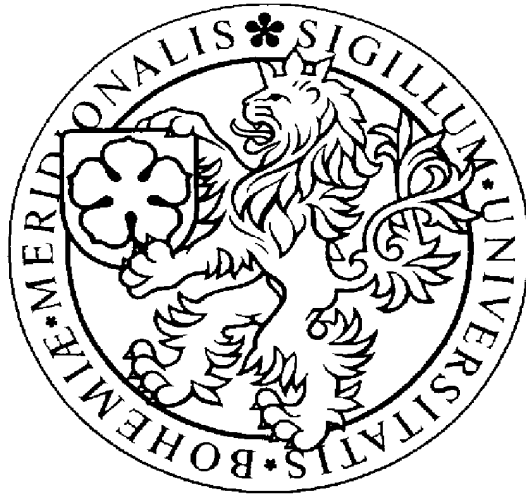


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Bakalářská diplomová práce

Mohou současné klimatické změny
zasahovat do hibernace sysla obecného?
(rešerše)

Veronika Hrindová

Školitel: doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

České Budějovice 2008

Hrindová, V. 2008: Mohou klimatické změny zasahovat do hibernace sysla obecného? (rešerše)

May climatic changes intervene in the hibernation of the European ground squirrel? (review). Bc. Thesis in Czech, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The thesis is concerned with potential effect of climatic changes on hibernation in the European ground squirrel. By background research on influence of particular relevant factors in various species of ground squirrels, I have evaluated how climatic changes could interfere in initiation, course and termination of hibernation in a mammal which belongs to the most endangered species in the Czech Republic.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č.111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích

.....

Veronika Hrindová

PODĚKOVÁNÍ

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli Františku Sedláčkovi, který se mě bez váhání ujal a umožnil tak vytvoření této práce, za jeho ohromnou trpělivost, dobré rady a čas, který mi věnoval. Poděkování patří také mým přátelům a celé mé rodině a hlavně mamince za obrovskou podporu ve studiu. V neposlední řadě patří velký dík mému příteli Davidovi, který je mou velkou oporou.

OBSAH:

1. ÚVOD	6
1.1 PROČ SE TÍMTO TÉMATEM ZABÝVAT?	6
1.2 HIBERNACE SYSLŮ – OBECNÉ INFORMACE	7
2. JAK JE ŘÍZEN NÁSTUP HIBERNACE U SYSLŮ?	7
2.1 ENDOGENNÍ RYTMUS	8
2.2 POHLAVÍ	8
2.3 SVĚTLO	9
2.4 TEPLOTA	10
2.5 POTRAVA	11
2.6 ZEMĚPISNÁ ŠÍŘKA	11
2.7 FYZIOLOGICKÉ MECHANIZMY	12
3. JAK DLOUHO HIBERNACE TRVÁ, JAK JE HIBERNACE UDRŽOVÁNA?	12
3.1 DÉLKA HIBERNACE	12
3.2 UDRŽOVÁNÍ HIBERNACE	13
3.2.1 CIRKADIÁLNÍ RYTMUS BĚHEM HIBERNACE	13
3.2.2 PERIODICKÁ PROBOUZENÍ	13
4. JAK JE ŘÍZEN KONEC HIBERNACE?	15
4.1 CIRKADIÁLNÍ RYTMICITA	15
4.2 TEPLOTA	16
4.3. SVĚTLO	17
4.4 SNĚHOVÁ POKRÝVKA	18
4.5 PROBOUZENÍ BĚHEM HIBERNACE	18
4.6 SMYSLOVÉ VNÍMÁNÍ	18
5. KTERÉ FAKTORY PROSTŘEDÍ MOHOU NÁSTUP, PRŮBĚH A KONEC HIBERNACE OVLIVNIT?	19
5.1 SVĚTLO	19
5.2 TEPLOTA	19
5.3 SNĚHOVÁ POKRÝVKA	20
5.4 POTRAVA	20
6. JAKÝ VLIV MOHOU MÍT SOUČASNÉ ZMĚNY KLIMATU?	21
7. JAKÉ TO MŮŽE MÍT DŮSLEDKY PRO PŘEŽÍVÁNÍ SYSLA?	22

