

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Zdislava Ungrová

Nové poznatky o fyziologických a ekologických aspektech hibernujících netopýrů

New findings of physiological and ecological aspects of hibernating bats

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Helena Jahelková, Ph.D.

Praha, 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10.5.2012

Zdislava Ungrová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala především své školitelce Mgr. Heleně Jahelkové, Ph.D. za nesmírnou ochotu, trpělivost, rady a odborné vedení. Za podporu děkuji i své rodině a přátelům.

ABSTRAKT

Netopýři se vyskytují téměř ve všech podnebných pásmech. K přežití a úspěšnému rozmnožení je zapotřebí vyrovnat se s nepříznivými vlivy okolí. Těmi jsou zejména v temperátních zónách chladné teploty a nedostatek potravy v zimním období. Aby netopýři ušetřili potřebnou energii, vstupují do krátkého, denního torporu, nebo do hibernace. Hibernace obvykle trvá celou zimu a je narušována občasnými probouzeními. Během torporu i hibernace dochází k fyziologickým změnám v tělech netopýřů. Tělesná teplota klesá z endotermických úrovní, snižují se metabolické rychlosti, frekvence dýchání i tep. Tyto změny jsou ovlivněny zejména hmotností a velikostí těla, složením potravy, teplotou prostředí, pohlavím a reprodukčním stavem jedince. S rozvojem nových technologií je možné tyto změny měřit přesněji než v minulosti, ať už v terénu nebo v laboratoři. Ne všechny fyziologické procesy jsou ale dostatečně objasněny. Málo poznatků máme zejména o mechanismech probouzení se z hibernace. Během probouzení jsou totiž netopýři nakaženi plísní *Geomyces destructans*, která ovlivňuje jejich imunitní systém. V Severní Americe plíseň způsobuje nemoc zvanou Syndrom bílého nosu (WNS, White-Nose syndrom), která má na svědomí úmrtí milionů netopýřů, ohrožen je především *Myotis lucifugus*. V Evropě se nemoc označuje pojmem Geomykóza a masivní úhyny nebyly zpozorovány.

Klíčová slova: netopýr, metabolismus, energie, teplota, hibernace, torpor, WNS

ABSTRACT

Bats can be found in almost all climatic zones. They have to deal with unfavorable conditions of environment to survive and reproduce successfully. Especially in temperate zones they have to deal with cold temperatures and lack of food during a winter season. To save energy bats enter a short, diurnal torpor or a hibernation. Usually, hibernation lasts all winter and is disturbed by short bouts of arousals. During both hibernation and torpor a physiological changes occur in bodies of bats. Body temperature decreases from endothermic levels, metabolic rates are reduced as well as respiratory rate and pulse. These changes are mainly influenced by weight and body size, diet, ambient temperature, sex and reproductive status. With the development of new technologies, these changes can be measured more accurately than they have been in past, whether in a field or in a laboratory. But not all physiological processes are well explained. We have little knowledge especially about mechanism of arousal from hibernation. During awakening bats are infected by fungus *Geomyces destructans* that affects their immune system. In North America fungus causes a disease called White- Nose syndrome (WNS), that is responsible for death of millions of bats, especially endangered is *Myotis lucifugus*. In Europe, this disease is referred to as Geomykóza and no massive mortality has been observed.

Key words: bat, metabolism, energy, temperature, hibernation, torpor, WNS

Abstrakt.....	4
Abstract.....	5
Úvod	7
1. Metabolismus a termoregulace u letounů.....	8
1.1. Definice pojmů užívaných při měření metabolismu.....	8
1.2. Metody používané pro měření metabolických rychlostí a teploty	9
1.2.1 Měření teploty.....	10
1.2.2 Měření metabolických rychlostí	10
1.3. Faktory ovlivňující bazální metabolismus.....	11
2. Mělký torpor a hibernace	14
2.1 Rozdíly ve využívání torporu v závislosti na venkovních podmínkách	15
2.2 Změny tělesných procesů v průběhu hibernace	17
2.3 Úkrytové strategie hibernujících druhů	19
3. Syndrom bílého nosu.....	21
4. Závěr	23
5. Literatura	24
6. Přílohy.....	Error! Bookmark not defined.

Úvod

Netopýři jsou jako jediní savci schopni aktivního letu a díky své schopnosti echolokace mají výjimečné postavení v živočišné říši. Kromě Arktidy, Antarktidy a několika tichomořských ostrovů obývají všechny zemské souše (Horáček 1986). V současné době čítá řád letounů (*Chiroptera*) přes 1100 druhů, jejich počet se však mění v závislosti na taxonomických revizích zejména tropických druhů. Na základě molekulárních analýz byl řád letounů rozdělen na dva podřády, *Yinpterochiroptera* (*Pteropodiformes*), zahrnující *Pteropodidae* a nadčeď *Rhinolophoidea*; a *Yangochiroptera* (*Vespertilioniformes*), zahrnující nadčeď *Emballonuroidea*, *Noctilionoidea* a *Vespertilionoidea* (Teeling et al., 2005). Jejich široká škála potravních strategií zahrnuje například lov hmyzu a menších zvířat, sání nektaru či konzumaci plodů. Protože se ale vyskytují v téměř všech podnebných pásmech, musí se často přizpůsobovat podmínkám prostředí, jako je právě nedostatek potravy či nepříznivé počasí. Zimní období bývá obtížné zejména v temperátní zóně a netopýři v ní žijící si vyvinuli několik způsobů, jak se s nedostatkem jídla a nízkou teplotou vyrovnat (Speakman & Thomas, 2003). Zvířata mohou v takových případech migrovat, změnit potravní strategii nebo si na nepříznivé období vytvořit tukové zásoby. Temperátní netopýři a několik subtropických druhů z nadčeď *Rhinolophoidea* a *Vespertilionidae* využívají v tomto období hibernace, neboli dlouhodobého spánku se sníženou teplotou těla a potlačenými metabolickými procesy (Altringham, 1996). Tyto dvě nadčeď, vyskytující se od tropů po oblasti mírného klima, se vyznačují heterotermií, schopností aktivně udržovat tělesnou teplotu na různých úrovních. Takový způsob regulace tělesné teploty jim umožňuje nejen sezónně hibernovat, ale také upadat do krátkých stavů strnulosti, aby zachovali energii. Tento takzvaný torpor závisí především na teplotě okolí a fyzickém stavu jedince (Audet & Fenton, 1988). Během těchto stádií dochází u netopýřů také k redukci metabolické rychlosti a dalších tělesných procesů, jako je například srdeční frekvence a frekvence dýchání (Hock, 1951).

V mé bakalářské práci, která je literární rešerší, se zaměřím na fyziologické a ekologické aspekty spojené s hibernací a torporem netopýřů. V neposlední řadě se zmíním i o nemoci spojené s hibernujícími netopýři, a to o Syndromu bílého nosu.

1. Metabolismus a termoregulace u letounů

K endotermii, schopnosti savců udržovat vysokou tělesnou teplotu, jsou zapotřebí vysoké metabolické rychlosti a značný příjem potravy. U letounů je velikost těla nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím výdej energie, protože se zmenšující se velikostí roste povrch těla, kterým živočich teplo ztrácí (Altringham, 1996). Mezi další faktory patří například míra a typ aktivity, teplota okolí, schopnost torporu a hibernace a potravní strategie. Zohlednění všech těchto faktorů při stanovování hodnot metabolismu je poměrně obtížné i v laboratorních podmínkách.

1.1. Definice pojmů užívaných při měření metabolismu

Při výpočtech metabolických hodnot se setkáváme s pojmy jako je bazální, standardní, klidový či torpický metabolismus. V jednotlivých publikacích se však definice výše zmíněných pojmů mírně liší, většinou však spíše svým rozsahem než obsahem. Bazální metabolická rychlost (BMR, *basal metabolic rate*) je rychlost energetického metabolismu bez dalších nákladů na termoregulaci. Je měřena v termoneutrální zóně u dospělého jedince během bdělého a klidového stavu. Jakékoliv stresové faktory musí být minimalizovány. U netopýrů je někdy termín BMR nahrazován pojmem standardní metabolická rychlost, SMR (*standard metabolic rate*), což je rychlost metabolismu dospělého jedince, měřená v klidu a při tělesné teplotě, která je u zvířete v daném období převládající (Stack & Rossi, 1988).

