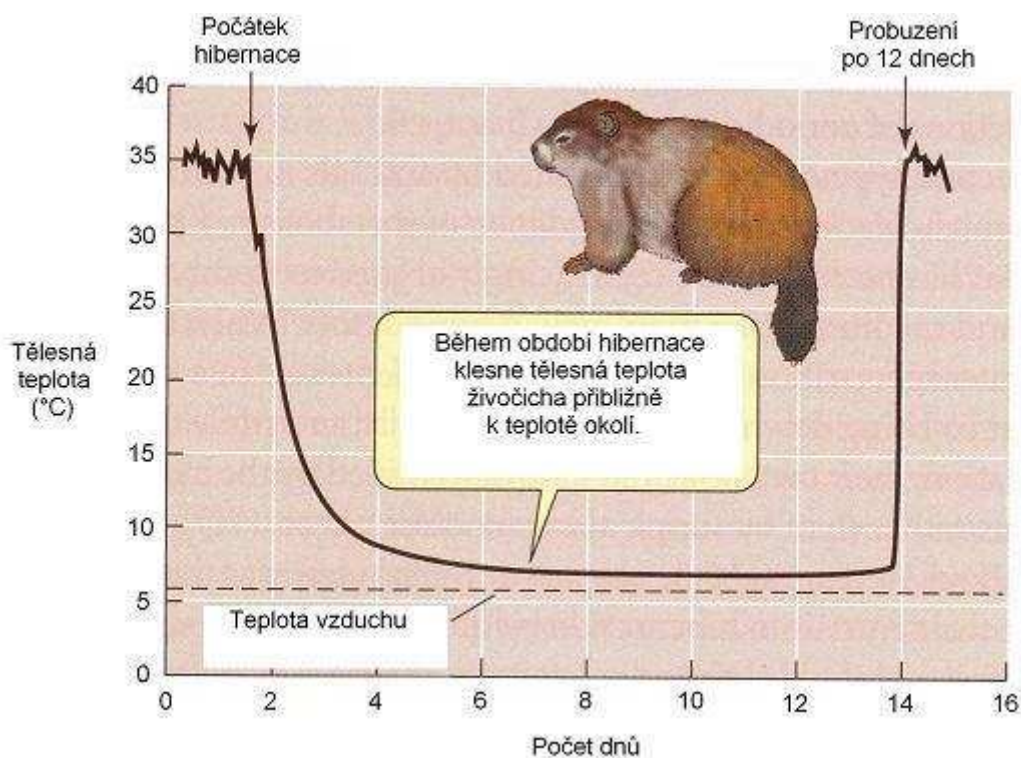
Hibernace - živočichové snižují svoji tělesnou teplotu přibližně k teplotě okolí na několik dnů, někdy i měsíců. Nastává v zimním období (OBR. 1).

Estivace - ke snížení tělesné teploty dochází v průběhu léta.

Torpor - tělesná teplota živočichů poklesne k teplotě okolí pouze na určitou část dne. Vyskytuje se v různých ročních obdobích.

K tomuto rozdělení je nutno dodat, že s estivací se můžeme setkat i u poikilotermních živočichů. V jejich případě se však nejedná o formu hypotermie, jelikož regulovaného snížení tělesné teploty jsou schopni pouze homoiotermové.

Zvláštním případem klidového stavu je diapauza, vyskytující se u většiny skupin hmyzu. Nevyznačuje se hypotermií, ale pozastavením růstu a vývoje v kterékoliv fázi životního cyklu hmyzu (v závislosti na druhu).



OBR. 1 Zobrazení vysvětluje změny tělesné teploty od počátku do konce období kontrované hypotermie (Zdroj: Hill a kol., 2004).

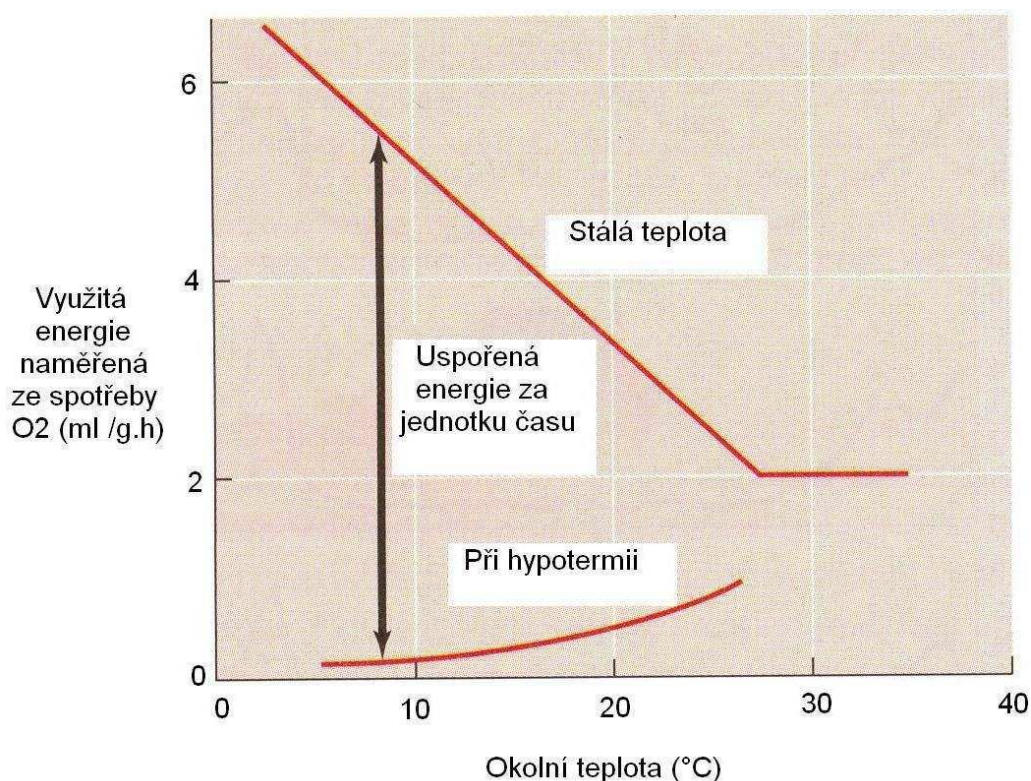
Mimo uvedené, existuje ještě další způsob adaptace na změny teploty. V některých případech podléhají homoiotermní živočichové hypotermii, avšak jejich tělesná teplota neklesá k teplotě okolí, ale snižuje se jen o několik stupňů. Příkladem tohoto jevu je Pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), jejíž tělesná teplota se v chladném zimním počasí snižuje

až o 7°C. Její teplota je pak 31 - 34°C, což je zřetelná hypotermie, ale nikoliv výše okolní teploty. Takto slabá hypotermie není označována jako hibernace, estivace nebo torpor, nadále se při ní vydává metabolická energie potřebná k zachování tepla. Formu slabé hypotermie využívají též některé druhy medvědů. Někdy se pro tento stav užívá pojem zimní spánek nebo nepravá hibernace (Hill a kol.,2004).

O jednotlivých výše zmíněných klidových stavech bude pojednáno v následujících kapitolách práce, kde jsou uvedeny podrobnější informace týkající se jejich obecných i specifických znaků.

## 4.2. Energetické hledisko

Stálost tělesné teploty je energeticky velmi náročná. Proto živočichové schopni hibernace, estivace a torporu snižují svoji tělesnou teplotu a unikají tak vysokým energetickým požadavkům. Množství uspořené energie závisí na okolní teplotě a na průběhu hypotermie (OBR. 2).



OBR. 2 Závislost hodnoty uspořené energie na teplotě, rozdíl metabolických křivek během hypotermie a při udržování stálé tělesné teploty (Zdroj: Hill a kol., 2004).

Všechny formy hypotermie bývají ukončeny probuzením. Je to složitý fyziologický děj, při kterém se uplatňuje působení vlastních regulátorů nebo vnějších podnětů. Probíhá rychleji než usínání. K opětovnému oteplení organismu dochází vlivem tepla z metabolických dějů, vnější teplo tedy není k tomuto procesu třeba (Hill a kol., 2004).

## **5. Hibernace**

### **5.1. Obecná charakteristika**

Hibernace je významná forma hypotermie, způsob, jímž se živočichové vyrovnávají s dlouhodobějším působením chladu a zvyšují tak pravděpodobnost přežití i v extrémně nepříznivých podmínkách. Typickým znakem je ukládání značného množství tělesného tuku přibližně měsíc před jejím začátkem, v průběhu pak dochází k utlumení veškerých fyziologických funkcí organismu. Za rozhodující regulátor je považován spouštěcí hibernační faktor HIT (Hibernation Induction Trigger), což je specifický peptid tvořící se v mozku a uvolňovaný do oběhu (Vácha a kol., 2004).

Hibernace se vyskytuje u různých skupin vyšších obratlovců, jako jsou křečci, veverka, myši, svišti, některé druhy netopýrů a vačnatců. U ptáků je hibernace spíše vzácná, můžeme se s ní setkat pouze u kolibříků a lelků (Vácha a kol., 2004).

### **5.2. Hnědá tuková tkáň**

Hibernující druhy savců se vyznačují přítomností hnědého tuku, který byl poprvé popsán v roce 1551 Conradem Gessnerem, při jeho studiích svišťů evropských. Dlouho převládal názor, že hnědý tuk je charakteristický pouze pro dospělé jedince, dnes však víme, že se tato tkáň vyskytuje i u novorozenců (Hill a kol., 2004).

U živočichů rozlišujeme dva typy tukové tkáně. Obecná žlutá (unilokulární) tuková tkáň je složena z buněk, jejichž cytoplazma obsahuje jednu centrálně uloženou tukovou kapénku. Hnědá (multilokulární) tuková tkáň je tvořena buňkami, které mimo velký počet tukových kapének nesou i hnědé mitochondrie a několik tukových vakuol. Označení „hnědá“ vzniklo na základě velkého množství krevních kapilár a mitochondrií obsahujících barevné cytochromy (Petrásek a kol., 1992)

Hlavní funkcí hnědé tukové tkáně je transformovat energii z přijaté potravy na energii tepelnou. Celý proces je řízen nervy sympatiku. Teplo z hnědého tuku je krví dopravováno do střední části těla, čímž je zajištěno ohřívání životně důležitých orgánů při probouzení z hibernace. Hodnota termogeneze je řízena hormony hypothalamu, stejně

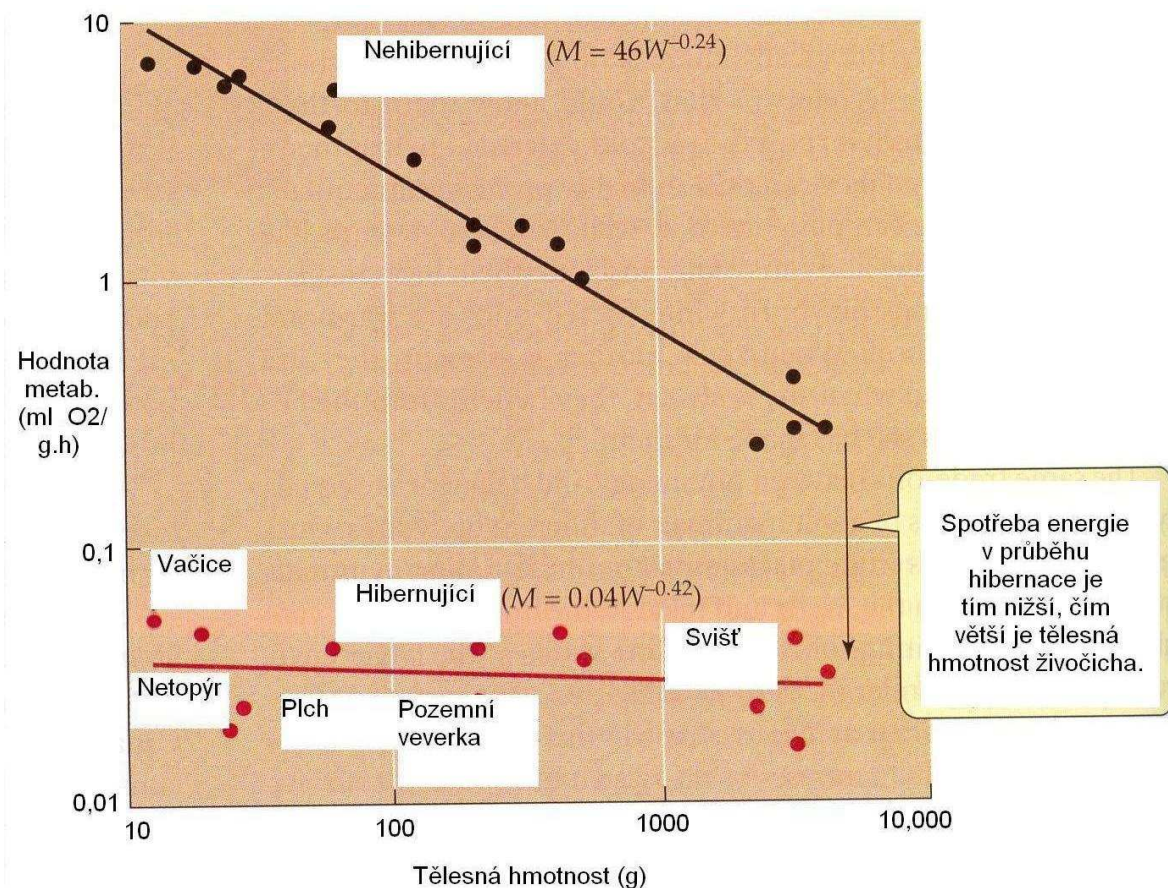


jako metabolická regulace. Při aktivaci hnědé tukové tkáně dochází k vyššímu spalování lipidů a glukózy (Canon a Nedergaard, 2004).