PŘÍLOHA:	24
<hr/>	
TABULKA Č. 1 – DÉLKA HIBERNACE SYSLŮ	24
OBRÁZEK Č. 1 – HIBERNAČNÍ PERIODY	25
OBRÁZEK Č. 2 – ZMĚNA TĚLESNÉ HMOTNOSTI V PRŮBĚHU ROKU	26
OBRÁZEK Č. 3 – ULOŽENÍ HIBERNÁKULA	26
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY:	27
<hr/>	

1. ÚVOD

1.1 Proč se tímto tématem zabývat?

Sysel obecný (*Spermophilus citellus*) se řadí mezi nejvíce ohrožené druhy České republiky. Příčina snížení početnosti sysla je předmětem mnoha studií. Tento fakt má jistě mnoho příčin, které společně ovlivňují životaschopnost syslů. Tím nejzávažnějším je pravděpodobně ústup a fragmentace areálu. Od roku 2000 do roku 2006 zaniklo u nás celkem 7 lokalit výskytu sysla obecného, za stejné období bylo 8 lokalit objeveno a jedna lokalita vznikla díky repatriaci. V roce 2000 byl výskyt sysla obecného zaznamenán celkem na 29 více či méně izolovaných lokalitách nepravidelně rozmístěných po celém území republiky mimo východních Čech a severní Moravy (Matějů a kol. 2007). Při posledním sčítání na našem území v roce 2007 bylo zaznamenáno pouhých 34 vesměs izolovaných lokalit nepravidelně rozmístěných po celém území ČR mimo oblast východních Čech a severní Moravy (Matějů a kol. 2007). Právě izolovanost a malá početnosti kolonií jsou v současné době hlavními příčinami ohrožení sysla obecného v ČR. K zániku takovýchto kolonií může dojít velmi snadno, protože jakékoliv ztráty způsobené vlivem jiných negativních faktorů nemohou být kompenzovány migrací jedinců odjinud. K nejvýznamnějším negativním faktorům, které se zde uplatňují, patří zejména absence odpovídajícího managementu travního porostu, náhodné výkyvy počasí, plošný rozvoj lidských sídel, resp. přeměna lokalit na stavební pozemky a dopravní komunikace, případně jiné bariéry spojené s genetickou izolovaností (Matějů a kol. 2007).

Má práce se zabývá faktorem, který by mohl výrazněji zasáhnout do hibernace sysla a tím i do prosperity jeho populací – klimatickými změnami. Vyšší teploty během zimních měsíců, slabší nebo žádná sněhová pokrývka, dřívější nástup jara, to vše může ovlivňovat hibernaci syslů i jejich následné přežívání v aktivním stavu. Načasování aktivity, sezónní změny v dostupnosti potravy a výdaje při reprodukci jsou důležitými faktory v životě živočichů. Pokud by došlo k výraznějším změnám, mohlo by to narušit rovnováhu mezi prostředím a místními populacemi.

1.2 Hibernace syslů – obecné informace

Hibernace je cirkadiálně řízená forma hypotermie, která umožňuje konzervovat energii v období extrémně nepříznivých podmínek a zvýšit tak pravděpodobnost přežití živočicha. Hibernanty můžeme najít mezi různými řády savců např. hlodavci (sysli, křečkové, svišti, plši), hmyzožravci (ježci), letouny (netopýři, vrápenci) aj. Podle příjmu potravy v průběhu hibernace je rozlišujeme na obligatorní (s občasným příjmem potravy při dočasném přerušení hibernace) a permisivní (zcela bez příjmu potravy během hibernace) – sysel.

Typickým znakem hibernace je ukládání množství tělesného tuku před jejím začátkem, v průběhu pak dochází k utlumení veškerých fyziologických funkcí organismu. Teplota těla pravých hibernantů převyšuje teplotu okolí jen o 1-2°C (Geiser a Kenagy 1988). Téměř všechny druhy syslů upadají do zimního spánku, mnohé i do letního. Například sysel kalifornský (*Spermophilus atricapillus*) upadá téměř výhradně do letního spánku a zřídka do zimního (Raths 1980).

Hibernákulum syslů je uloženo 0,5-1,5 m pod zemí a je měkce vystláno travou. Vchod do nory utěsňují zevnitř hlínou, to jim poskytuje ochranu před vodou a deštěm, ale i před predátory lasicí a tchořem, kteří by letargické zvíře snadno přemohli (Raths 1980) (viz obr. č. 3).

Díky schopnosti hibernace (ale také estivace) mají syslové neobyčejně vysokou přizpůsobivost, vyskytují se ve stepích a pouštích, nížinách i horách, ale i na dalekém severu (Raths 1980).