Protože je poměrně obtížné naměřit správný bazální metabolismus v terénních podmínkách, používá se místo něho klidový metabolismus (RMR, *resting metabolic rate*), který přičítá k energetickým nárokům na BMR ještě náklady na termoregulaci (Geiser, 2004). Hodnoty klidového metabolismu se měří u všech věkových tříd za teplot nižších než termoneutrálních (Stack & Rossi, 1988). Klidový metabolismus může být některými autory označován jako bazální i standardní v závislosti na kritériích, podle kterých ho autor definuje. Klidový metabolismus v rámci termoneutrální zóny tak může být označen jako bazální (Speakman & Thomas, 2003). Během torporu se metabolická rychlost snižuje s klesající teplotou těla až na minimální metabolickou rychlost, značenou TMR (*torpor metabolic rate*). U hibernujících zvířat dosahují její hodnoty průměrně 5% BMR, mohou být ale i nižší.

U některých živočichů mohou při nízkých teplotách prostředí klesnout až na 1% RMR (Geiser, 2004), (obr.1). Pro výpočet metabolické rychlosti v terénu se používá označení FMR (*field metabolic rate*). Započítává se do něho BMR, termoregulace, metabolismus zpracování potravy, aktivita a reprodukce. Někdy bývá toto označení nahrazeno termínem ADMR (*average daily metabolic rate*), nebo-li průměrnou denní metabolickou rychlostí. Ta se však zjišťuje převážně v laboratorních podmínkách za teplot, které simulují přirozené prostředí (Kunz & Nagy, 1988).

Dalšími důležitými hodnotami jsou T_b – teplota těla (*body temperature*), T_a – teplota okolí (*ambient temperature*) a teplota normotermická, někdy označována jako aktivní (*normothermic* nebo *active* T_b). V názoru na definici normotermické teploty se různí autoři liší. V této práci budu vycházet z definice, kterou zavedl Barclay et al. (2001), který ji definuje jako nejnižší tělesnou teplotu naměřenou těsně (v rámci minut) před odletem netopýra na lov. Tato definice zohledňuje pohlaví a reprodukční stav jedince. Je však zřejmé, že přináší nutnost mnoha odchytů a měření.

V odborné literatuře je občas T_b nahrazována nebo zaměňována s pojmem T_{sk} (*skin temperature*), teplota kůže. Přestože mohou nastat situace, kdy jsou obě hodnoty shodné, je nutné oba pojmy odlišovat. Při relativně vysoké T_a může totiž dojít ke značným rozdílům mezi T_{sk} (měřenou pomocí vnějších teplotních radiotransmíterů) a T_b (měřenou rektálně). Při teplotě vyšší než 21 °C mohou rozdíly dosahovat až 6 °C (Audet & Thomas, 1996). Neshodné teploty můžeme naměřit i při nízkých okolních teplotách. Ty jsou odůvodněny vnějším ochlazením transmíterů (Barclay et al., 1996). Nesmí se opomenout ani fakt, že teplotně citlivé transmítory jsou připevňovány na záda mezi lopatkami, kde leží hnědá tuková tkáň, která hraje zásadní roli při zahřívání těla. Naměřenou teplotu také mohou ovlivnit i velké dorzální letové svaly, které svou třesovou termogenezi přispívají k rychlejšímu oteplování (Willis & Brigham, 2003).

1.2. Metody používané pro měření metabolických rychlostí a teploty

Metabolické rychlosti jsou ovlivněny teplotou těla a okolí, hmotností a věkem živočicha, složením jeho potravy, reprodukčním stavem, aktivitou, stresem a dalšími vlivy okolí. K jejich výpočtům používáme metody založené na znalosti těchto faktorů (obr. 2).

1.2.1 Měření teploty

Teplotu zjišťujeme pomocí teplotních senzorů, které se dělí na termočlánky a termistory. V praxi jsou používanější T termočlánky. Termistory, které jsou menší a častěji používané v terénu jsou citlivější na změny teplot. Jsou však zároveň dražší, náchylnější k poškození a jejich výroba je složitější. Jak termočlánky, tak i termomistory jsou dnes hojně využívány v terénu i během laboratorních pokusů a u obou lze zjistit teplotu s přesností $\pm 0,1$ °C (Kurta & Fujita, 1988). Dalším důležitým způsobem k získání teplotních hodnot je použití radiotransmitterů. Ty se liší nejen v dosahu signálu, ale také ve hmotnosti. Moderní konstrukce přístrojů se dnes pohybují v řádech setin gramů, což nám umožňuje sledovat i tak malé druhy, jako je například *Pipistrellus pipistrellus*, jehož tělo váží 4 až 8 g a dokáže unést jen velice lehké přístroje (0,33g) (Davidson-Watts et al., 2006; Nicholls & Racey, 2006). V minulosti byly ke zjišťování teplot používány rtuťové teploměry, byly ale nepraktické a na zvířata působily jako stresový faktor, což mimo jiné ovlivňovalo i naměřené hodnoty. Dnes už se nepoužívají (Kurta & Fujita, 1988).

Nové informace o nočním životě netopýrů nám v současnosti poskytují také termokamery. Detekují infračervené záření, které zvířata vyzařují. Čím vyšší je teplota zvířete, tím vyšší je intenzita emitovaného záření a tím jasnější je i výsledný obraz (Hristov et al., 2008).

1.2.2 Měření metabolických rychlostí

Mnoho metod používaných pro stanovení metabolických rychlostí pracuje s porovnáváním spotřeby kyslíku či jiných plynů před a během aktivní činnosti.

Technika respirometrie s otevřeným tokem využívá komory s volně proudícím vzduchem (obr 3). Molekuly vody a CO₂ jsou odstraňovány z proudícího vzduchu, který je měřen a pumpou naháněn do komory. Na druhé straně jsou molekuly vody opět odebírány a výsledná spotřeba O₂ a produkce CO₂ měřeny. Otevřený systém umožňuje dodávat do komory kyslík spotřebovaný v průběhu experimentu. Respirometrie v uzavřeném systému pracuje s CO₂, které zvíře vydýchá (obr 4). Pomocí NaOH nebo KOH je tento vydýchaný CO₂ absorbován. Při určování spotřeby O₂ se porovnávají změny v tlaku nebo objemu za

předpokladu, že jedna z těchto hodnot je udržována na konstantní úrovni. Výhodou tohoto systému je jeho nenáročnost (Voigt & Cruz-Neto, 2009).

Metabolická rychlost může být také změřena pomocí metod pracujících s teplem produkovaným zvířaty v klidovém stavu. Při metodě přímé kalorimetrie je kalorimetrem izolovaná komora se zvířetem a teplo jím produkované je měřeno podle toho, o kolik stupňů stoupne teplota okolního prostředí. Produkované teplo může být určeno také tím, kolik ho je třeba odebrat, aby teplota v komoře zůstala stejná. Výhodou tohoto způsobu měření je přímé zjištění celkového metabolismu jakožto tepelné energie. Vzhledem k obtížnosti kalibrace a obsluhy se však příliš nevyužívá. Existují tři typy metod nepřímé kalorimetrie, které jsou definovány množstvím ztraceného tepla a způsobem, jakým se tyto ztráty měří (Stack & Rossi, 1988). Metody nepřímé kalorimetrie pracují s produkcí CO_2 nebo spotřebou O_2 , s množstvím využití potravy a s metodou tzv. dvojitě značené vody (*Doubly Labeled Water*, DLW). Tato metoda je jednou ze starších a nejčastěji používaných výzkumných metod. Jedná se o způsob zjištění výdajů energie. Během ní je zvířeti podána voda, v níž jsou vodík a kyslík z části nebo úplně nahrazeny neobvyklými izotopy těchto prvků, například ^{18}O či tritiem. Pomocí dvou odběrů tělních tekutin, většinou krve, se měří rychlost eliminace izotopů v čase. Tritium se z těla dostává v podobě vody, ^{18}O navíc ještě v podobě CO_2 . Rozdíl v rychlostech izotopového obratu je pak použit k vypočítání produkce CO_2 , tedy FMR (Kurta et al., 1987).