Je tedy zřejmé, že hnědá tuková tkáň je v mnoha procesech nezastupitelná a zvyšuje pravděpodobnost přežití i za extrémních mrazů.

### 5.3. Vliv velikosti těla na průběh hibernace

Savci žijící na velmi chladných místech zeměkoule využívají hibernaci jako způsob vypořádání se s nepříznivými podmínkami zimy. Výskyt hibernace úzce souvisí s velikostí těla. Jako příklad lze uvést arktickou veverku (*Spermophilus parryii*), vážící 500 - 800 g a alpského sviště (*Marmota marmota*), jehož hmotnost činí 4 - 5 kg. Některé studie ukázaly, že čím je živočich menší, tím vyšší bude hodnota energie nastřádané během hibernace (OBR. 3).



OBR. 3 Množství energie uspořené hibernací. Černá přímka zobrazuje vztah mezi hodnotou metabolismu a tělesnou váhou nehibernujících živočichů - hodnota metabolismu podstatně klesá s rostoucí váhou. Červená přímka zobrazuje stejný vztah u hibernantů - metabolická hodnota je pro všechny živočichy téměř stejná (Zdroj: Hill a kol., 2004).

Vliv velikosti těla na hodnotu uspořené energie během hibernace je jedním z důvodů, proč větší druhy savců vyskytující se v mrazivém podnebí zůstávají po celý rok aktivní a hibernace u nich nenastává (Hill a kol., 2004).

#### **5.4. Vliv stravy na průběh hibernace**

Ve stresových podmínkách bývá pro živočichy důležitější složení přijímané potravy než její množství. Složení potravy úzce souvisí s fyziologií hibernace. S blížící se zimou živočichové shromažďují velké zásoby bílého tuku, který slouží jako tkáň uskladňovací (na rozdíl od hnědého tuku, majícího funkci tkáně tepelné).

Lipidy přijímané v potravě se ukládají do tukové tkáně, která mohutní, později bývají využívány k pokrytí metabolických potřeb. Tyto lipidy patří mezi triacylglyceroly a jsou shromažďovány ve formě kapiček ve specializovaných buňkách zvaných adipocyty. Přibírání vyžaduje čas, proto živočichové začínají ukládat tuk přibližně měsíc před začátkem hibernace. Podnětem může být zkracování délky dne v období podzimu, u některých živočichů bývá přibírání naprogramováno endogenně.

Ukládání tuku u hibernantů závisí na obsahu vyšších mastných kyselin v přijímané potravě. Molekula triacylglycerolu je složena ze tří molekul mastných kyselin, které lze z chemického hlediska rozdělit do tří kategorií:

- nasycené mastné kyseliny, které neobsahují dvojnou vazbu C=C
- mononenasycené mastné kyseliny, obsahující jednu dvojnou vazbu
- polynenasycené mastné kyseliny, obsahující dvě a více dvojných vazeb

Savci nejsou schopni většinu polynenasycených mastných kyselin sami syntetizovat, musí je proto přijímat v potravě. Patří mezi ně zejména kyselina linolová a  $\alpha$  - linoleová. Biochemické studie předpokládají, že uskladněné tuky musí být v tekutém stavu, jinak nemohou být efektivně metabolizovány. Pro živočichy je tedy výhodnější ukládat tuky bohaté na mono- a polynenasycené mastné kyseliny, které zůstávají v tekuté formě i při nižších teplotách. Relativně velké množství takovýchto mastných kyselin značně zvyšuje efektivitu hibernace. Důkazem tohoto tvrzení jsou laboratorní studie založené na krmení drobných hlodavců potravou bohatou na nenasycené nebo nasycené mastné kyseliny a potravou přechodnou (TAB. 1) (Hill a kol., 2004).



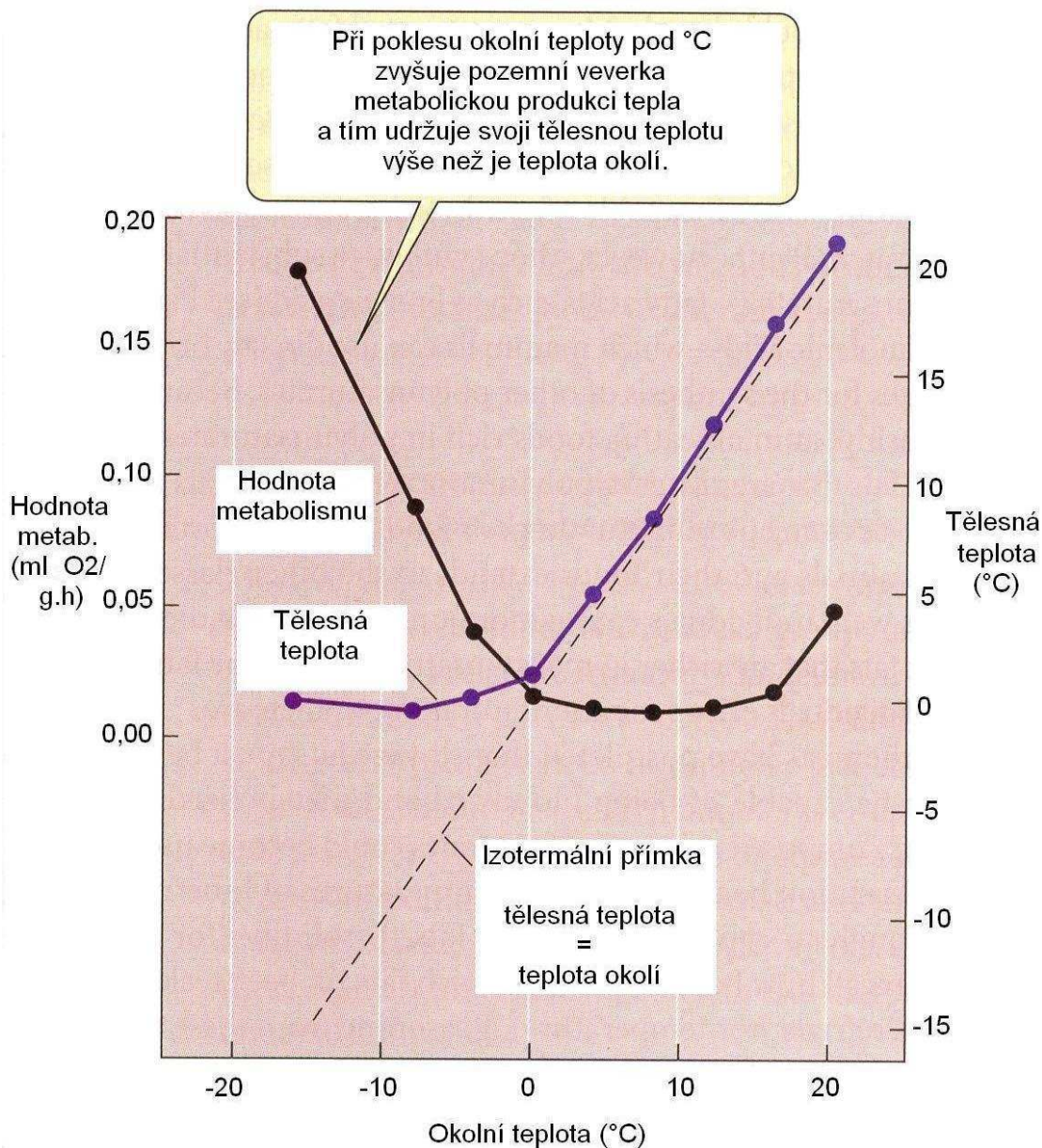
Potrava	Procenta hibernujících (%)	Nejnižší tělesná teplota, která nevyvolá probuzení (°C)	Spotřeba O <sub>2</sub> při okolní teplotě 2°C (ml O <sub>2</sub> /g.h)	Délka nepřetržitě hibernace při okolní teplotě 5°C (h)
Polynenasycené mastné kys.	100	0,6	0,034	138
Přechodná	100	1,2	0,047	110
Nasycené mastné kys.	75	2,2	0,064	92

*TAB. 1 Rozdíly v parametrech hibernace mezi skupinami hlodavců krměných odlišným typem potravy (Zdroj: Hill a kol., 2004).*

## 5.5. Proces superochlazení

Většina hibernujících druhů přežívá zimu v prostředí, kde teplota zůstává nad bodem mrazu. Výjimku tvoří živočichové žijící za polárním kruhem. Pro tuto oblast je typická trvale zmrzlá půda, tzv. permafrost. Vyskytuje se v hloubce 0,8 - 1m pod zemským povrchem a teplota zde dosahuje až k -25°C. Živočichové tak mohou hibernovat pouze v půdě nad permafrostem, která se v létě rozehřívá. Doupě nebo dutina, v níž živočich hibernuje se nazývá hibernákulum (Hill a kol., 2004).

Během prvních dvou krátkých period hibernace se teplota arktické veverky sníží na 1 - 2°C, což odpovídá teplotě hibernákula na počátku zimy. Postupně však teplota spadne pod bod mrazu, s čímž se živočichové žijící v extrémně chladných oblastech vyrovnávají zvláštním procesem, tzv. superochlazením. Jejich tělesná teplota poklesne až na -3°C bez zmrznutí, ačkoliv bod mrazu tělesných tekutin savců je -0,6°C. Superochlazení je vzácný jev, který svědčí o neobvyklé adaptaci na velké mrazy. Extrémně nízkým teplotám mohou hibernující živočichové čelit také termoregulací, při níž udržují tělesnou teplotu až o 10°C výše než je teplota půdy (OBR. 4). Vyžaduje to však větší produkci tepla, což zajišťuje termogeneze hnědé tukové tkáně (Hill a kol., 2004).



OBR. 4 Vztah mezi hodnotou metabolismu, tělesnou a okolní teplotou při hibernaci arktické veverky. Při poklesu okolní teploty tělesná teplota vzrůstá vlivem rychlejší produkce metabolického tepla (Zdroj: Hill a kol., 2004).