2. Jak je řízen nástup hibernace u syslů?

Nástup hibernace je podmíněn ročním endogenním rytmem a může tedy nastat v určitém období roku i za konstantních teplotních podmínek. Některé faktory prostředí však mohou její nástup urychlit. Z vnějších faktorů usnadňuje nástup hibernace snížení teploty prostředí, změna ve složení a množství potravy a především změna poměru světelné a tmavé části dne (Janský 1980, Ritchie 1990).

Před vlastní hibernací dochází u syslů k sérii „zkušebních“ poklesů tělesných teplot realizovaných obvykle v nočních hodinách dříve, než se zvíře definitivně fyziologicky podchladí (Janský 1980).

Sysel zlatavý (*Spermophilus lateralis*) potřebuje jeden den na přizpůsobení, aby mohl upadnout do torporu, sysel páskovaný (*Spermophilus tridecemlineatus*) a sysel dlouhoocasý (*Spermophilus undulatus*) mohou do hluboké letargie upadnout ihned (Raths 1980).

2.1 Endogenní rytmus

Denní rytmus se vytvořil během evolučního procesu na naší planetě a je dědičný (Raths 1980). Bylo prokázáno, že u hibernantů chovaných za konstantních podmínek, se projevuje sklon k hibernaci v pravidelných ročních intervalech (Janský 1980). To ukazuje významný vliv endogenního rytmu na nástup hibernace. Jestliže chybí vnější signály, vrozený rytmus se projeví. A protože se odchyluje od 24 hodin, dojde už po několika dnech k posunutí fáze. Sladění vyvolávají tzv. synchronizátory. Nejdůležitějším z nich je světlo, respektive poměr světelné a tmavé části dne. Oproti tomu teplota hraje jen podřadnou roli (Raths 1980).

2.2 Pohlaví

Faktorem ovlivňujícím nástup hibernace je také pohlaví. V severním Řecku a Rakousku bylo zjištěno, že se dospělí samci sysla obecného (*Spermophilus citellus*) ukládají k hibernaci výrazně později než dospělé samice (Millesi a kol. 1999). Toto pořadí bylo také pozorováno u *Spermophilus elegans* (Zegers 1984), *Spermophilus parryi* (Buck a Barnes 1999) a *Spermophilus armatur* (Eshelman a Sonnemann 2000) v Severní Americe. Zpoždění začátku hibernace u samců může souviset se zvyšováním tukových zásob nebo s tím, že si začínají dělat tyto zásoby později (Millesi a kol. 1999). V Makedonii byl ale zjištěn obrácený sled ukládání k zimnímu

spánku (Ruzic 1978), podobně jako u většiny Severoamerických druhů (Streubel a Fitzgerald 1978, Jenkins a Eshelman 1984, Michener a Köeppl 1985, Elliott a Flinders 1991, Bartels a Thompson 1993). Samice se tam tedy ukládají k hibernaci později než samci, což může být způsobeno delší nebo větší péčí o mláďata. S tím by bylo spojeno větší vyčerpání energetických zásob během reprodukční sezóny a následné delší doplňování tukových zásob (Raths 1980).

Samice, které měly v daném roce mláďata, se ukládají k hibernaci později než ty, které byly neúspěšné. Delší kompenzace vysokých energetických výdajů z období reprodukce by to mohly vysvětlit (Neuhaus 2000).

2.3 Světlo

Světlo je důležité kvůli synchronizaci vnitřních hodin s nástupem sezónních změn v prostředí. Světelné poměry spouští endogenní rytmus. Zkracování světelné části dne na podzim vyvolává u sýslů zvýšenou tvorbu melatoninu v epifyze, to vede k involuci gonád, což je podmínkou vstupu do hibernace. Naopak obnovení jejich funkce na jaře hibernační sezónu ukončuje. Bylo prokázáno, že normální nebo zvýšená činnost pohlavních orgánů zabraňuje hibernaci a naopak kastrace hibernaci usnadňuje (Janský 1980). Letargie a sexuální aktivita jsou tedy neslučitelné (Raths 1980).

I když uměle prodloužíme světelnou část dne, přirozený biologický rytmus se přesto prosadí a zvíře upadá do hibernace. Letargii podporuje jen zkracování dne, prodlužování dne ale letargii nepřekoná (Raths 1980).