1.3. Faktory ovlivňující bazální metabolismus

Jedním z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují energetický metabolismus je velikost těla. Se zmenšující se velikostí těla roste povrch, kterým zvíře ztrácí teplo (Altringham, 1996). Při nízkých T_a musí netopyři produkovat a udržovat teplo, tedy energii potřebnou k životním procesům. Termodynamický zákon určuje, že teplo proudí z teplejších do chladnějších hodnot podle teplotního gradientu ΔT° . Z orgánů je teplo vedeno krevním tokem ke kůži. Rychlost šíření tepla závisí na délce trasy, kterou musí urazit a na bariérách, se kterými se setká. Těmi jsou například tkáň a orgány, ale také vrstva kůže a srst. Silná vrstva srsti bude poskytovat efektivní izolaci, protože ΔT° mezi vnitřním a vnějším povrchem bude velký. Menší zvířata mají krátké vzdálenosti mezi orgány a povrchem těla. Teplo tedy sice proudí rychleji než u větších zvířat, ale nenaráží na dostatečný odpor bariér a je rychleji ztraceno. Menší zvířata také nedokáží pojmout takové množství tukových zásob, které by jim poskytly efektivní

izolaci před ztrátou tepla (Speakman & Thomas, 2003). U netopýrů se vytvořil kompromis mezi nutností ochlazování organismu v průběhu letu, který produkuje značné množství tepla a setrváním v klidové pozici. Původně se předpokládalo, že ke ztrátám tepla dochází zejména křídly (McNab, 1982), ale novější výzkumy ukázaly, že netopýři ztrácejí teplo především trupem, což souvisí především s kvalitou srsti (Speakman & Thomas, 2003). Přesáhne-li teplota horní hranici, tzv. nejvyšší kritickou teplotu T_{uc} (*upper critical temperature*), reagují netopýři na teplotní stres zpočátku nadměrnou aktivitou, překrvením křídel, jejich otevíráním, dále dýcháním otevřenými ústy, silným sliněním, olizováním těla a při delší expozici nakonec úhynem (Licht & Leitner, 1967). Pro nejnižší hranici termoneutralní zóny se užívá označení T_{lc} (*lower critical temperature*). Je dána vztahem T_b a tepelné vodivosti, které spolu determinují ΔT° , rychlost ztráty tepla a rychlost produkce tepla (BMR). T_{lc} zároveň souvisí s hmotností těla (Speakman & Thomas, 2003). S velikostí souvisí i další faktor, a to hmotnost těla M_b (*body mass*). Podle definice Kleiberovy křivky, která určuje podmínky, za kterých je možné užívat endotermii v závislosti na tělesné hmotnosti, by mnoho netopýrů mělo být schopno udržovat stabilní tělesnou teplotu, aniž by museli využívat torpor (Kleiber, 1932). Ukázalo se však, že pro netopýry je vhodnější spíše hraniční křivka. Na a pod její úroveň se dostávají všechny druhy hmyzožravých netopýrů a některé menší druhy plodožravých a nektarožravých netopýrů. Ty musí torpor využívat na rozdíl od čeledí větších plodožravých a masožravých netopýrů, které se pohybují nad hraniční křivkou (McNab, 1982). Malí heterotermní savci, jejichž hmotnost nepřesahuje 70 g, mají tedy vyšší metabolické rychlosti, které pozitivně korelují s teplotou těla. Při upadání do torporu se metabolické rychlosti zpomalují a vztah mezi TMR a hmotností těla je vyjádřena efektem teploty Q_{10} . Jedná se o poměr metabolické rychlosti za dané teploty T_b a teploty o 10 °C nižší. Hodnota Q_{10} se pohybuje mezi 2-3, u jedinců v torporu dosahuje hodnoty 2,2. U denních heterotermů zůstává Q_{10} stabilní i při klesající teplotě těla, u hibernujících savců s teplotou těla pod 10 °C je Q_{10} nepřímo úměrná hmotnosti těla (Geiser, 2004). Příliš nízké nebo naopak velmi vysoké teploty mají na BMR také vliv.

Především u středně velkých a větších druhů hraje nezanedbatelnou roli v metabolických procesech složení potravy. Plodožraví, nektarožraví a většina masožravých druhů má stejné či větší metabolické rychlosti, než předpovídá Kleiberova křivka. Krvežravé a hmyzožravé druhy mají metabolismus nižší, což se u hmyzožravých vysvětluje adaptací na sezónní výkyvy v dostupnosti létajícího hmyzu (McNab, 1980). U experimentálně hladovějících jedinců hmyzožravého netopýra *Molossus molossus* byly zjištěny také rozdíly mezi pohlavími. Zatímco samice ztratily během hladovění značnou část lipidových zásob i

kontrolu nad homeostázou glukózy už po 48 hodinách, samci na nedostatek jídla reagovali pouze mírným úbytkem jaterních lipidů. Krmené samice naopak dokázaly uchovat vyšší energetické rezervy než samci za stejných podmínek (Freitas et al., 2010).

Kromě fyziologie a složení potravy se za možné faktory ovlivňující bazální metabolismus považuje i fylogeneze jednotlivých čeledí. S pomocí genetických metod a nových ekologických poznatků se sice daří determinovat některé skupiny, u jiných však stále není jisté, na které místo fylogenetického stromu patří. Diskutabilní bývá i vymezení určujícího faktoru na BMR. Například rozdíl mezi Pteropodidae a Phyllostomidae může být dán typem jejich potravy, kde převažuje plodožravost a nektarožravost, ale také tím, že těžiště jejich výskytu je v tropických či subtropických oblastech. (Speakman & Thomas, 2003).

Metabolické rychlosti se mění v závislosti na reprodukčním stavu jedince. U březích a kojících samic byly zaznamenány zvýšené rychlosti metabolismu. Především u kojících samic může být metabolismus až dvojnásobně vyšší než u ostatních jedinců, protože musí syntetizovat živiny, které jsou zapotřebí pro vývoj mláďete (Kurta & Kunz, 1987).

2. Mělký torpor a hibernace

Jednou z adaptací umožňujících překonávat nepříznivé podmínky je torpor a hibernace (řízená hypotermie), při nichž dochází ke snížení metabolismu (obr.5).

Definice torporu se v publikacích liší v závislosti na autorovi. Torpor, často označovaný jako denní strnulost, je stav, během kterého klesá tělesná teplota netopýra na hodnoty okolo 20 °C a dochází ke snížení metabolických procesů. Nastává při krátkodobých nebo mírných poklesech okolní teploty (Horáček, 1986). Tělesná teplota netopýra během tohoto stavu většinou neklesá pod 10 °C (McNab, 1982). Někteří autoři jsou v definici pojmu ještě konzervativnější a strnulost má podle nich nastat pouze pokud je tělesná teplota stejná jako teplota okolí nebo jen o málo vyšší (Arlettaz et al., 2000). Definovat torpor jen jako stav s teplotou sníženou pod normotermické hodnoty je ale zavádějící, protože ani tato aktivní teplota není stabilní a liší se nejen v závislosti na druhu, ale také na pohlaví a reprodukčním stavu (Barclay et al., 2001). Geiser (2004) jehož definici budu ve své práci používat i já, rozlišuje dva druhy torporu. Jedná se o hibernaci, nebo-li prodloužený torpor a denní, mělký torpor, využívaný heterotermny. Hibernace se od torporu odlišuje především délkou trvání, hloubkou, frekvencí probouzení a příjmu potravy. Teplota těla spadá až do hodnot okolo 2 °C a na rozdíl od denní strnulosti, která trvá řádově v rozmezí dvou až patnácti hodin, musí hibernující netopýr vydržet v klidovém stavu až patnáct dní. Zaznamenány byly i stavy trvající déle než dva měsíce (Speakman & Thomas, 2003). Snížení metabolismu během torporu je dáno především snížením teploty těla, zatímco při hibernaci se děje účastní i metabolické inhibice (Geiser, 2004). Někteří autoři hovoří v souvislosti s torporem ještě o tzv. estivaci. Je to stav, během kterého se v tělech živočichů odehrávají podobné biochemické reakce, jako během torporu a je pravděpodobně reakcí na suché prostředí. Často je také spojován s vysokými teplotami okolí a nedostatkem potravy (Storey, 2001).