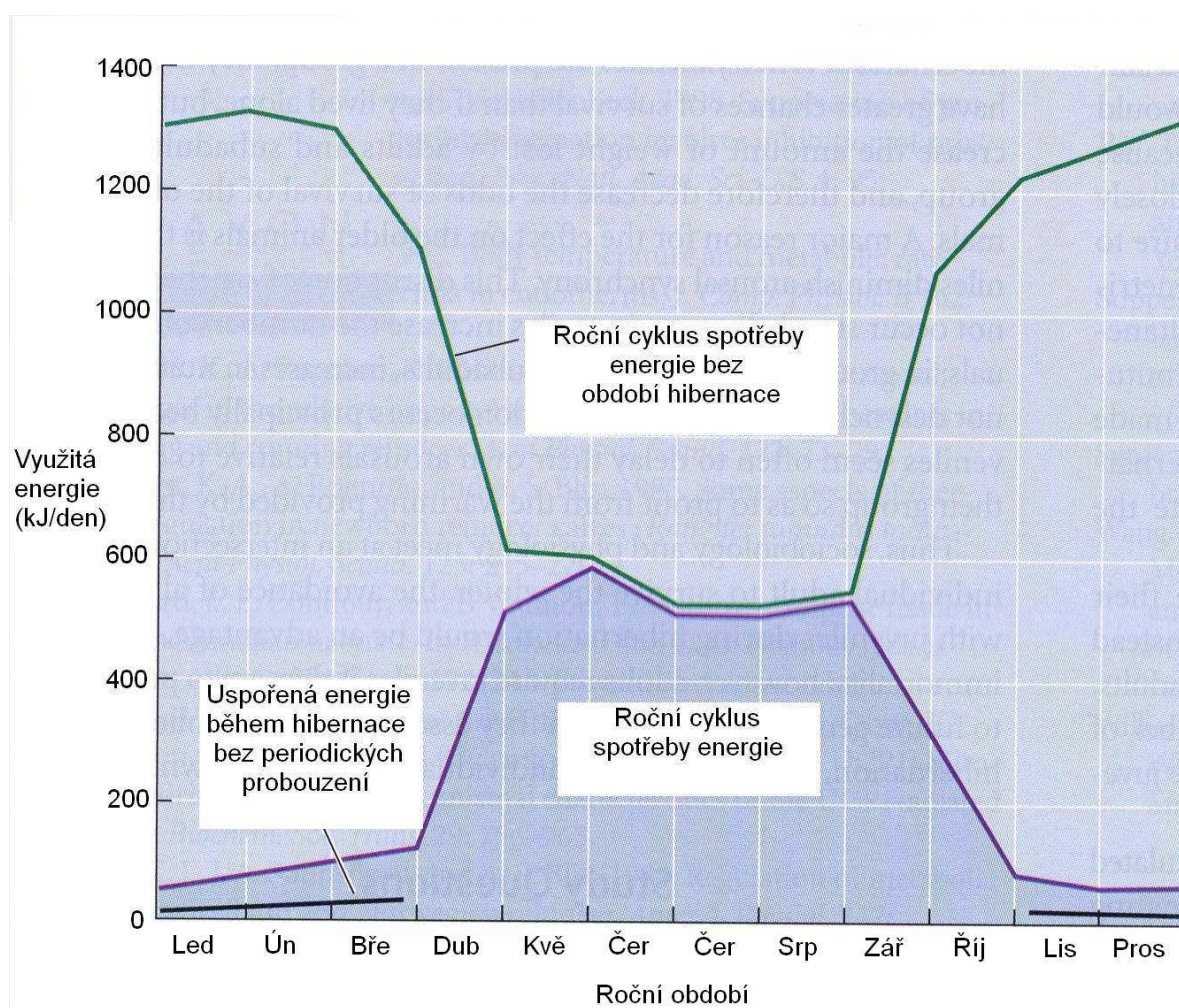
## 5.6. Periodická probouzení

Dlouhou dobu byla hibernace považována za nepřerušovanou. Ze studií záznamů tělesné teploty hibernantů se však zjistilo, že všechny druhy v období tohoto procesu podléhají dočasnému, periodicky se opakujícímu probouzení, aniž by opouštěli svá hibernákula. Výzkum provedený u druhu arktické veverky (*Spermophilus parryii*) ukázal, že během období hibernace dochází k probouzení až jedenáctkrát. Pro tento druh je typická



doba hypotermie 1 - 3 týdny. Mezi těmito periodami se živočich na 12 - 24 hodin probouzí, přičemž se jeho tělesná teplota zvýší na 36 - 37°C.

Pravidelná probouzení významně snižují hodnotu energie uspořené v průběhu hibernace (OBR. 5). Dokazuje to výpočet Lawrence Wang, provedený na základě studií druhu Richardsonovy veverka (*Spermophilus richardsonii*). Předpokládejme, že pokud by tyto veverka zůstaly aktivní, mohly by využít 100 jednotek energie. Během hibernace využijí 12 jednotek, z toho 10 vynaloží na pravidelná probouzení. Pokud by tedy setrvaly v nepřetržité hibernaci, spotřeba energie by činila pouze 2 jednotky. Ze statistických výpočtů je tedy zřejmé, že 80% energie je během hibernace využito na periodická probouzení (Hill a kol., 2004).



OBR. 5 Modrá křivka - roční cyklus využití energie

Zelená křivka - využitá energie mimo hibernaci

Černá křivka - využitá energie při hibernaci, ale bez periodických probouzení

(Zdroj: Hill a kol., 2004).

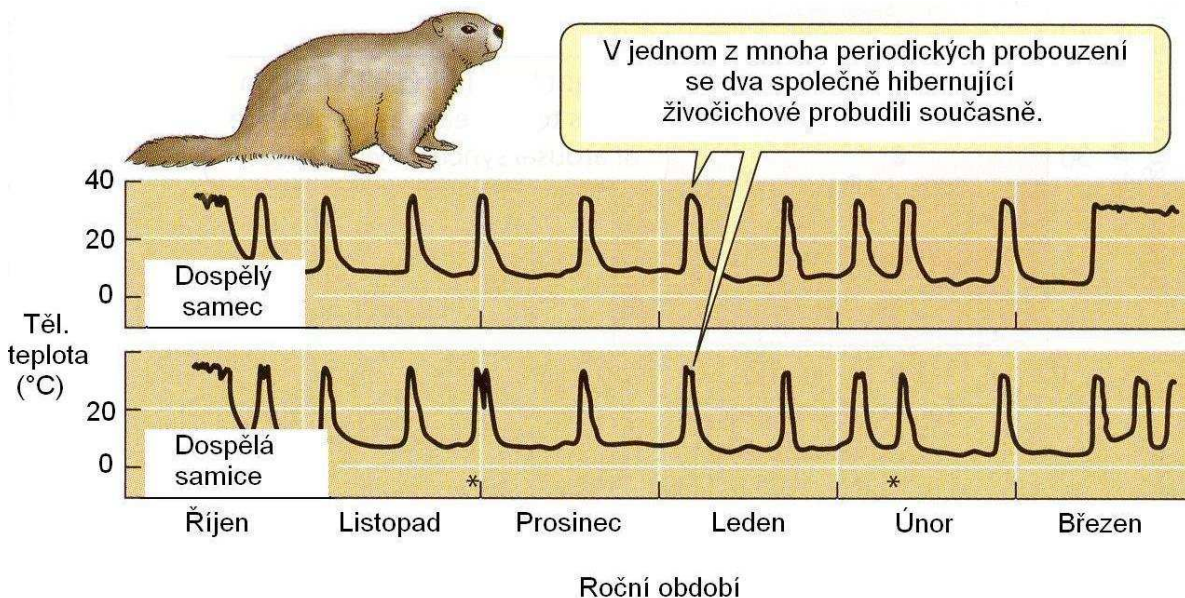
Živočichové vynakládají na pravidelná probouzení poměrně velké množství energie, tento proces by tedy měl mít určitý fyziologický význam. Na toto téma byla provedena celá řada výzkumů. Prvotní myšlenkou bylo, že jednotlivá probouzení umožňují živočichům zbavit se odpadních látek, ale ukázalo se, že koncentrace moči během hibernace klesá. Byla též navržena hypotéza, že živočichové nejsou schopni v průběhu hibernace spát, spánek tedy dohání v obdobích probouzení.

Ačkoliv je hibernace známá již po staletí a celá desetiletí byla detailně studována, pravou příčinu periodických probouzení se zatím nepodařilo odhalit (Hill a kol., 2004).

### 5.7. Sociální hibernace

Některé druhy savců nehibernují samostatně, ale ve skupinách. Označují se jako tzv. sociální hibernanti. Typická sociální skupina je složena z dominantního samce a samice a z mladších příbuzných živočichů různého věku. Všichni hibernují společně v počtu až dvaceti jedinců. Sociální hibernace zvyšuje pravděpodobnost přežití během zimy, a to zejména mláďat. Živočichové jsou schouleni těsně u sebe, což zajišťuje větší izolaci a nižší hodnotu metabolismu (Hill a kol., 2004).

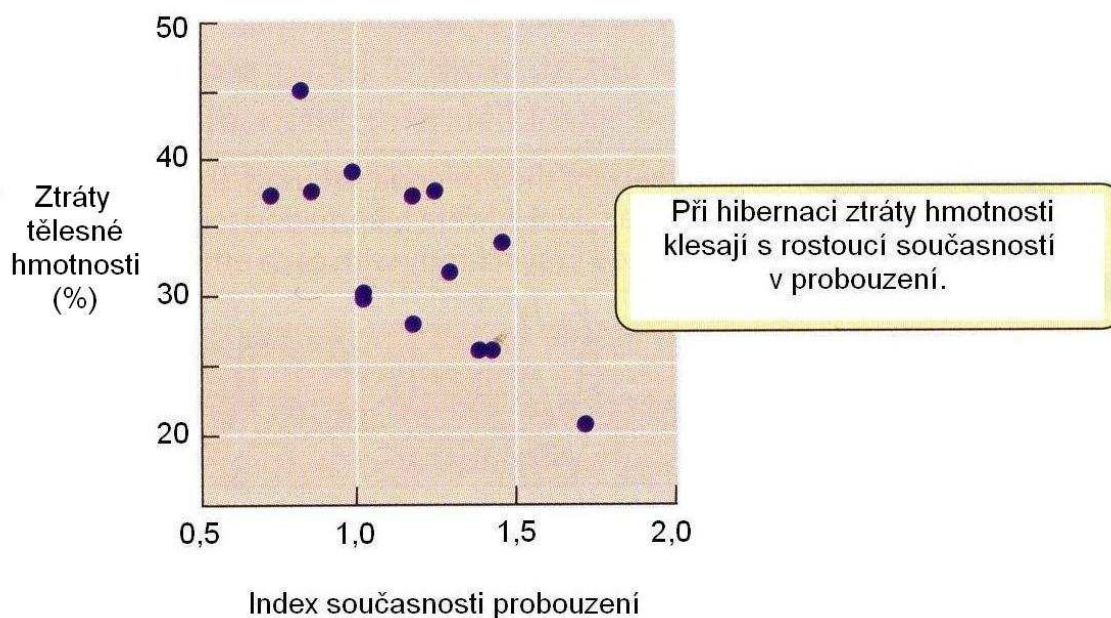
Významným současným objevem jsou společná periodická probouzení hibernantů (OBR.6).



OBR. 6 Současná periodická probouzení dvou dospělých jedinců hibernujících ve skupině (Zdroj: Hill a kol., 2004).



Současnost v probouzení snižuje energetické nároky. Kdyby se živočichové probouzeli samostatně, vzrostla by jejich spotřeba energie vlivem chladných tkání ostatních členů skupiny. Podle statistických výpočtů lze určit tzv. index současnosti v probouzení. Vysoký index znamená, že se jedinci probouzejí současně a během hibernace tak ztrácí 20 - 25% své tělesné hmotnosti. Nízký index říká, že současnost v probouzení je minimální, úbytek hmotnosti těchto jedinců činí 40 - 45%, tedy dvakrát tolik (OBR. 7). Vysoká ztráta tělesné hmotnosti snižuje u živočichů pravděpodobnost přežití, což je hlavním důvodem současných periodických probouzení. Sociální hibernace je tedy zřejmým důkazem o úzké souvislosti mezi sociobiologií a fyziologií živočichů (Hill a kol., 2004).



OBR. 7 Jednotlivé body znázorňují vztah mezi současným probouzením hibernujících živočichů a ztrátou jejich tělesné hmotnosti (Zdroj: Hill a kol., 2004).

## 5.8. Nepravá hibernace

U velkých druhů savců, především medvědů, se můžeme setkat s tzv. nepravou hibernací, označovanou také jako zimní spánek. Od pravé hibernace se liší tím, že v jeho průběhu dochází k poklesu tělesné teploty pouze o několik stupňů. Medvědi jsou při něm stočeni do klubíčka, zpravidla v nějakém bezpečném úkrytu, jako jsou jeskyně nebo duté kmeny stromů. Z důvodu velké tělesné hmotnosti a s tím související nízké hodnoty tepelných ztrát, mohou medvědi nasbírat dostatečné energetické rezervy pro zahájení

zimního spánku. Takto přezimující medvědi však zůstávají i nadále nebezpeční, jelikož jsou schopni rychlého probuzení a opětovného zahájení aktivity. Typické trvání zimního spánku je několik týdnů až měsíců. Během této doby dochází v těle živočicha k hromadění odpadních látek metabolismu. V průběhu zimního spánku zůstává tělesná teplota poměrně vysoká, uspořené energie tedy dosahuje podstatně nižší hodnoty než je tomu v případě pravé hibernace (Randall a kol., 2002).

Důvody, proč se hovoří o nepravé hibernaci jsou následující. Za prvé, velké druhy živočichů mají menší potřebu vytvářet zásoby potravy, jelikož jejich hodnota bazálního metabolismu je mnohem nižší. Za druhé, velká tělesná hmotnost a nízká hodnota metabolismu by vyžadovala značné energetické náklady ke zvýšení tělesné teploty při probouzení. Bylo zjištěno, že 200 - 300 kg medvěd by pro zvýšení tělesné teploty z 5°C na 37°C potřeboval 24 - 48 hodin a nespočet kalorií. To je hlavní důvod, proč medvědi vykazují pouze zimní spánek, nikoliv pravou hibernaci (Randall a kol., 2002).

## **5.9. Technologie ve výzkumu hibernace**

Hibernaci nelze považovat za všeobecnou, existuje několik druhů malých a středně velkých savců, kteří i ve velmi mrazivém období zůstávají aktivní.