Při aktivním probouzení z hibernace se zvyšuje srdeční a dechová frekvence, krev začne proudit do hnědé tukové tkáně, kde se oteplí a postupnou distribucí tak ohřeje i zbytek těla. Ohřívání proudící krve je zprostředkováno specializovanými tepelnými buňkami s velkým množstvím mitochondrií, které se vyskytují v hnědé tukové tkáni. Tyto orgány umožní přeměnu tuku na ATP a jejich přímé uvolnění ve formě tepla. Součástí procesu probouzení může být i svalový třes, který slouží k jeho urychlení (Altringham, 1996).

Protože toto endotermické zahřívání vyžaduje velkou spotřebu energie, adaptovaly se některé druhy hmyzožravých netopýrů na zahřívání pasivní. Jedná se především o vyhřívání

se na slunci a sociální termoregulaci (Geiser et al., 2004). Výhodou je zejména minimalizování ztrát tepla během zvyšování tělesné teploty z torpického a hibernačního stavu na normotermickou úroveň. Kombinací denního torporu a probouzení se za pomoci slunečního tepla může netopýr během klidové fáze redukovat výdej energie až o 50 % (Geiser et al., 2004). Ne vždy lze ale probouzení z torporu rozdělit na striktně aktivní nebo pasivní. Mnoho netopýrů nechá růst svou tělesnou teplotu spolu s teplotou okolí až do určité hodnoty, od které se sám začne aktivně ohřívat (Turbill et al., 2003).

2.1 Rozdíly ve využívání torporu v závislosti na venkovních podmínkách

Denní torpor je pravidelně využíván pravděpodobně všemi druhy netopýrů mírného pásma (Speakman & Thomas, 2003). Některé druhy do něho vstupují i několikrát za den. Samci hmyzožravého severoamerického druhu *Antrozous pallidus* vstupují do denní strnulosti jednou nebo dvakrát denně. První torpor, který je delší, začíná brzy ráno a jeho nástup může být urychlen nízkou teplotou okolí. Druhý nastává odpoledne. Doba jejich trvání se při nízkých teplotách prodlužuje. Protože k probouzení často využívají pasivní zahřívání, vybírají si k úkrytu teplejší místa, především jižně orientované skalní štěrby, čímž snižují energetické náklady na aktivní probouzení (Rambaldini & Brigham, 2008).

Nároky na denní torpor se liší podle oblasti výskytu a typu úkrytu, ve kterých netopýři žijí. Samice severoamerického netopýra *Myotis evotis*, které obývají skalní štěrby, vstupují do torporu v horských oblastech méně často a tráví v něm kratší dobu než ty, které žijí na prériích. Reprodukční období v horách je poměrně krátké, proto zde samice neupadají do torporu a jsou homeotermní i v průběhu dne. Tvoří také mnohem větší kolonie než préríjní populace, které odchovávají mláďata soliterně. Vysoké používání torporu v prériích může být také zapříčiněno tím, že jedinci musí šetřit s tekutinami v průběhu dne (Solick & Barclay, 2006). Podobně je tomu i u březích samic evropského netopýra hvízdavého (*Pipistrellus pipistrellus*), které při simulované nízké teplotě okolí a nedostatku potravy častěji vstupovaly do torporu. Následkem toho porodily později než samice, které torpor nevyužívaly. Zároveň došlo i k omezení produkce mléka a růst mláďat byl tak zpomalený (Racey & Swift, 1985). U tohoto druhu bylo navíc během strnulosti pozorováno arytmiické dýchání. Pravidelná frekvence dechu se exponenciálně zvyšovala s rostoucí tělesnou teplotou, když klesla pod

10 °C, dýchání bylo nepravidelné a mělké. Předpokládá se, že tato technika minimalizuje energii potřebnou k dýchání a umožňuje netopýrovi spotřebovat méně kyslíku (Genoud & Christe, 2011)

Bylo však zjištěno, že energetických výhod krátkodobého torporu využívají i některé druhy netopýrů, žijících v tropických a neotropických oblastech. Doposud byl objeven u 10 z 18 netopýřích čeledí (Geiser et al., 2011). Laboratorním experimentem bylo dokázáno, že tropický nektarožravý netopýr *Glossophaga soricina*, vstupuje do torporu dlouhého průměrně 11 h a 43 min a reaguje tak na nedostatek energetických zdrojů. Hloubka a délka denní strnulosti pozitivně souvisí s tělesnou hmotností na začátku klidové fáze. Tato hmotnost koreluje s množstvím cukerného roztoku, který netopýr zkonzumoval předchozího dne. Jeho tělesná teplota koreluje také s aktuálními energetickými zásobami, protože není schopen uchovávat velké zásoby tuku a zvyšování teploty u nižších úrovní by bylo velmi náročné (Kelm & Helversen, 2007). Také u nektarožravého netopýra *Syconycteris australis* dochází k hlubšímu a delšímu torporu během léta, kdy tak reaguje na nedostatek potravy (Geiser, 2004). Další adaptací, která byla popsána u australského hmyzožravého netopýra *Nyctophilus gouldi* je vstup do denní strnulosti ihned po ukončení trávení. Zachovává tak maximální množství energie, které by jinak musel vynaložit na udržování vysoké tělesné teploty (Morris et al., 1994). V tropech a subtropích bylo dosud využití torporu prokázáno u 35 druhů. Jedná se například o druhy z čeledí Pteropodidae, Hipposideridae, Megadermatidae, Rhinolophidae a Rhinopomatidae. V různé míře a na různě dlouhou dobu upadají netopýři do denní strnulosti. U některých druhů byl dokonce zaznamenán i torpor prodloužený, u subtropického netopýra *Hipposideros terasensis* trvala hibernace 19 dní (Geiser & Stawski, 2012).

Výjimku mohou, stejně jako v temperátních oblastech, tvořit gravidní nebo kojící samice. Ty se snaží uchovávat vysokou stabilní teplotu těla i přes kolísání teplot okolí (Cryan & Wolf, 2003; Audet & Fenton, 1988). Rozdíly v délce, hloubce a frekvenci používání torporu je ovlivněno také reprodukčním stavem jedince. Dostatečně rychlý vývoj je klíčový hlavně pro netopýry temperátních oblastí. Mláďata, která nedosáhnou do období hibernace dostatečné hmotnosti, zimu s největší pravděpodobností nepřežijí (Kunz et al., 1998). Například u evropského hmyzožravého netopýra *Myotis daubentonii* samci vstupovali do torporu na několik hodin během dne a regulovali svou tělesnou teplotu až na 16,8 °C. Březí a kojící samice se hlubšímu torporu vyhýbaly a využívaly jeho mělký formu. Po porodu či odstavení mláďate, ke kterému docházelo ke konci léta, se však chování samic změnilo. Do torporu vstupovaly častěji a na delší dobu než samci, kteří se připravovali na páření, ke kterému dochází v pozdním létě nebo během zimy. Ti se během této doby vyhýbali hluboké

strnulosti, aby tak minimalizovali negativní dopad na spermatogenezi (Dietz & Kalko, 2006). Z tohoto důvodu se i někteří samci jiných druhů snaží při dostatku potravy udržovat vyšší tělesnou teplotu, i když ne tak efektivně jako březí a kojící samice (Kurta & Kunz, 1988).

2.2 Změny tělesných procesů v průběhu hibernace

Při nízkých teplotách okolí je nezbytné snížit nároky na metabolismus živočichů. Jednou z adaptací na tyto podmínky v temperátním pásmu je prodloužený torpor, nebo-li hibernace. Na počátku zimování se netopýři celkem pravidelně probouzejí a přelétají. S postupem zimy se doba nepřerušovaného spánku prodlužuje a v posledních měsících hibernace už není patrný ani chod vnitřních hodin, který by netopýřům umožňoval načasovat si probuzení pouze na noční hodiny (Horáček, 1986). Během zimních měsíců klesá teplota těla na hodnotu o 1 až 2 °C vyšší než je teplota okolí (Hock, 1951). Metabolismus v torporu je snížen průměrně na 5 % BMR a energické výdaje jsou sníženy na 15 % z celkového množství energie, kterou by museli vydat, kdyby zůstali během zimy normotermičtí (Geiser, 2004). Klesá také spotřeba kyslíku, snižuje se puls a frekvence dýchání, v extrémních případech dochází k omezení krevního toku jen do několika životně důležitých orgánů (Altringham, 1996). U severoamerického druhu *Eptesicus fuscus* bylo zjištěno, že během pasivního ohřívání byla průměrná hodnota metabolické rychlosti 1,04 x větší než bazální metabolická rychlost. Při aktivním ohřívání, tedy nezávisle na okolní teplotě, která zůstávala konstantní, byla metabolická rychlost dokonce 8,27 x větší než bazální metabolická rychlost (Willis et al., 2005).