Většina informací o hibernantech byla získána na základě technologické revoluce, která se udála v posledních desetiletích v celé řadě vědních disciplín. V biologii tak došlo k velkému pokroku ve vývoji techniky pro monitorování fyziologických projevů živočichů. Výzkum je založen na implantaci čipů, které pravidelně ukládají hodnoty naměřených teplot do paměti. Čip je schopen pracovat nepřetržitě po dobu několika měsíců, později je chirurgicky vyjmut a získaná data vyhodnocena. Díky tomuto postupu se významně rozšířily vědomosti o fyziologii hibernace (Hill a kol., 2004).

## **6. Estivace**

### **6.1. Obecná charakteristika**

Estivace patří mezi důležité formy hypotermie, umožňující živočichům přežít za nepříznivých podmínek, stejně jako hibernace nebo torpor. Je charakteristická snížením tělesné teploty v důsledku nadměrného horka a s tím spojeného nedostatku vody. Dochází při ní ke zpomalení dýchání a zeslabení srdeční činnosti a tím ke snížení veškerých energetických nároků. Setkáváme se s ní v létě, někdy se pro tento proces také užívá pojem dormance (Randall a kol., 2002).

S touto problematikou úzce souvisí značné ztráty vody v suchých obdobích. K důležitými procesům, které tyto ztráty umožňují, patří evaporace a exkrece, které budou podrobněji zmíněny v následující části práce.

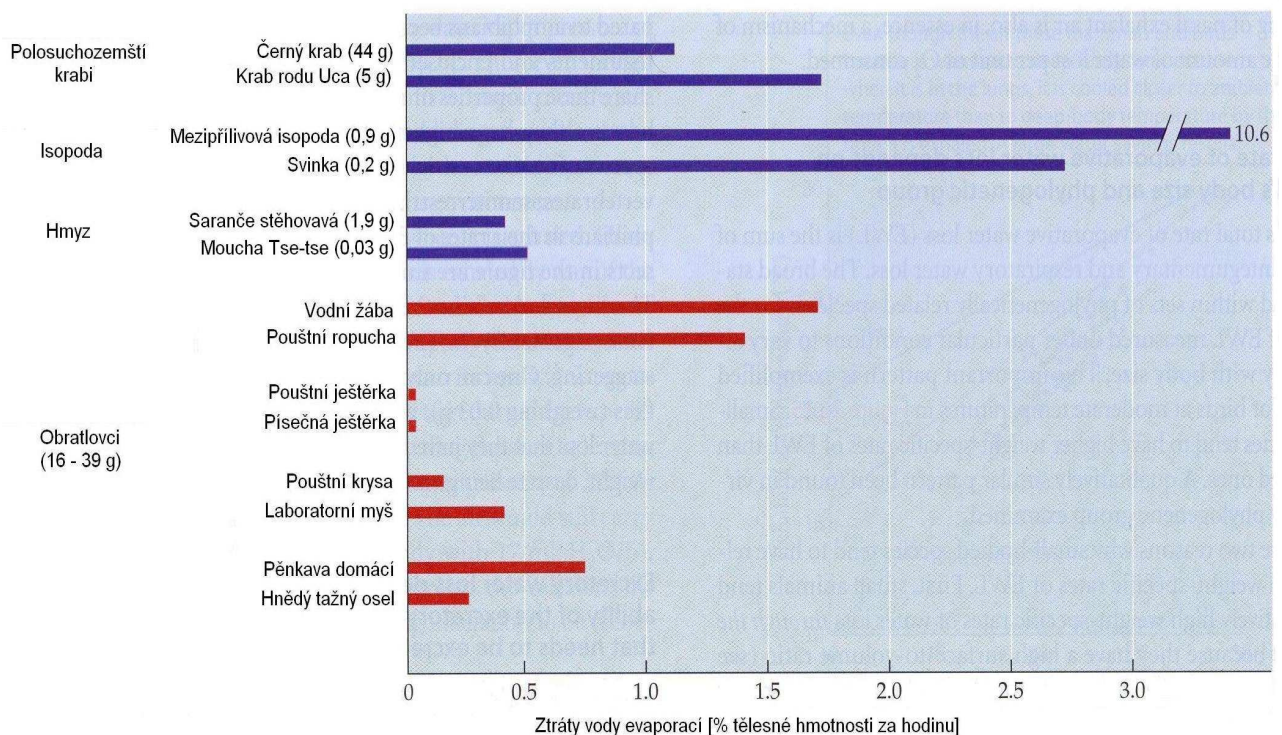
## 6.2. Evaporace

Vlivem nárůstu okolní teploty dochází u živočichů k vyšším ztrátám vody. Jedním z procesů, který tyto ztráty umožňuje, je dýchání a s ním spojený výpar. O ztrátách vody evaporací rozhoduje dýchací systém, který prostřednictvím jednotlivých anatomických struktur reguluje tlak vydechovaného vzduchu. Ztráty vody ovlivňuje i velikost respirační plochy (Withers, 1992).

Suchozemští živočichové nejsou schopni tolerovat velký výpar, mnozí proto mají vyvinuté rozmanité struktury, které ztráty vody snižují. Vzduch má vysoký difúzní koeficient, struktury tedy jeho transportu nebrání, ale vytváří bariéru pro průchod vody, čímž podstatně redukuje její ztráty v obdobích sucha (Withers, 1992).

Kutikula členovců má nízkou prostupnost pro vodu a kyslík, čímž ztráty vody výrazně redukuje. Hlemýždi vytváří během estivace tzv. epifragmu, bariéru kolem ulity, která snižuje evaporaci. K výměně vzduchu dochází specializovaným otvorem v epifragmě. Některé žáby v období sucha rovněž podléhají estivaci. Z nahromaděných vrstev epidermis vytváří kokon. Ten poté obalí celé tělo žáby (kromě nosních dírek) a snižuje tak ztráty vody. Evaporace musí být redukována i u skořápek ptačích vajec. Jsou proto opatřeny velkým množstvím pórů, které mají však poměrně vysokou propustnost vzduchu. Plíce obratlovců mají z důvodu většího množství vyměňovaného kyslíku vyšší hodnotu evaporace než tracheální systém hmyzu (Withers, 1992).

Na základě tlaku vzduchu a velikosti respirační plochy tedy lze určit celkovou hodnotu evaporace. Ta se mezi jednotlivými skupinami živočichů výrazně liší (OBR. 8). Plazi a obojživelníci mají díky málo propustné pokožce nízkou hodnotu evaporace, u ptáků a savců je hodnota mnohem vyšší (Hill a kol., 2004).



OBR. 8 Ztráty vody evaporací u jednotlivých skupin živočichů  
(Zdroj: Hill a kol., 2004).

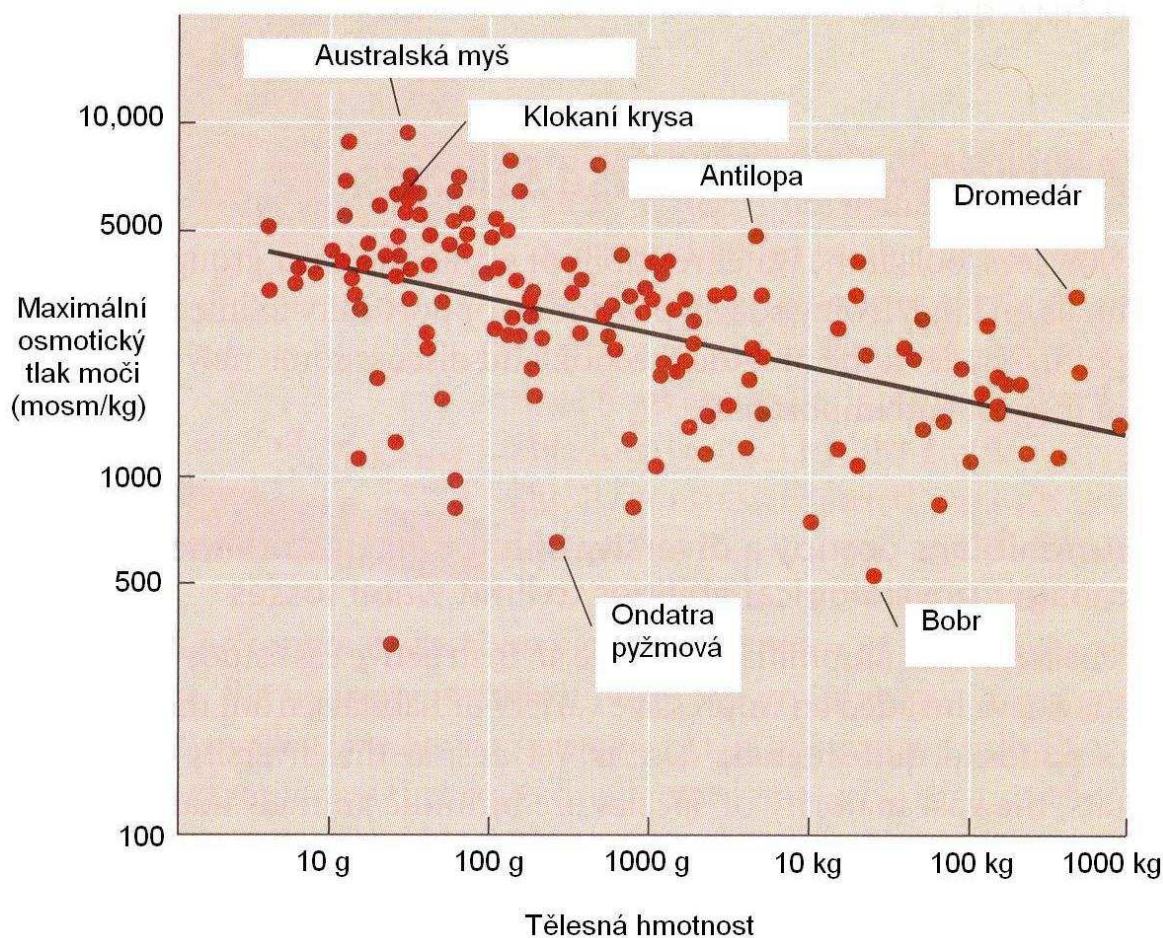
### 6.3. Exkrece

Exkrece a s ní spojené ztráty vody závisí na schopnosti vylučovacích orgánů zahušťovat vylučovaný roztok a na množství tohoto roztoku. Stejně jako evaporace je i exkrece odpadních látek ve formě moči důležitý způsob, kterým dochází ke ztrátám vody. Nejen vodní, ale i suchozemští živočichové jsou schopni měnit koncentraci, složení a množství vylučované moči v závislosti na podmínkách prostředí. Hlavní význam této regulace spočívá v minimalizaci ztrát vody při vylučování. Jedním ze způsobů, jak toho dosáhnout, je zhuštění moči (Willmer a kol., 2005).

Většina vlhkomilných živočichů, k nimž patří např. žížaly a obojživelníci, není schopna zvýšit osmotický tlak moči na vyšší hodnotu, než je hodnota osmotického tlaku krve. Plazi tuto schopnost také nemají.

Oproti tomu suchozemští živočichové schopni života v relativně velkém suchu, tvoří hyperosmotickou moč. U savců bylo prokázáno velmi vysoké zahušťování moči, jejíž osmotický tlak byl mnohem vyšší než u ostatních živočichů. U ptáků je zahušťování nižší. Schopnost koncentrovat moč klesá úměrně s velikostí těla (OBR. 9). Vysoké hodnoty jsou typické především pro druhy žijící v oblastech extrémního sucha a vystavené nadměrnému obsahu solí v potravě (Willmer a kol., 2005).





OBR. 9 Schopnost koncentrace moči v závislosti na velikosti těla  
(Zdroj: Hill a kol., 2004).

Druhou možností snížení ztrát vody je redukce množství rozpuštěných látek vylučovaných močí. Zbytky dusíkatých látek tvoří směsi rozpustné ve vodě. Pokud jsou však z těchto zbytků syntetizovány sloučeniny ve vodě nerozpustné, nevytváří savý osmotický gradient a množství roztoků klesá. Tím se výrazně redukuje ztráty vody během vylučování. Ptáci, plazi a další skupiny živočichů jsou schopni převádět do formy sraženin nejen dusíkaté, ale i anorganické kationty. Většina druhů vylučuje dusíkaté látky formou močoviny nebo amoniaku. Někteří živočichové mají vyvinuty speciální mechanismy pro snížení obsahu vody při vylučování, např. hlemýždi a členovci vylučují amoniak ve formě plynu, savci mají velmi vyvinutou schopnost koncentrace močoviny v moči (Willmer a kol., 2005).

#### 6.4. Vodní bilance bezobratlých

Suchozemští bezobratlí jsou početná skupina živočichů zahrnující mimo jiné mnoho druhů hmyzu a pavouků. Mají řadu fyziologických vlastností, které jim umožňují efektivně šetřit vodou a zajistit tak přežití v suchých podmínkách. Patří sem nízká propustnost vody přes integument díky vodu nepropouštějícím lipidům kryjícím kutikulu, limitované množství vydechované vody vlivem regulovaného otvírání průduchů a schopnost zvyšovat osmotický tlak moči až o dvojnásobné množství než je tlak krve (Willmer a kol., 2005).