Prvním krokem přípravy na hibernaci je ukládání tukových zásob. U netopýřů nejsou tak velké jako u jiných větších hibernujících savců, zejména kvůli schopnosti aktivního letu. Například tukové zásoby *Myotis lucifugus* zřídka kdy přesáhnou 40% celkové hmoty těla (Humphries et al., 2002). Další adaptací je předhibernační vstupování do několika hodin trvajících torporů. Netopýři *Plecotus auritus*, udržovaní v torpických teplotách okolo 7 °C, prokázali až o 33% nižší výdaje energie než netopýři, kteří byli vystaveni teplotám okolo 30 °C a kteří do torporu nevstoupili. To mělo za následek snížení hmotnosti, u netorpidujících netopýřů průměrně o 0,8 g více než u netopýřů šetřících energii denní strnulostí (Speakman & Rowland, 1999). Vstup do hibernace je ovlivněn poklesem teploty okolí a následným poklesem tělesné teploty netopýra. Tepová frekvence se snižuje až na 10-16 tepů za minutu (u *Lasiurus borealis*, měřeno při 5 °C) oproti 250-450 tepům za minutu v klidovém stavu.

Rychlost tepové frekvence se liší i v závislosti na druhu. Například u netopýrů *Eptesicus fuscus* a *Pipistrellus subflavus* byly zjištěny spontánní rychlé změny pulsu, aniž by se změnila teplota těla či fyziologický stav jedince v torporu (Davis & Reite, 1967). S upadáním do hibernačního torporu klesá spotřeba kyslíku. Hibernující *Myotis lucifugus* spotřebuje při teplotě okolí 2 °C kyslík 140 krát pomaleji než homeotermický jedinec (Thomas et al., 1990). Tato opatření vedou k tak velkým energetickým úsporám, že netopýr může zůstat v tomto stavu několik týdnů i měsíců. U netopýra *Myotis lucifugus* byla za laboratorních podmínek pozorována nepřetržitá hibernace po dobu 140 dnů (Menaker, 1964). Ve volné přírodě však dochází ke zvyšování teploty zimovišť a následnému probuzení, což má za následek velké ztráty energie. Proto jsou jednotlivá období torporů omezená spíše na dny nebo týdny (Speakman & Thomas, 2003).

Příčiny více či méně pravidelných probouzení z hibernace nejsou dodnes plně objasněny. Jedním z důvodů může být potřeba příjmu vody nebo potravy (Speakman & Racey, 1989).

Jeskynní populace vrápence velkého (*Rhinolopus ferrumequinum*) žijící v temperátních oblastech jižní Anglie synchronizuje načasování svého probouzení z hibernace se soumrakem, kdy i v průběhu zimy může vylétnout a lovit. Doplnění zásob by tedy mohlo být jeden z hlavních faktorů probouzení. Nelze však dokázat probouzení se z důvodu nedostatku vody, protože v jeskynních byla voda snadno dostupná (Park et al., 2000). U severoamerického druhu *Myotis lucifugus* se však žádné probouzení se v konkrétní dobu neprokázalo. Důvodem jsou pravděpodobně drsné zimy v oblasti, kde zimuje, neboť kořist se v průběhu hibernační periody venku nevyskytuje (Thomas, 1993). Netopýři se však často probouzejí, aniž by vůbec opustili úkryt a lovili, takže nedostatek potravy nebude jeho hlavní příčinou (Speakman & Thomas, 2003). Tomu nasvědčuje i experiment s netopýrem hnědým (*Eptesicus fuscus*), který byl po dobu šesti měsíců držen v laboratorní kleci při teplotě 5 °C. Po probuzení neprojevoval žádný ze zkoumaných jedinců jakékoliv známky podvyživení (Beer & Richards, 1956). Za nejpravděpodobnější důvod probouzení během hibernace se v současnosti považuje potřeba příjmu tekutin. Vypařování vody v tomto období vede k dehydrataci a následnému probuzení. S frekvencí probouzení souvisí i teplota těla (Speakman & Racey, 1989). Hibernující zvířata ztrácí vodu kožním a plicním odpařováním. Rychlost ztráty vody dokonce ovlivňuje délku torporu více než T_b nebo TMR při hibernačních teplotách T_a , které se běžně pohybují mezi -2 °C a 8 °C (Thomas & Geiser, 1997).

Probouzení také ovlivňují velmi nízké či naopak vysoké teploty na zimovišti. Zdá se, že některé druhy mají ke kolísání teplot okolí vyšší toleranci než jiné. Například netopýr

hvízdavý (*Pipistrellus pipistrellus*) hibernuje v teplotách, které mohou dosahovat rozdílů až 20 °C, aniž by se musel probudit (Altringham, 1996). Tento druh patří k druhům synantropním a velmi často volí zimní úkryty štěrbinového typu v budovách (Schnitzerová et al., 2009).

Mezi další, méně podstatné důvody probouzení se v průběhu hibernace, může být také páření (Racey & Entwistle, 2000.). Dalším důvodem probouzení může být nahrazení spánkového dluhu, který vzniká během hibernace. Normální regenerační funkce spánku totiž může být narušena nízkými teplotami mozku (Trachsel et al., 1991) a například vrápenec *Rhinolophus ferrumequinum* se zahřívá na delší dobu i proto, že spí a nahrazuje tím spánkovou deprivaci (Park et al., 2000).

2.3 Úkrytové strategie hibernujících druhů

Nezanedbatelnou roli pro přežití hibernačního období hraje také místo zimoviště. Nejčastěji využívanými prostory jsou pro mnoho druhů netopýrů jeskyně a štoly. Jejich zimní teploty se v ideálním případě pohybují mezi 2 až 10 °C a jsou stabilní i během prudkých změn počasí a vekovních teplot. Netopýři si často vybírají jeskyně s vyšší vlhkostí, protože během odpařování ve vlhkém prostředí ztratí méně vody a nemusí tak často pít (Altringham, 1996). Další výhodou jeskyní je jejich rozloha, která netopýrům umožňuje sdružovat se do klastrů a využívat sociální termoregulace. Například u druhu *Myotis sodalis* dosahují hibernační skupiny až 78 000 jedinců. Větší skupiny využívají jeskyně, menším stačí dutiny stromů (Boyles et al., 2008). Roli ve výběru jeskyní hraje také jejich mikroklima. Vápencové krasové jeskyně využívají především vrápenci, u nás například vrápenec malý (*Rhinolophus hipposideros*), netopýři z rodu *Myotis*, mimo jiné *Myotis myotis*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. emarginatus*, *M. nattereri*, *M. daubentonii*. Mikroklima těchto jeskyň je stálé a teploty v nich nekolísají, i když jsou o něco nižší než teploty venkovní (Gaisler & Chytil, 2002). V chladných jeskyních jsou často i teplejší místa, která netopýři vyhledávají. I když se teplotní rozdíly v mezi nimi a zbytkem jeskyně pohybují jen v řádech desetin stupňů, hrají důležitou roli při probouzení z hibernace, protože šetří energetické náklady na zahřívání (Zahn & Hager, 2005). Hibernaci netopýrů v jeskyních a štolách může být vážně narušena vlivem člověka. Šest druhů netopýrů (*Myotis nattereri*, *M. daubentoni*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Plecotus auritus*, *Nyctalus noctula* a *Eptesicus serotinus*) bylo pokusně vyjmuto z umělých zimovišť a v respirační komoře byli rušeni jak bezdotykovými stimuly (světlem, bleskem z fotoaparátu, zvukem, řečí a změnou teploty), tak i dotykovými stimuly

(masírování hřbetu po dobu 15s). Měření prokázala, že zatímco bezdotykové disturbance měly na stav netopýra zanedbatelný vliv, dotyková vyrušení významně přispěla ke ztrátě energie. Výsledky byly ale také ovlivněny teplotou okolí a hmotností netopýra (Speakman et al., 1991). Z tohoto důvodu bylo také značně omezeno či zakázáno kroužkování na zimovištích, které bylo masivně používáno především v minulém století (Gaisler et al., 2003).