Suchozemští hlemýždi a slimáci mají při aktivní formě života vysoké ztráty vody. Dochází k nim zejména evaporací a tvorbou slizu. Nejsou dobře adaptovaní na sucho, jejich aktivita je všeobecně omezená až do příchodu dešťů. Většina druhů je tedy schopna přežít pouze v klidovém stavu. Během extrémního sucha a horka často přežívají v podzemí nebo podléhají estivaci, při níž dochází k přimknutí okrajů pláště k sobě a ulita je uzavřena jednou nebo více přepážkami (Withers, 1992).

U těchto živočichů existuje vzájemný vztah mezi úrovní hydratace a stupněm aktivity. Aktivní plicnatí (*Pulmonata*) jsou dobře hydratovaní, neaktivní živočichové mají naopak nízký stupeň hydratace. Podíl vody je u jednotlivých druhů velmi variabilní. Například hlemýžď rodu *Helix* je schopen přežít 50% ztráty vody, slimák rodu *Limax* až 80%. Je zřejmé, že rozdílný podíl vody v těle úzce souvisí s osmotickým tlakem a koncentrací roztoků. Hlemýždi a slimáci přijímají vodu (pokud je dostupná) pitím nebo osmózou přes integument. Ke ztrátám vody dochází evaporací, ionty bývají vylučovány slizem. Ztráty vody močí bývají redukovány reabsorpcí vody z vylučovaného filtrátu. Stejně rozdíly v koncentraci i osmotickém tlaku byly zaznamenány také u předožábřých (*Prosobranchia*). Během estivace se tato koncentrace zvyšuje (Withers, 1992).

Korýši jsou přizpůsobeni životu na mořských plázech s přímým přístupem k moři. Udržování vody v těle je zajištěno nízkými ztrátami vody evaporací a redukováním množstvím vylučované moči. Polosuchozemští krabi rodu *Ocypode*, *Cardisoma* a *Sesarma* vylučují isoosmotickou moč, pouze rod *Uca* může vylučovat moč hypoosmotickou (Withers, 1992).

#### 6.5. Vodní bilance obratlovců

V extrémně suchých oblastech existuje jen minimum druhů živočichů, kteří zůstávají aktivní. Především ještěrky a malí savci často nemají možnost doplňovat vodu po celé měsíce. Ještěrky se živí hmyzem nebo zelenými rostlinnými pletivy, čímž získávají

podstatnou část vody. Savci mají mnohem vyšší hodnotu metabolismu a tím i ztráty vody při respiraci, což může způsobit zvýšenou produkci tepla a vyvolat teplotní stres. Většina druhů savců proto za účelem přežití využívá estivace (Willmer a kol., 2005).

Ztráty vody se snižují s rostoucí vzdušnou vlhkostí. Souvisí to s udržováním rovnováhy výparu a obsahu vody ve vzduchu. Voda je produkována činností metabolismu (tzv. metabolická voda) a pokrývá většinu potřeb živočichů. Čím vyšší je teplota, tím vyšší je výpar a nižší metabolická produkce vody. Hodnota, která udává množství vody získané metabolickou produkcí a množství vydané evaporací, bývá označována jako tzv. index vodní rovnováhy. Při vysokých hodnotách tohoto indexu živočich během dne doplňuje a ztrácí velké množství vody a je tedy v období nadměrného sucha náchylný k dehydrataci. Hodnota vyměněné vody se snižuje s rostoucí tělesnou hmotností živočicha. Velké druhy tedy během dne přijmou a vyloučí mnohem méně vody na jednotku hmotnosti než je tomu u malých jedinců. Bylo také zjištěno, že savci a ptáci vyměňují menší obsah vody než plazi (Willmer a kol., 2005).

Dehydrataci lze zabránit aktivací antidiuretického hormonu (ADH), který se vylučuje při ztrátách vody z tělních tekutin, čímž dochází ke zvýšení jejich osmotického tlaku. Tento neurohypofyzární hormon stimuluje ledviny k nižší produkci moči a sběrný kanálek ledvin k vyšší propustnosti vody. Tím dochází k jejímu transportu zpět do krve. ADH zajišťuje i zvýšený příjem vody povrchem kůže (Willmer a kol., 2005).

Homoiotermní živočichové mají relativně vysokou hodnotu ztrát vody. Důvodem je spotřeba kyslíku při dýchání a zajištění funkce metabolismu. Pokud dojde k nadměrnému oteplení vzduchu, zvýší se množství vody vydechované se vzduchem. Jelikož teplý vzduch udržuje větší výpar, snižují živočichové při estivaci svoji tělesnou teplotu a redukují tak ztráty vody (Hill a kol., 2004).

Všechny změny, jimž živočichové, zejména poikilotermní, vlivem vysoké okolní teploty podléhají, mají za následek velké odlišnosti ve složení jejich tělních tekutin, a to i v případě, že zůstávají aktivní. Druhy žijící na suchých místech jsou zvláště přizpůsobeny velkým ztrátám vody a tedy i vysokým koncentracím tělních roztoků. Dochází tak k porušení rovnováhy vnitřního prostředí organismu - homeostázy. Claude Bernard tento stav označil jako anhomeostáza. Díky ní jsou živočichové schopni přežít i v podmínkách extrémního nedostatku vody (Hill a kol., 2004).

## 6.6. Metabolismus v průběhu estivace

Během fylogenetického vývoje zažívá většina živočichů několikrát do roka období odpočinku, při kterém se jejich metabolická hodnota sníží o 5 - 15%. Tato změna je dána biochemickými procesy, které jsou navzdory četným výzkumům doposud nejasné (Guppy a kol., 2000).

Redukce metabolismu během estivace je příznačná jak pro ptáky a savce, tak i pro poikiloternní živočichy a přináší mnohé výhody:

- využití zásob tělesného tuku a dalších složek potravy potřebných k přežití
- nižší požadavky na množství přijímaného kyslíku, čímž se snižuje výpar
- omezení produkce dusíkatých látek na životně důležité množství

(Hill a kol., 2004).

Byla provedena celá řada studií za účelem prozkoumat a objasnit vlivy způsobující snížení metabolické hodnoty v průběhu estivace. Experiment byl uskutečněn na izolovaných buňkách hepatopankreasu hlemýžďe *Helix aspersa* při aktivním způsobu života a při estivaci.

Z hodnoty pH a množství kyslíku v hemolymfě obou skupin hlemýžďů byla určena hodnota metabolismu. V případě estivujících hlemýžďů byla tato hodnota o 30% nižší ve srovnání s aktivními. Pokud bychom vyloučili vnější vliv kyslíku i pH, pokles metabolické hodnoty estivujících hlemýžďů by činil 50% vzhledem k neestivujícím. Vnější vliv kyslíku na metabolickou hodnotu je nezávislý na pH a stavu živočicha (aktivní - estivující), ale vliv pH a stavu živočicha spolu vzájemně souvisí. Znamená to, že pH a změny stavu vyvolávají snížení metabolismu na podobném principu, avšak při nedostatku kyslíku se metabolismus redukuje zvláštním samostatným mechanismem (Guppy a kol., 2000).

Další studie byly zaměřeny na rozdílnou úmrtnost hlemýžďů *Oreohelix strigosa* a *Oreohelix subrudis* během estivace. Ukázalo se, že úmrtnost velmi úzce souvisí se zásobou energie. Hlemýžďi chovaní v laboratoři byli po celou dobu před zahájením estivace zásobováni potravou, hlemýžďi sebraní v přírodě byli bez energetických rezerv. Nejdříve byly u obou skupin estivujících hlemýžďů katabolizovány polysacharidy, poté bílkoviny. Tuky byly během estivace katabolizovány mnohem méně. Vlivem katabolismu proteinů docházelo k hromadění purinů a močoviny. U jednotlivých druhů bylo množství rozdílné, u *O. subrudis* byla hodnota vyšší. U *O. strigosa* byly zaznamenány sloučeniny methylaminu, který vzniká rozkladem močoviny a snižuje tak její množství. Při absenci

rozkladných komponent se množství močoviny stává pro živočichy toxické a je limitujícím faktorem v průběhu estivace (Rees a Hand, 1993).

Vlivem estivace dochází také ke značné redukci aktivity enzymů intermediálního metabolismu, enzymů zajišťujících syntézu proteinů a expresi genů. Charakteristické je i zvýšení koncentrace organických kyselin v hemolymfě hlemýžďů. Utlumení činnosti enzymů způsobuje i změny v mozku, hepatopankreasu a kosterní svalovině, což je příčinou metabolické reorganizace během estivace (Storey, 1998).

## **7. Torpor**

### **7.1. Obecná charakteristika**

Torpor je stav regulované hypotermie trvající jen určitou část dne. Je doprovázen podstatnou redukcí hodnoty metabolismu, utlumením dýchání a srdeční činnosti, je snížena i pohybová aktivita (TAB. 2).

<b>Druh</b>	<b>Normální tělesná teplota (°C)</b>	<b>Tělesná teplota při torporu (°C)</b>	<b>Rozdíl mezi metab. hodnotou</b>
<b><i>Ptakořitní</i></b> Ježura australská	32,2	5,7	0,44
<b><i>Vačnatci</i></b> Zakrslá vačice	33,7	10,1	0,22
<b><i>Hmyzožravci</i></b> Rejsek	34,7	14,0	0,10
<b><i>Hlodavci</i></b> Myš Plch Pozemní veverka	37,4 37,7 37,1	19,0 7,0 5,0	0,44 0,35 0,15
<b><i>Šelmy</i></b> Jezevec	37,0	28,0	0,50
<b><i>Ptáci</i></b> Kolibřík	40,0	21,0	0,13

TAB. 2 Metabolické a teplotní změny savců a ptáků během torporu

(Zdroj: Willmer a kol., 2005).

Torpor bývá vyvolán vnějšími vlivy prostředí, k nimž patří především vysoká okolní teplota či nedostatečné množství vody a potravy. Tělesná teplota při něm klesá pod 30°C. Tento klidový stav často bývá živočichy využíván k vyrovnání se naopak s chladným počasím. Během útlumu je jedinec schopen uspořit mnohem více energie než při aktivním způsobu života, což má velký význam pro udržení vyšší tělesné teploty. S torporem se setkáváme především u malých druhů savců a ptáků (Willmer a kol., 2005).

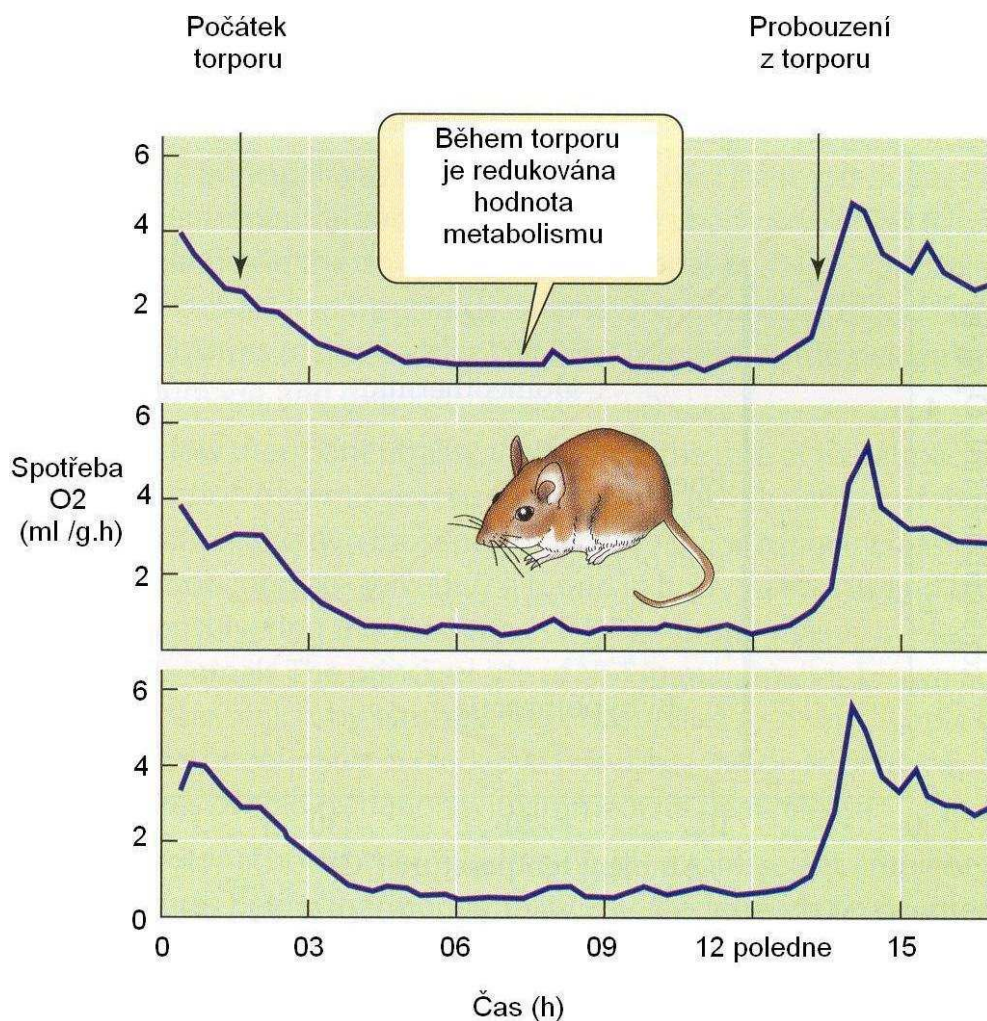
## 7.2. Průběh torporu

Mnoho druhů živočichů využívá torpor při nepříznivých podmínkách jako způsob ušetření energie. Například tropičtí ptáci rodu *Manacus* a *Pipra* (malí vrabci živící se ovocem) mají průměrnou tělesnou teplotu 37,9°C. Při nedostatku potravy podléhají hypotermii, a to především v noci, kdy jejich tělesná teplota poklesne k 27°C. Tím dojde ke snížení metabolismu na 58% běžné hodnoty. Ale i řada dalších druhů ptáků podléhá torporu za účelem uspoření energie, např. draví krocani, holubi a sovy. Někteří savci využívají tento klidový stav při náhlém ochlazení (Withers, 1992).