Mnohým druhům slouží k hibernaci také stromové dutiny. Pro evropského hmyzožravého netopýra rezavého (*Nyctalus noctula*) jsou vhodné dutiny stromů, kde se teploty pohybují v rozmezí od $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Hodnoty nižší nebo vyšší vedou k denním probouzením (Altringham, 1996). Australští netopýři *Nyctophilus geoffroyi* a *Nyctophilus gouldi* využívají dutiny a štěrbin v kůře na severní straně stromů. Tato strana je orientována na slunce, což netopýrům umožňuje využívat pasivní ohřívání. Přestože se tak jejich těla ohřívají denně o 10 až 20 $^{\circ}\text{C}$, nepřerušovaná hibernace trvá průměrně 15 dní. Pokud teplota během některých nocí vzroste o více než 5 $^{\circ}\text{C}$ oproti průměrné teplotě předešlých nocí, netopýři se probouzí častěji a jsou déle aktivní (Turbill & Geiser, 2008) Převážně uhynulé stromy využívají k hibernaci jedinci dalšího australského netopýra *Chalinolobus morio*. Preferují dutiny, které jsou celodenně vystaveny slunečnímu záření (Turbill, 2006). V porovnání s jeskyněmi jsou ztráty vody u netopýrů hibernujících v dutinách stromů vyšší, protože dutiny mají nižší vlhkost (Turbill & Geiser, 2008).

Některé druhy netopýrů se naučili využívat k hibernaci i lidská obydlí. Severoamerický netopýr *Eptesicus fuscus* hibernuje soliterně nebo v klastrech v dobře izolovaných podkrovích, kde se teploty pohybují mezi 3 a 20 $^{\circ}\text{C}$ (Whitaker & Gummer, 1992). V České republice využívají netopýři zejména panelové domy. *Vespertilio murinus* a *Pipistrellus pipistrellus* se podélně zavěšují do spár nebo v nich podélně leží. Příliš úzké spáry, kam se netopýři nevejdou, či příliš široké spáry, kde dochází k velkým teplotním výkyvům a promrzáním, nejsou vhodné. Spára musí být minimálně 2 m nad zemí, aby mohli netopýři snadněji vylétat (Horáček, 2004).

Výjimku mezi temperátními netopýry, u kterých převažují úkryty v jeskyních, štolách, lidských obydlích či stromech, představuje asijský druh netopýra *Murina ussuriensis*. Ten byl při několika příležitostech nalezen jak hibernuje ve sněhu. Výsledky průzkumu naznačují, že sníh je vhodný zejména kvůli vysoké vlhkosti, teplotní stabilitě a nízké pravděpodobnosti predace. Všechny tyto faktory vedou k dlouhé a málo přerušované hibernaci, i když doposud nebylo vysvětleno, jak se netopýři vyrovnávají s nízkým obsahem kyslíku a vysokým množstvím oxidu uhličitého ve sněhu. Doposud nebyl nalezen jiný druh vykazující podobné chování, není to však zcela vyloučeno (Hirakawa, 2010).

3. Syndrom bílého nosu

Syndrom bílého nosu (White-Nose syndrome WNS; v Evropě Geomykóza) je nápadný nárůstem plísně *Geomyces destructans*, která pokrývá zejména netopýří čenich, membrány křídel a boltce uší hibernujících netopýřů. Znakem pokročilé nákazy jsou také nápadné léze. Nakažení netopýři se v průběhu zimy častěji budí, vylétávají ze zimoviště během dne a hynou na vysílení, dehydrataci či následky predace (Reichard & Kunz, 2009). K definitivnímu potvrzení nákazy je však nezbytné použít histologické, mykologické či molekulární metody (Meteyer et al., 2009).

Syndrom bílého nosu byl poprvé dokumentován u *Myotis lucifugus* v únoru roku 2006. Z původně šesti hibernačních úkrytů v Albaně se nemoc rozšířila na všechny strany od centra původního výskytu (Fenton & Ratcliffe, 2010). Během následujících let bylo pitvou potvrzeno nakažení i u dalších severoamerických druhů, *Myotis septentrionalis*, *Perimyotis subflavus* a *Eptesicus fuscus* (Blehert et al., 2009). Bylo potvrzeno, že WNS se masivně šíří mezi jedinci v koloniích hibernujících netopýřů, a to přímým dotykem (Lorch et al., 2011). První případ nakaženého netopýře v Evropě byl zaznamenán v roce 2009 během monitorování hibernujících zvířat blízko Périgneux ve Francii. Jednalo se o jedince druhu *Myotis myotis* s bílou plísní na čumáku (Puechmaille et al., 2010). V České republice a na Slovensku začaly probíhat první inspekce v zimě na přelomu let 2008 a 2009. Z původně 7 zasažených míst se nemoc do ledna další zimy rozšířila na 33 ohrožených lokalit Česka a Slovenska. V únoru a březnu roku 2010 už byla plíseň potvrzena na 76 místech. Nejvíce postiženým druhem je *Myotis myotis*, dalšími jsou *Myotis blythii*, *Myotis brandtii*, *Myotis dasycneme*, *Myotis emarginatus* a *Myotis mystacinus*. Stejně jako ve Francii, ani u nás nebyla zpozorována hromadná úmrtí nakažených netopýřů (Martínková et al., 2010).

Je pravděpodobné, že plíseň *Geomyces destructans* napadala v malém množství evropské netopýry již před rokem 2006, ale protože nezpůsobovala masivní úhyny, nebyla výskytu věnována pozornost. Zdá se, že evropští netopýři si ke *Geomyces destructans* evolučně vyvinuli toleranci. Masivní dopad na americké populace je vysvětlován fyziologickými odlišnostmi, stejně jako rozdíly ve způsobu života a prostředí (Wibbelt et al., 2010). Tomu odpovídají i výsledky výzkumu prováděného na netopýrech druhu *Myotis lucifugus*, kteří byli nakaženi *Geomyces destructans* amerického a evropského původu. Obě nakažené skupiny reagovaly na nemoc stejně (Warnecke et al., 2012).

Geomyces destructans roste nejlépe při teplotách mezi 8 a 14 °C, což odpovídá teplotám v jeskyních hibernujících netopýrů. Je možné, že právě změny v imunitním systému hibernujících netopýrů přispívají k devastujícímu účinku, jaký má nemoc na některé populace netopýrů. Během hibernace dochází k redukci cirkulujících leukocytů až o 90% a ovlivnění produkce TNF a jiných cytokinů leukocyty. TNF (*tumor necrosis factor*) je druh cytokinů vznikající v reakci na bakteriální či jinou infekci, který mimo jiné dokáže navodit smrt nádorových buněk. V těle také dochází k výraznému snížení akutních zánětlivých reakcí a zhoršené buněčné a humorální odpovědi na infekci, protože zcela chybí neutrofily a monocyty, které mají za úkol na nebezpečí upozornit a reagovat. Přestože všechny tyto změny organismu mohou částečně vysvětlovat, proč jsou netopýři během hibernace vůči plísni více náchylní, o mechanismech imunitního systému toho zatím není příliš známo (Bouma et al., 2010).

4. Závěr

Metabolismus letounů je při aktivitě rychlý a vyžaduje značnou energii, jejíž velkou část získávají z potravy. Metabolické rychlosti nejsou ovlivněny pouze složením potravy, ale také velikostí, hmotností a teplotou těla, teplotou okolí, reprodukčním stavem jedince, aktivitou atd. K výpočtům metabolických rychlostí je nutné tyto hodnoty znát. Teplota těla se zjišťuje pomocí termočlánků, termistorů nebo infračervenými kamerami. Mezi nejčastěji využívané metody patří respirometrie s otevřeným tokem nebo v uzavřeném systému, kalorimetrie a DLW.