Typický průběh torporu má tři fáze - zahájení, dobu trvání a probouzení. Torpor je kontrolovaný fyziologický stav, nedochází tedy při něm k přerušení procesu termoregulace. Lze tak usoudit ze vztahu mezi tělesnou teplotou a přijímaným množstvím kyslíku při poklesu okolní teploty (OBR. 10).

Existuje však tzv. kritická tělesná teplota, kterou je živočich schopen během torporu tolerovat. Zvyšuje se vnitřní produkce tepla, která je úměrná rozdílu mezi tělesnou a okolní teplotou. Tato regulace je v případě ptáků a savců velmi podobná (Withers, 1992).





*OBR. 10 Hodnota metabolismu od počátku torporu do probuzení  
(Zdroj: Hill a kol., 2004).*

Začátek torporu bývá obvykle velmi rychlý, především u malých druhů ptáků a savců. Je tomu tak z důvodu ušetření velkého množství energie. Reakcí na odklon od normální termoregulace je pasivní ochlazení organismu, které může být ještě znásobeno zvýšením tepelné vodivosti. Malí savci a ptáci (2 - 10 g) vstupují do torporu mnohem rychleji než větší druhy živočichů. Rejsek o hmotnosti 2 g je schopen snížit svoji tělesnou teplotu z 37°C na 17°C při okolní teplotě 15°C během půl hodiny. Medvěd o hmotnosti 80 kg by k ochlazení na stejnou teplotu potřeboval 138 hodin (Withers, 1992).

V průběhu torporu je hodnota metabolismu podstatně nižší. Redukovaný příjem kyslíku se projevuje dvěma faktory. Za prvé, velký úbytek kyslíku vede k utlumení termoregulace. Za druhé, výrazný pokles tělesné teploty vyvolává  $Q_{10}$  efekt (Withers, 1992).

$Q_{10}$  efekt popisuje závislost enzymatických reakcí a hodnoty metabolismu na teplotě tkání. Je to poměr hodnoty metabolismu při dané teplotě a hodnoty metabolismu při teplotě o 10°C nižší. Hodnota tohoto poměru leží v rozmezí 2 - 3 (Randall a kol.,2002).

Energie uspořena během torporu je poměrně vysoká, její hodnota závisí na tělesné hmotnosti živočicha, okolní teplotě a  $Q_{10}$  efektu. Vyšší úspora energie byla u malých druhů savců a ptáků při poklesu okolní teploty zaznamenána z důvodu větší tepelné vodivosti i hodnoty metabolismu. Hodnota  $Q_{10}$  efektu je při torporu asi 2,2 nezávisle na tělesné hmotnosti a teplotě. Při delší době trvání se zvyšuje až na 3. To znamená, že malí savci a ptáci mají vyvinuté speciální doplňkové fyziologické mechanismy, které při dlouhodobějším torporu zajišťují snížení metabolické hodnoty. Existuje několik typů torporu s ohledem na jejich hloubku a průběh. Někteří živočichové vykazují pouze slabý torpor, při kterém kritická tělesná teplota přesahuje 12°C. Mnoho savců a ptáků podléhá torporu v denních cyklech, doba trvání je 16 - 24 hodin po jeho zahájení. V některých případech se setkáváme i s dlouhodobějším trváním torporu, několik dnů až týdnů (Withers, 1992).

Torpor je ukončen probuzením, kdy dochází k rychlému vzrůstu metabolismu a ustálení tělesné teploty na běžné hodnotě. Probouzení je závislé na počáteční tělesné teplotě, tělesné hmotnosti a na rychlosti metabolismu. U větších druhů bývá doba probouzení podstatně delší. Celková hodnota ušetřené energie během torporu činí až 80% (Withers, 1992).

### **7.3. Metabolické změny**

Jak už bylo řečeno, během torporu dochází k výraznému snížení hodnoty metabolismu. Výzkum provedený u křečka džungarského (*Phodopus sungorus*) ukázal, že tento druh spontánně podléhá dennímu torporu i při dostatečném množství potravy. Během tohoto klidového stavu byly sledovány změny tělesné teploty, metabolismu, dýchání a změny v aktivitě enzymů. Množství krevní glukózy i lipidů bylo v prvních hodinách torporu vysoké, postupně se však jejich hodnota snižovala. Z toho lze usoudit, že glukóza je primární pohonnou látkou počáteční fáze. Během torporu nebyly pozorovány nápadné změny v aktivitě enzymů, kromě inaktivace pyruvát dehydrogenázy (PDH) v játrech, hnědé tukové tkáni a srdeční svalovině. Tato inaktivace úzce souvisí s celkovou redukcí metabolismu, ačkoliv v mozku, ledvinách, diafragmě a kosterním svalstvu byla činnost enzymů udržována na původní hodnotě. Můžeme tedy říci, že v průběhu torporu dochází



v srdci, hnědé tukové tkáni a játrech k postupnému potlačení oxidace sacharidů (Heldmaier a kol., 1999).

Byla také prokázána souvislost mezi hmotností jedince a světelnou periodou. Krátká fotoperioda je důvodem značného snižování příjmu potravy, což má za následek úbytek tělesné hmotnosti živočicha. Torpor je tedy způsob, jak omezit míru spotřeby energie. Snižování tukových zásob je ovlivněno minimalizací koncentrace leptinu. Jeho redukce pod prahovou hodnotu nevyvolává torpor, ale je spouštěcím signálem pro centrální mechanismus, který zahájení torporu zprostředkovává (Freeman a kol., 2004).

Leptin patří do skupiny prothorohormonů a hraje stěžejní roli při regulaci příjmu a výdeje energie, včetně regulace pocitu hladu a metabolismu (URL 1).

Další výzkum byl zaměřen na analýzu koncentrace melatoninu při probouzení z torporu. Jedná se o látku s humorálním účinkem inhibující růst a funkci gonád. U živočichů setrvávajících během torporu ve tmě byla zaznamenána koncentrace melatoninu vyšší a klesala s rostoucí tělesnou teplotou při probouzení. Jedinci zůstávající v průběhu torporu na světle měli koncentraci melatoninu značně redukovanou. Z výzkumu je zřejmé, že zvýšená produkce melatoninu může být reakcí na aktivaci sympatiku spojenou s intenzivní termogenezí při probouzení z torporu (Larkin a kol., 2003).

Mnoho druhů netopýřů je schopno během torporu redukovat svoji metabolickou hodnotu, a to na různé úrovně. Je to specifická adaptace savců a úzce souvisí s respirací. Aby mohli netopýři létat, musí jim být umožněna vysoká kapacita výměny plynů ve srovnání s ostatními savci. Bylo zjištěno, že netopýři mají schopnost přerušovaného dýchání během torporu. Pasivní příjem kyslíku zajištěný procesem difúze je spojen s vysokou tolerancí kyselosti, což umožňuje delší intervaly mezi dýcháním. Při pozastavení dýchací činnosti neodpovídá pasivní výdej oxidu uhličitého hodnotě přijímaného kyslíku. Dochází tak k obohacování alveolárního vzduchu o oxid uhličitý, který může být opětovným zahájením dýchání během okamžiku vyloučen. Díky takto fungujícímu systému vyžaduje výměna plynů v průběhu torporu pouze nepatrné energetické nároky (Szewczak, 1997).

#### **7.4. Kolibříci a torpor**

Torpor jako klidový stav živočichů byl u kolibříků poprvé popsán Alexandrem Wilsonem r. 1832.

Z důvodu malé tělesné hmotnosti a slabé izolace mají právě kolibříci velké ztráty tepla, ovlivňované okolními podmínkami. Rovněž u nich byly zaznamenány i obrovské metabolické požadavky, které musí být splněny, aby mohl živočich přežít noc, kdy nemá možnost shánět potravu. Kvůli těmto vysokým nárokům stírají kolibříci energii na přečkání chladné noci snížením své tělesné teploty. Torpor pro ně tedy představuje jedinou možnost jak se s tímto nepříznivým časovým úsekem vyrovnat. Jejich metabolická hodnota se sníží až o 95%, to znamená, že spotřebují padesátkrát méně energie, než kdyby zůstali aktivní. Noční tělesná teplota kolibříků je udržována na úrovni hypotermie a je označována jako jejich kritický bod. Dosahuje hodnoty mnohem nižší, než je běžná tělesná teplota během dne (40°C). Torpor má několik různých variant průběhu, u kolibříků se s ním můžeme setkat kteroukoliv noc v roce. Označuje se proto jako každodenní torpor.

Probouzení z torporu trvá u kolibříků přibližně dvacet minut, dochází při něm k zrychlení dýchací a srdeční činnosti. Zároveň je typické třepotání křídel, čímž se generuje značná část tepla potřebná pro ohřívání krve. Tělesná teplota tak během krátké doby vzroste o několik stupňů. Při probouzení mají kolibříci dostatečné množství nastřádané energie, mohou si tedy bez problémů opatřit potravu. K procesu probouzení dochází asi dvě hodiny před svítáním bez jakéhokoliv podnětu z okolí. Z toho lze usoudit, že v případě kolibříků existují nějaké vnitřní hodiny, které probouzení iniciují. Dlouhou dobu se řešila otázka, co dělají kolibříci v době před úsvitem, kdy se jejich tělo otepluje, ale ještě nejsou zcela aktivní. Jednou variantou odpovědi bylo, že tento čas využívají ke spánku. Z výzkumu torporu je však evidentní, že během tohoto stavu je organismus pro přirozený průběh spánku příliš ochlazený.

Protože udržení stálé energetické rovnováhy je mnohem obtížnější u malých živočichů než u větších, je torpor v případě kolibříků brán jako strategie evolučního přizpůsobení, která umožňuje zachovávat značnou část energie nutnou pro veškeré fyziologické funkce. (URL 2).

## **8. Diapauza**

### **8.1. Obecná charakteristika**

Diapauza je klidový stav, vyznačující se přerušением růstu a vývoje jedince. Můžeme se s ním setkat u většiny druhů bezobratlých za účelem vyrovnání se s nepříznivými podmínkami prostředí. Ovlivňuje fyziologii, morfologii i chování. Je to způsob přežití využívaný téměř všemi druhy hmyzu. Zásadními faktory vyvolávajícími diapauzu jsou

nedostatek potravy a změny klimatu. Doba trvání je několik měsíců, v případě dlouhodobých stresových podmínek může dosahovat i více než rok (Willmer a kol., 2005).

## 8.2. Krátký a dlouhý životní cyklus hmyzu

Hmyz tvoří početnou třídu živočichů, zahrnující obrovské množství druhů. Ale pouze u některých z nich se můžeme setkat s diapauzou. Rozhodujícím faktorem pro výskyt tohoto klidového stavu je délka života hmyzu. Na základě toho lze hmyz rozdělit na dvě skupiny vyznačující se rozdílným životním cyklem.