Aby netopýři energetické nároky snížili, využívají denního mělkého torporu, v zimních obdobích pak delší hibernace. Torpor je krátkodobý stav denní strnulosti se sníženou teplotou. Frekvence jeho využívání záleží na oblasti, kde se netopýr vyskytuje a na reprodukčním stavu jedince. Samice se během březosti hlubšímu torporu vyhýbají, aby nezpomalovaly vývoj plodu. Hibernace trvá déle, je využívána v zimních obdobích, kdy je nedostatek potravy a nízké teploty okolí. Jako zimoviště jsou využívány jeskyně, štoly, dutiny stromů, budovy nebo dokonce sníh. Důležitou roli hraje mikroklima zimoviště, tedy jeho teplota a vlhkost. Hibernace je narušována několik hodin trvající aktivitou, kdy netopýři většinou vylétají. Předpokládá se, že hlavními důvody probouzení je potřeba doplnění tekutin. V současnosti se je v popředí zájmu studium mechanismů hibernace a probouzení se z ní kvůli masivnímu rozšíření WNS v Severní Americe. Jen tak je možné zjistit přesný způsob, jakým *Geomyces destructans* zasahuje do organismu netopýra a v budoucnu vyvinout i způsob, jak dané onemocnění léčit.

5. Literatura

- Altringham, J.D.** 1996. *Bats biology and behaviour*. United States: Oxford university Press, 255 pp
- Arlettaz, R., S. Godat, & H. Meyer.** 2000. Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation*, 93: 55–60
- Audet, D. & M.B. Fenton.** 1988. Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiological Zoology*, 61: 197–204
- Audet, D. & D.W. Thomas.** 1996. Evaluation of the accuracy of body temperature measurement using external radio transmitters. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 1778–1781
- Barclay, R.M.R., M.C. Kalcounis, L.H. Crampton, C. Stefan, M.J. Vonhof, L. Wilkinson & R.M. Brigham.** 1996. Can external radiotransmitters be used to assess body temperature and torpor in bats? *Journal of Mammalogy*, 77:1102 –1106
- Barclay, R.M.R., C.L. Lausen, & L. Hollis.** 2001. What's hot and what's not: defining torpor in free-ranging birds and mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 79:1885–1890
- Beer, J. R., & A. G. Richards.** 1956. Hibernation of the big brown bat. *Journal of Mammalogy*, 37: 31-41
- Blehert, D.S, A.C. Hicks, M. Behr, C. U. Meteyer, B. M. Berlowski-Zier, E. L. Buckles, J. T. H. Coleman, S. R. Darling, A. Gargas, R. Niver, J. C. Okoniewski, R. J. Rudd & W. B. Stone.** 2009. Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen? *Science* 323: 227
- Bouma, H.R., H.V. Carey & F.G.M. Kroese.** 2010. Hibernation: the immune system at rest? *Journal of Leukocyte Biology*, 88: 619–624
- Boyles, J.G. & L. W. Robbins.** 2006. Characteristics of summer and winter roost trees used by evening bats (*Nycticeius humeralis*) in Southwestern Missouri. *American Midland Naturalist*, 155: 210-220
- Boyles, J.G., J. J. Storm & V. Brack Jr.** 2008. Thermal benefits of clustering during hibernation: a field test of competing hypotheses on *Myotis sodalis*. *Functional Ecology*, 22: 632–636
- Cryan, P. M. & B.O. Wolf.** 2003. Sex differences in the thermoregulation and evaporative water loss of a heterothermic bat, *Lasiurus cinereus*, during its spring migration. *Journal of Experimental Biology*, 206: 3381-3390

- Davidson-Watts, I., S. Walls, & G. Jones.** 2006. Differential habitat selection by *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus* identifies distinct conservation needs for cryptic species of echolocating bats. *Biological Conservation*, 133: 118–127
- Davis, W. H. & O. B. Reite.** 1967. Response of bats from temperate regions to changes in ambient temperature. *Biological Bulletin*, 132: 320-328
- Dietz, M. & E.K.V. Kalko.** 2006. Seasonal changes in daily torpor patterns of free-ranging female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Journal of Comparative Physiology B*, 176: 223- 231
- Fenton, M.B. & J.M. Ratcliffe.** 2010. Bats. *Current Biology*, 20: 1060- 1062
- Freitas, M.B., L.S.Goulart, M.S.Barros, D.B.Morais, T.S. Amaral & S.L.P.Matta.** 2010. Energy metabolism and fasting in male and female insectivorous bats *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae). *Brazilian Journal of Biology*, 70: 617- 621
- Gaisler, J., V Hanák, V. Hanzal & V. Jarský.** 2003: Výsledky kroužkování netopýřů v České republice a na Slovensku, 1948–2000. *Vespertilio*, 7: 3- 61
- Gaisler, J. & J. Chytil.** 2002. Mark-recapture results and changes in bat abundance at the cave of Na Turoldu, Czech Republic. *Folia Zoologica*, 5: 1-10
- Geiser, F.** 2004. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annual Review of Physiology*, 66: 239–274
- Geiser, F., R.L. Drury, G. Kortner, C. Turbill, C.R. Pavey, & R.M. Brigham.** 2004. Passive rewarming from torpor in mammals and birds: energetic, ecological and evolutionary implications. In *Life in the Cold: Evolution, Mechanisms, Adaptation, and Application* (Barnes, B.M & H.V. Carey, eds.). Pp. 51–62
- Geiser, F. & C. Stawski.** 2012. Hibernation and torpor in tropical and subtropical bats in relation to energetics, extinctions, and the evolution of endothermy. *Integrative and Comparative Biology*, 51: 337–348
- Geiser, F., C. Stawski, A. Bondarenco & C. R. Pavey.** 2011. Torpor and activity in a free-ranging tropical bat: implications for the distribution and conservation of mammals? *Naturwissenschaften*, 98: 447–452
- Genoud, M. & P. Christe.** 2011. Thermal energetics and torpor in the common pipistrelle bat, *Pipistrellus pipistrellus* (Vespertilionidae: Mammalia). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 160: 252-259
- Hirakawa, H. & D. Fukui.** 2010. Bats in snow: Do they hibernate? In *15th IBRC Prague 2010* (Horáček, I. & P. Benda, eds.). Pp. 171
- Hock, R.J.** 1951. The metabolic rates and body temperatures of bats. *The Biological Bulletin*, 101:289-299

- Horáček, D.** 2004. *Vespertilio murinus* a *Pipistrellus pipistrellus* ve sparách panelových domů v Liberci. *Vespertilio*, 8: 140–142
- Horáček, I.** 1986 *Létající savci*, vydání 1. Praha, Academia. 156 pp
- Hristov, N. I., M. Betke, & T. H. Kunz.** 2008. Applications of thermal infrared imaging for research in aeroecology. *Integrative and Comparative Biology*, 48: 50-59
- Humphrey, S.M.** 1975. Nursery roosts and community diversity of nearctic bats. *Journal of Mammalogy*, 56: 321-346
- Humphries, M.M., D.W. Thomas, & J.R. Speakman.** 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, 418: 313–316
- Kelm, D.H. & O.v. Helversen.** 2007. How to budget metabolic energy: torpor in a small Neotropical mammal. *Journal of Comparative Physiology B*, 177: 667–677
- Kleiber, M.** 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6 : 315-353
- Kunz, T. H. & K. A. Nagy.** 1988. Methods of energy budget analysis. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H., ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. Pp. 277–302
- Kunz, T.H., J.A. Wrazen & C.D. Burnett.** 1998. Changes in body mass and fat reserves in pre-hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Ecoscience*, 5: 8-17
- Kurta, A. & M. S. Fujita.** 1988. Design and interpretation of laboratory thermoregulation studies. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H., ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. Pp. 333- 345
- Kurta, A., K. A. Johnson, & T. H. Kunz.** 1987. Oxygen consumption and body temperature of female little brown bats (*Myotis lucifugus*) under stimulated roost conditions. *Physiological Zoology*, 60 : 386-397
- Kurta, A. & T.H. Kunz.** 1987. Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symposia of the Zoological Society of London*, no. 57: 79-106
- Kurta, A. & T.H. Kunz.** 1988. Roosting metabolic rate and body temperature of male little brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. *Journal of Mammalogy*, 69: 645–651
- Lausen, C.L. & R.M.R. Barclay.** 2003. Thermoregulation and roost selection by reproductive female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) roosting in rock crevices. *Journal of Zoology*, 260: 235–244
- Licht, P. & P. Leitner.** 1967. Behavioral responses to high temperatures in three species of Californian bats. *Journal of Mammalogy*, 48: 52-61

- Lorch, J.M., U. Meteyer, M. J. Behr, J. G. Boyles, P. M. Cryan, A. C. Hicks, A.E.Ballmann, J. T. H. Coleman, D. N. Redell, D.A M. Reeder & D. S. Blehert.** 2011. Experimental infection of bats with *Geomyces destructans* causes white-nose syndrome. *Nature*, 480: 376–378
- Martínková, N. , P. Bačkor, T. Bartonička, P. Blažková , J. Červený, L. Falteisek, J. Gaisler, V. Hanzal, D. Horáček, Z. Hubálek, H. Jahelková, M. Kolařík, L. Korytár, A. Kubátová, B. Lehotská, R. Lehotský, R. K. Lučan, O. Májek, J. Matějů , Z. Řehák, J. Šafář, P. Tájek, E. Tkadlec, M. Uhrin, J. Wagner, D. Weinfurtoová, J. Zima, J. Zupal, I. Horáček.** 2010. Increasing Incidence of *Geomyces destructans* Fungus in Bats from the Czech Republic and Slovakia, in press.
- McNab, B.** 1980. Food habits, energetisc, and the population biology of mammals. *American Naturalis*, 116 : 106-124
- McNab, B.** 1982. Energetics, body size, and the limits to endothermy. *Journal of Zoology*, 197: 120-155
- Menaker, M.** 1964. Frequency of spontaneous arousal from hibernation in bats. *Nature*, 203: 540- 541
- Meteyer, C.U., E. L. Buckles, D. S. Blehert, A. C. Hicks, D. E. Green, V. Shearn-Bochsler, N.J. Thomas, A. Gargas & M. J. Behr.** 2009. Histopathologic criteria to confirm white-nose syndrome in bats. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 21: 411- 414
- Morris, S., A.L. Curtin & M.B. Thompson.** 1994. Heterothermy, torpor, respiratory gas exchange, water balance and the effect of feeding in Gould’s long-eared bat *Nyctophilus gouldi*. *Journal of Experimental Biology*, 197: 309–335.
- Nicholls, B., & P. A. Racey.** 2006. Habitat selection as a mechanism of resource partitioning in two cryptic bat species *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus*. *Ecography*, 29: 697–708
- Park, K.J., G. Jones & R.D. Ransome.** 2000. Torpor, arousal and activity of hibernating greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Functional ecology*, 14: 580- 588
- Puechmaille, S.J., P.Verdeyroux, H. Fuller, M.A. Gould, M. Bekaert & E.C. Teeling.** 2010. White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) in bat, France. *Emerging Infectious Diseases journal*, 16: 290- 293
- Racey, P.A. & A.C. Entwistle.** 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. In *Reproductive biology of bats*. (Crichton E.G & P. H. Krutzsch, eds.), Academic press, London. Pp. 364 - 401
- Racey, P.A.& S.M. Swift.** 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 54: 205–215

- Rambaldini, D.A. & R.M. Brigham.** 2008. Torpor use by free-ranging pallid bats (*Antrozous pallidus*) at the northern extent of their range. *Journal of Mammalogy*, 89: 933–941
- Reichard, J.D. & T.H. Kunz.** 2009. White-nose syndrome inflicts lasting injuries to the wings of little brown myotis (*Myotis lucifugus*) *Acta Chiropterologica*, 11: 457–464
- Schnitzerová, P., E. Cepáková & L. Viktora.** 2009. *Netopýři v budovách. Rekonstrukce a řešení problémů.* Česká společnost pro ochranu netopýřů. 70 pp
- Solick, D.I. & R.M.R. Barclay.** 2006. Thermoregulation and roosting behaviour of reproductive and nonreproductive female western long-eared bats (*Myotis evotis*) in the Rocky Mountains of Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 589–599
- Speakman, J.R. & P. Racey.** 1989. Hibernation ecology of the pipistrelle bat : energy expenditure, water requirements and mass loss, implications for survival and the function of winter emergency flights. *Journal of Animal Ecology*, 58 : 797-814
- Speakman, J.R. & A. Rowland.** 1999. Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proceedings of the Nutrition Society*, 58: 123-131
- Speakman, J.R. & D.W. Thomas.** 2003. Physiological ecology and energetics of bats. In *Bat ecology* (Kunz, T.H & B.M. Fenton ,eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London. Pp. 430–490
- Speakman, J.R., P.I. Webb & P.A. Racey.** 1991. Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. *Journal of Applied Ecology*, 28: 1087- 1104
- Stack, M.H. & D.J. Rossi.** 1988. Methods of measuring metabolic rate: Respirometry. In *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats* (Kunz, T.H., ed.), Smithsonian Institution Press, Washington, D.C .Pp. 353–372
- Storey, K.B.** 2001. Turning down the fires of life: metabolic regulation of hibernation and estivation. In *Molecular Mechanisms of Metabolic Arrest* (Storey, K.B., ed.). BIOS Scientific Publishers, Oxford. Pp. 1-21
- Teeling, E., M. S. Springer, O. Madsen, P. Bates, J. O'Brien & W. J. Murphy.** 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 37: 580 – 584
- Thomas, D. W.** 1993. Lack of evidence for a biological „alarm clock“ in bats (*Myotis* spp.) hibernating under natural conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 71:1-3
- Thomas, D.W., M. Dorais & J.M. Bergeron.** 1990. Winter energy budgets and cost of arousals for hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy*, 71: 475-479
- Thomas, D.W. & F. Geiser.** 1997. Periodic arousals in hibernating mammals: is evaporative water lost involved? *Functional ecology*, 11: 585- 591

- Trachsel, L., D.M. Edgar & H.C. Heller.** 1991. Are ground squirrels sleep deprived during hibernation? *American Journal of Physiology, Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 260: 1123–1129
- Turbill, C.** 2006. Thermoregulatory behaviour of tree-roosting chocolate wattled bats (*Chalinolobus morio*) during summer and winter. *Journal of Mammalogy*, 87: 318–323
- Turbill, C. & F. Geiser.** 2008. Hibernation by tree-roosting bats. *Journal of Comparative Physiology*, 178: 597–605
- Turbill, C., G. Kortner & F. Geiser.** 2003. Natural use of heterothermy by a small, tree-roosting bat during summer. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76: 868–876
- Voigt, C.C. & A. Cruz-Neto.** 2009. Energetic analysis of bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H. & S. Parsons, eds.). Pp. 623- 645
- Warnecke, L., J. M. Turnera, T. K. Bollinger, J.B. Lorch, V. Misra, P.M. Cryan, G. Wibbelt, D.S. Blehert & C.K.R. Willis.** 2012. Inoculation of bats with European *Geomyces destructans* supports the novel pathogen hypothesis for the origin of white-nose syndrome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 6999-7003
- Whitaker, J.O. Jr. & S. L. Gummer.** 1992. Hibernation of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*, in buildings. *Journal of Mammalogy*, 73: 312-316
- Wibbelt, G., A. Kurth, D. Hellmann, M. Weishaar, A. Barlow, M. Veith, J. Prüger, T. Göröf, L. Grosche, F. Bontadina, U. Zöphel, H-P. Seidl, P. M. Cryan & D. S. Blehert.** 2010. White-Nose Syndrome Fungus (*Geomyces destructans*) in Bats, Europe. *Emerging Infectious Diseases*, 16, No. 8: 1237- 1242
- Willis, C.K.R. & R.M. Brigham.** 2003. Defining torpor in freeranging bats: experimental evaluation of external temperature- sensitive radiotransmitters and the concept of active temperature. *Journal of Comparative Physiology B*, 173:379–389
- Willis, C.K.R., J.E. Lane, E.T. Liknes, D.L.Swanson & R.M.Brigham.** 2005. Thermal energetics of female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Canadian Journal of Zoology*, 83: 871–79.
- Zahn, A. & I. Hager.** 2005. A cave-dwelling colony of *Myotis daubentonii* in Bavaria, Germany. *Mammalian Biology*, 70: 250-254