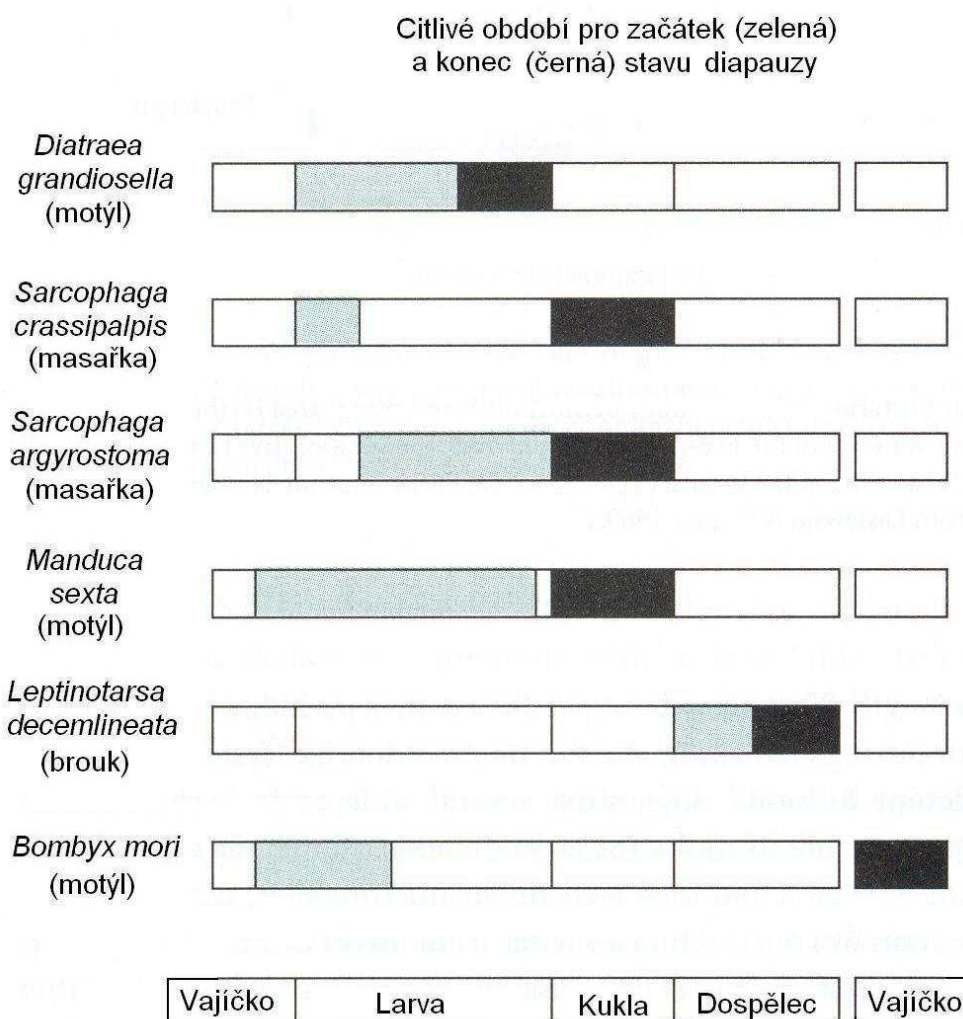
Krátký cyklus je typický pro většinu zooplanktonu a přináší spoustu výhod. Vířníci (*Rotifera*) a perloočky (*Cladocera*) žijí jen několik dní, během jednoho roku se tak vystřídá mnoho generací. Rychle dospívají a většinu své energie využijí na produkci gamet. U těchto skupin živočichů je proces rozmnožování vyřešen tzv. partenogenezí. Vajíčka se vyvíjí bez oplození a jsou produkována pouze samičkami ve vaku uvnitř karapaxu. Je jich velmi vysoký počet a bývají kladena na takovém místě, kde nehrozí útok predátora. Vajíčka mají tenké pouzdro a jsou závislá na ochraně samičky. Doba vývoje jedné generace trvá 1 - 4 týdny. Krátká fáze sexuálního rozmnožování probíhá jen zřídka, obvykle v období sucha. Další generace je často vytvářena z mnoha opouzdrěných vajíček, odolných proti vysušení a nízké teplotě (Willmer a kol., 2005).

Oproti tomu se mnoho druhů klanonožců (*Copepoda*), hmyzu (*Insecta*) a bentických bezobratlých vyvíjí poměrně pomalu přes mnoho životních cyklů. Partenogeneze se u nich obvykle nevyskytuje, místo toho se zde setkáváme s klidovými stadii. Poměrně vysoká délka jejich života je dána dlouhou fází diapauzy. U mnoha druhů korýšů (*Crustacea*) bylo zjištěno, že dospělý jedinec nežije déle než jeden rok, ale stav diapauzy dobu jednoho roku převyšuje. Živočichové využívají letní diapauzu kvůli predátorům nebo při překážkách v obstarávání potravy. Je pro ně typická diapauza ve stadiu vajíčka, které je schopno dlouhodobé kryptobiózy (Willmer a kol., 2005).

## 8.3. Průběh diapauzy

Pro většinu živočichů, především pro malé druhy bezobratlých, existují sezónní cykly, kdy čelí přílišnému horku nebo naopak velké zimě. Tyto nepříznivé podmínky přežívají ve stavu vajíčka, larvy nebo kukly. Pro hmyz jsou typické vnitřní změny endokrinních žláz vyvolávající diapauzu, což umožňuje živočichům přežít teplotní výkyvy během roku.

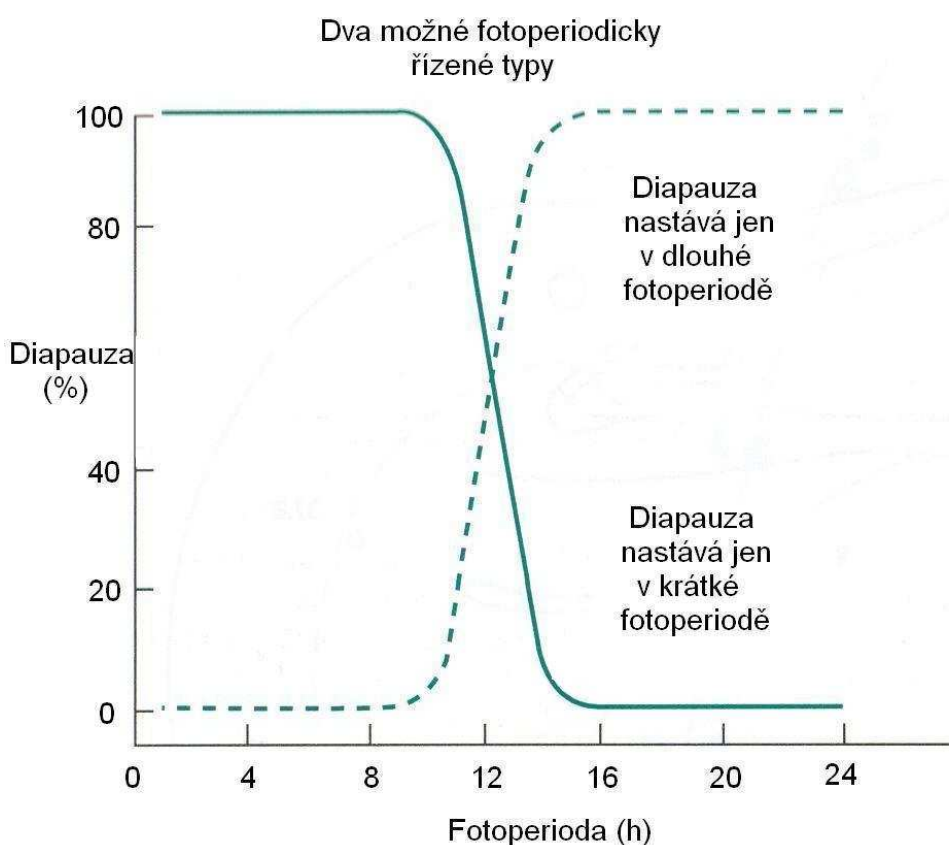
Diapauza je speciální případ pozastavení vývoje a vyskytuje se v různých životních etapách v závislosti na druhu (OBR. 11). U některých druhů se vyskytuje tzv. fakultativní diapauza, která probíhá pouze na základě vlivu faktorů vnějšího prostředí, pro jiné druhy je typická tzv. obligátní diapauza, trvající určitou část životního cyklu. V případě hmyzu je nejběžnější ve stadiu vajíčka nebo kukly, které jsou neaktivní. Vždy bývá spuštěna již v předcházející fázi cyklu. Stádium larvy tedy reaguje na spouštěče a vyvolává diapauzu u kukly, diapauza vajíčka je předurčena matkou (Willmer a kol., 2005).



OBR. 11 Období životního cyklu typické pro začátek a konec období diapauzy v závislosti na druhu (Zdroj: Willmer a kol., 2005).

Před zahájením diapauzy jsou živočichové schopni zaznamenat příznaky blížících se nepříznivých klimatických podmínek, její definitivní spuštění však bývá ovlivněno změnami délky dne. Existuje tedy přímá spojitost mezi vyvoláním stavu diapauzy a

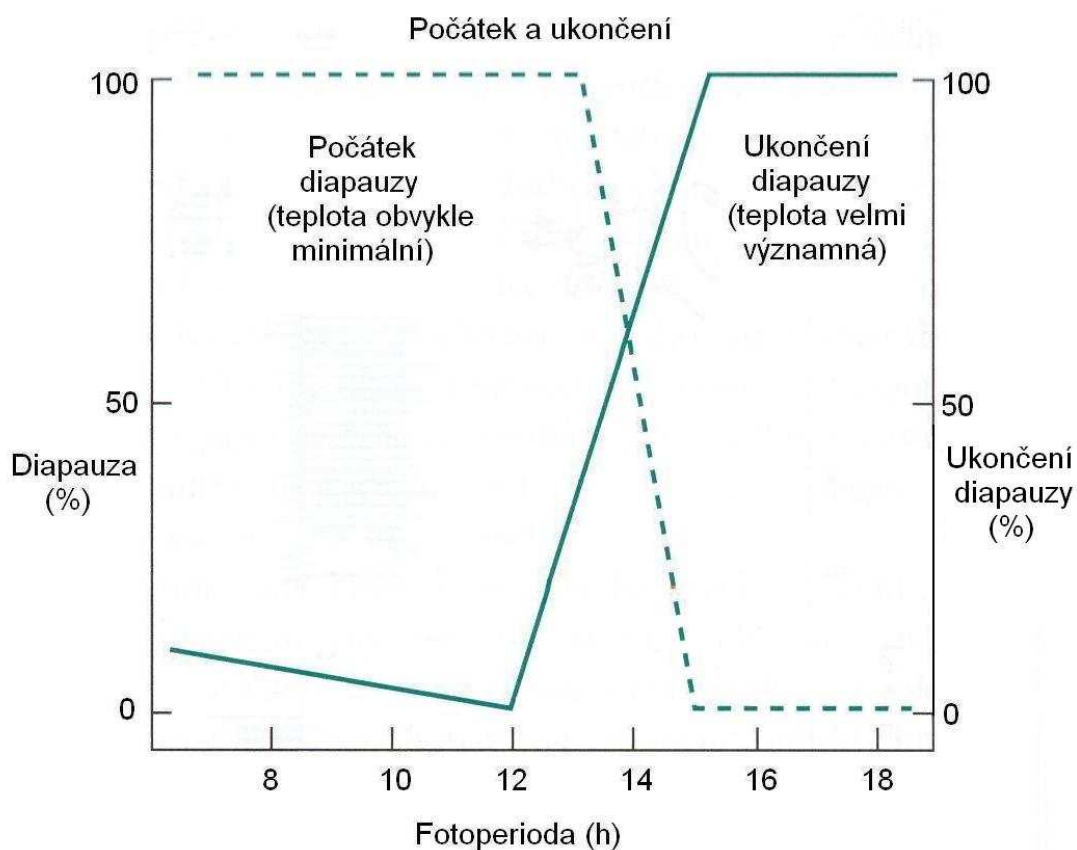
fotoperiodou (relativní délkou dne a noci). Na základě podrobných studií byla zjištěna specifická citlivá perioda, kdy dochází vlivem světelných signálů k aktivaci neuroendokrinního systému. Délka dne, při které 50% populace zahájí diapauzu, bývá označována jako kritická délka dne. Jedna skupina hmyzu vykazuje diapauzu když se délka dne zkracuje (tzv. long-day insects), druhá skupina zahajuje diapauzu naopak při prodlužování světelné periody (tzv. short-day insects) (OBR. 12). Kritická délka dne je geneticky podmíněný faktor (Willmer a kol., 2005).



OBR. 12 Vliv fotoperiody na výskyt diapauzy u rozdílných skupin hmyzu  
(Zdroj: Willmer a kol., 2005).

Ještě před zahájením diapauzy musí larva nebo dospělý jedinec nashromáždit velké množství živin a zajistit si bezpečný úkryt. Často bývá vytvořen z listů, lesního humusu či jiného materiálu, některé druhy bývají chráněny prostřednictvím kokonu. Hmyz má v průběhu diapauzy extrémně redukovanou dýchací činnost, velmi viskózní tělní tekutiny a vysoký podíl nemrznoucích látek jako je glycerol. Některé herbivorní druhy mohou trávit ve stavu diapauzy více než deset měsíců v roce a aktivní bývají pouze v době, kdy jejich hostitelské rostliny kvetou (Willmer a kol., 2005).

Diapauza může být přirozeně ukončena po uplynutí chladného období (OBR. 13), opět na základě endokrinního signálu vedeného z mozku do žláz prothoraxu. U některých druhů je ukončení diapauzy řízeno geneticky, především u těch populací, které jsou mnohem více citlivé na nepříznivé podmínky a diapauza by u nich představovala velkou část období života.



OBR. 13 Vliv fotoperiody na počátek a ukončení stavu diapauzy  
(Zdroj: Willmer a kol., 2005).

Diapauza slouží k synchronizaci celého životního cyklu s prostředím. Zajišťuje, že další růst, vývoj a eventuální rozmnožování bude pokračovat v době, která bude nejvhodnější pro nejlepší možný výsledek veškerých životních procesů (Willmer a kol., 2005).

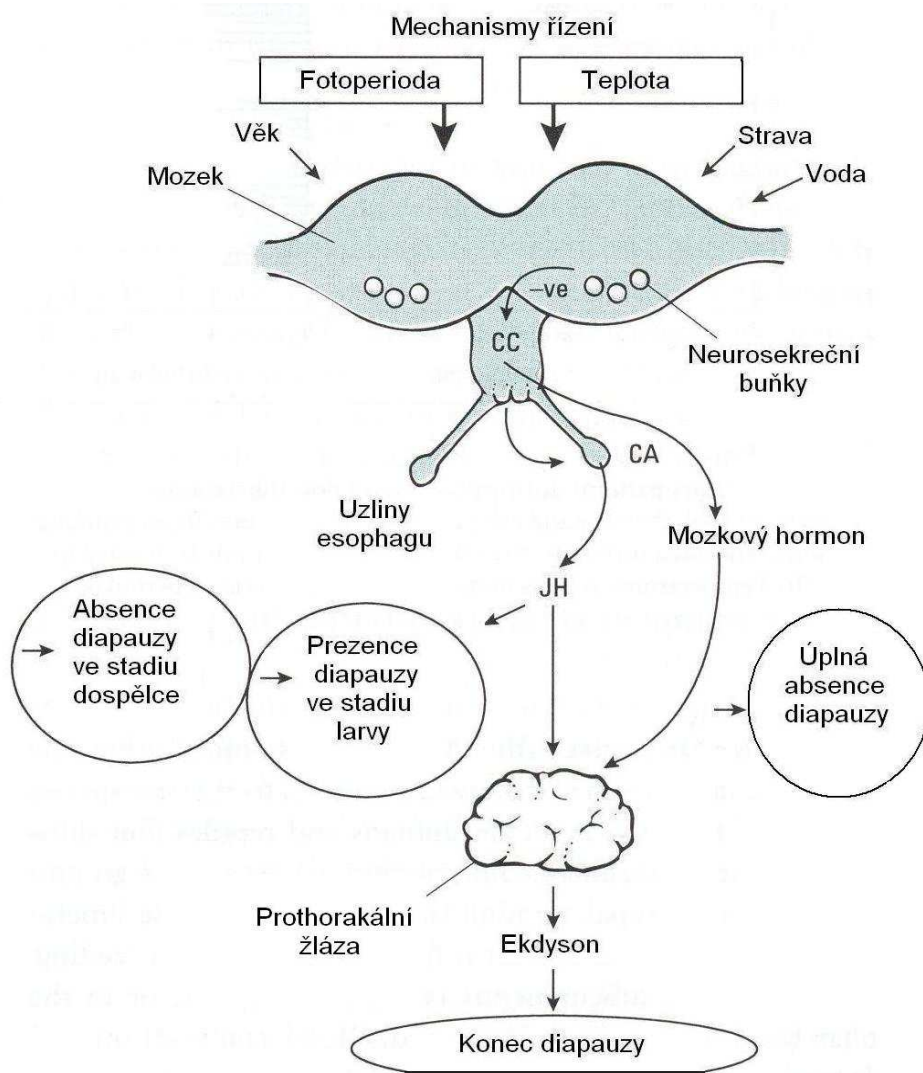
#### 8.4. Hormonální regulace

Diapauza je období, kdy dochází k přerušení růstu a vývoje jedince. Je to způsob jak zvýšit pravděpodobnost přežití ve stresových podmínkách. Je to sezónně přizpůsobená

reakce. Často bývá vyvolána fotoperiodou nebo teplotou. Je typická pro vajíčko nebo kuklu, občas se vyskytuje i u larev nebo dospělých jedinců (Willmer a kol., 2005).

Diapauza je hormonálně řízena od počátku až do konce jejího trvání (OBR. 14). U motýla druhu *Hyalophora cecropia* probíhá diapauza ve stadiu kukly a je řízena hormonem ekdysonem, avšak zásadní vliv na její trvání má délka chladného období. Byly provedeny studie, na jejichž základě lze říci, že mozek v průběhu diapauzy vykazuje činnost pouze při působení chladu. Implantovaný mozek uchovávaný při 20°C neprodělavával sebemenší vývoj, oproti tomu implantát uchovávaný při teplotě 3°C po dobu šesti týdnů spustil vlivem aktivace hormonu PTTH (mozkový hormon) produkci ekdysonu a tím i vývoj jedince. Proto kukly molů, které při diapauze setrvávají v teplých podmínkách, mají vysokou úmrtnost. U jiných typů diapauzy probíhajících ve stadiu vajíčka nebo larvy je celý proces z velké části řízen juvenilním hormonem, který zahajuje i udržuje tento stav (Willmer a kol., 2005).

Výjimku tvoří motýli produkující hedvábí, k nimž patří i známý bourec morušový (*Bombyx mori*). U nich je diapauza řízena předchozí generací, tedy matkou. Ta může klást vajíčka závislá nebo naopak nezávislá na teplotě a zásobách potravy. Vlivem teploty dochází ke změnám hladiny mateřského dopaminu, který reguluje diapauzní hormon ze subesophagálních ganglií a působí na zrající oocyty. Ukončení diapauzy je však možné pouze v případě, že embryo dosáhne počtu dvanácti tisíc buněk. Bylo dokázáno, že kódování veškerých genů regulujících hormony diapauzy je závislé na teplotě prostředí (Willmer a kol., 2005).



OBR. 14 Mechanismus hormonálního řízení diapauzy

(Zdroj: Willmer a kol., 2005).

Přírodní i hormonální regulátory diapauzy byly poměrně přesně a detailně definovány, ale představy o molekulární regulaci diapauzy zůstávají stále v počátečním stadiu poznání. V průběhu diapauzy je činnost většiny genů utlumena, jejich exprese je uskutečňována prostřednictvím specifických mechanismů. Na základě způsobu této exprese lze charakterizovat jednotlivé třídy diapauzy regulujících genů. Některé regulují celý průběh diapauzy, jiné ovlivňují pouze počáteční, střední nebo konečnou fázi. Ukončení diapauzy je důsledkem rychlého poklesu exprese těchto genů. Současně dochází k aktivaci těch tříd genů, jejichž činnost byla během diapauzy značně redukována (Denlinger, 2002).

Všechny klidové stavy spolu navzájem úzce souvisí. Geny dávající vznik specifickým bílkovinám reagují na změny teplot na podobném principu jak u živočichů, tak u rostlin a mohou tedy vyvolávat různé typy klidových stadií organismů (Denlinger, 2002).



## **9. Závěr**

Klidové stavy jsou fyziologickou adaptací, kterou živočichové využívají jako prostředek zvýšení pravděpodobnosti přežití v období extrémních klimatických výkyvů. Jsou charakteristické snížením tělesné teploty, změnami většiny metabolických dějů nebo (v případě diapauzy) celkovým pozastavením vývoje.

Cílem práce bylo shrnout základní dostupné informace o klidových stavech a přiblížit tak způsoby, jimiž se živočichové vyrovnávají s nepříznivými podmínkami za účelem přežití.

Úvod je věnován organismu, jeho vztahu k prostředí a adaptaci na změny teploty. Další kapitoly uvádí poznatky o jednotlivých klidových stavech - hibernaci, estivaci, torporu a diapauze.

Postupem doby se studium problematiky adaptace dostalo až na subbuněčnou a enzymovou úroveň a stává se stále náročnější co do metodického přístupu i interpretace nálezů. Lze očekávat, že tento vývoj bude pokračovat i nadále. Budeme schopni určit intenzitu slabších vlivů, ale i receptory informující o těchto vlivech organismus. Dá se očekávat i podrobnější vysvětlení zpětných reakcí organismů. V tomto směru má nezastupitelný význam počítačová technika, velkým přínosem pro výzkum je i nukleární magnetická rezonance (NMR).

Pro studium adaptací stále existují nezodpovězené otázky, související se vzájemným vztahem živého organismu a okolního prostředí. A právě rostoucí úroveň technologie ještě dále rozšiřuje okruh otázek týkající se této problematiky (Petrásek a kol., 1992).

*„Příroda obklopuje člověka mrakem a nutí ho stále mířit ke světlu“.*

*J. W. Goethe*

## **10. Literatura**

Canon B., Nedergaard J.: *BROWN ADIPOSE TISSUE: FUNCTION AND PHYSIOLOGICAL SIGNIFICANCE*, *Physiol. Rev.* 84: 277-359, 2004

Denlinger D. L.: *REGULATION OF DIAPAUSE*, *Annu. Rev. Entomol.* 2002; 47: 93-122

Freeman D. A., Lewis D. A., Kauffman A. S., Blum R. M., Dark J.: *REDUCED LEPTIN CONCENTRATIONS ARE PERMISSIVE FOR DISPLAY OF TORPOR IN SIBERIAN HAMSTERS*, *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 287: 97-103, 2004

Guppy M., Reeves D. C., Bishop T., Withers P., Buckingham J. A., Brand M. D.: *INTRINSIC METABOLIC DEPRESSION IN CELLS ISOLATED FROM THE HEPATOPANCREAS OF ESTIVATING SNAILS*, *The FASEB Journal*, 2000, 14: 999-1004

Heldmaier G., Klingenspon M., Werneyer M., Lampi B. J., Brooks S. P. J., Storey K. B.: *METABOLIC ADJUSTMENTS DURING DAILY TORPOR IN THE DJUNGARIAN HAMSTER*, *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.* 276: 896-906, 1999

Hill R. W., Wyse G. A., Anderson, M.: *ANIMAL PHYSIOLOGY*, Sinauer Associates, Inc. Publisher Sureland, Massachusetts U.S.A, 2004

Larkin J. E., Yellon S. M., Zucker I.: *MELATONIN PRODUCTION ACCOMPANIES AROUSAL FROM DAILY TORPOR IN SIBERIAN HAMSTERS*, *Physiol. Biochem. Zool.* 2003 Jul-Aug, 76(4): 577-585

Petrásek R., Šimek V., Janda V.: *FYZIOLOGIE ADAPTACÍ U ŽIVOČICHŮ A ČLOVĚKA*, Masarykova univerzita v Brně, Fakulta přírodovědecká, 1992

Randall D., Burggren W., French K.: *ECKERT ANIMAL PHYSIOLOGY: MECHANISM AND ADAPTATIONS*, W. H. Freeman and Company, New York, 5. vydání, 2002

Rees B. B., Hand S. C.: *BIOCHEMICAL CORRELATES OF ESTIVATION TOLERANCE IN THE MOUNTAIN SNAIL OREOHELIX (PULMONATA: OREOHELICIDAE)*, The Biological Bulletin, 184: 230-242, 1993

Storey K. B.: *LIFE IN THE SLOW LANE: MOLECULAR MECHANISM OF ESTIVATION*, Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology, 133: 733-754, 2002

Szewczak J. M.: *MATCHING GAS EXCHANGE IN THE BAT FROM FLIGHT TO TORPOR*, American Zoologist, 1997, 37(1): 92-100

Vácha M., Bičík V., Petrásek R., Šimek V., Fellnerová I.: *SROVNÁVACÍ FYZIOLOGIE ŽIVOČICHŮ*, Přírodovědecká fakulta MU Brno, 2004

Willmer P., Stone G., Johnston I.: *ENVIRONMENTAL PHYSIOLOGY OF ANIMALS*, Blackwell Publishing; 2. vydání; 2005

Withers P. C.: *COMPARATIVE ANIMAL PHYSIOLOGY*, International Edition; 1992

### **Internetové zdroje**

URL 1: <http://en.wikipedia.org/wiki/Leptin>

URL 2: <http://girlscientist.blogspot.com/2005/09/humminbirds-and-torpor.html>