Postupné zkracování dne na podzim také podporuje růst tukové vrstvy (Raths 1980).

2.4 Teplota

I když je rychlost ochlazování kontrolovaná, závisí na teplotě okolí: čím je teplota nižší, tím rychleji se zvíře ochlazuje.

Nástup hibernace nastává postupně formou postupných poklesů mozkové a tělní teploty, které za sebou následují tak dlouho, až teplota těla dosáhne téměř úrovně teploty prostředí. Zvíře se ochlazuje nejprve rychle a potom pomaleji, jde o rozdíl mezi teplotou kůže a teplotou okolního prostředí. Čím je tento rozdíl větší, tím více tepla se vydává vyzařováním a vedením. Zpočátku snižují všechny části těla svoji teplotu současně, později vykazuje zřetelnější změny v ochlazování zadní část (Raths 1980).

Sysel Richardsonův (*S. richardsonii*) snižuje nastavenou hodnotu den ode dne, až po několika měsících dosáhne minima. U sysla dlouhoocasého (*S. undulatus*) klesá nastavení hodnot pouze 4 dny. Nejekonomičtější je, když tělesná teplota klesne na úroveň okolní teploty, protože potom nemusí zvíře vyrovnávat žádný tepelný rozdíl. Zvíře se chová jako studenokrevné a jeho teplota kolísá podle teploty okolního prostředí. Jestliže se zahřeje příliš, působí to jako signál k probuzení. Jestliže se příliš ochladí, buď procitne nebo začne na nejnižší nastavené hodnotě teplotu regulovat. Sysel skalní (*S. variegatus*) udržuje svou tělesnou teplotu na 8°C, i když teplota okolí klesne na -18°C. Teplotu několik stupňů pod nulou snášejí sysli docela dobře, aniž by se probudili. (Raths 1980). Sysel obecný (*S. citellus*) ucpává vchod do nory pískem nebo hlínou (Hut a Scharff 1998), aby tak izoloval vzduch uvnitř nory.

Rychlost ochlazování dále závisí na hmotnosti a povrchu těla zvířete. Za zimního spánku je sysel schoulen do klubíčka, čenich má na břiše, uši přiložené k hlavě a ocas stočený nebo přitisknutý zvenčí k tělu. Záda jsou obrácena nahoru, nohy přitisknuty k tělu a srst je zježena. Dvakrát až třikrát za hodinu dochází ke změnám polohy těla, což má napomoci činnosti oběhového systému. Dalšími faktory ovlivňujícími rychlost ochlazování je hustota srsti, síla vrstvy podkožního tuku a také vystlání hnízda (Raths 1980).

Jelikož většinou se samice *S.citellus* ukládají k zimnímu spánku již ke konci srpna a samci koncem září, tedy velmi brzo před začátkem permanentní sněhové

pokrývky a prvními mrazíky (Inouye a kol.2000), není pravděpodobně tento faktor významný.

2.5 Potrava

Schopnost přežití během hibernace závisí na množství uloženého tuku před začátkem hibernace. Podnětem k ukládání tuku je endogenní rytmus upřesňovaný zkracováním délky světelné části dne (Raths 1980). Zvýšený příjem potravy je způsoben inhibicí centra sytosti v hypotalamu, centrum hladu ale inhibováno není (Raths 1980). Přibírání vyžaduje delší dobu, proto syslové začínají s ukládáním tuku již několik měsíců před začátkem hibernace, už na konci reprodukční sezóny. Vrchol hmotnosti bývá dosažen několik týdnů před začátkem hibernace přibližně v době, kdy vegetace začíná stárnout (Armitage 1996). Množství tuku získaného na podzim činí až 40-50% tělesné váhy (Raths 1980) (viz obr. č. 2).

Složení potravy a její dostupnost úzce souvisí s nástupem hibernace a také s přežitím zvířete během zimy. Dostatečná zásoba tuku podporuje ochotu k zimnímu spánku, ale pokud jsou vnitřní hodiny nastaveny na zimní spánek, jde to i bez tukových rezerv (Raths 1980). Snížení energetické hodnoty rostlin a obsahu vody v nich s pokročilým létem může být také spouštěčem dřívějšího ponoření do hibernace (Ritchie 1990). Globální změny by tedy mohly zasáhnout do ročního cyklu syslů na tomto místě.

2.6 Zeměpisná šířka

Sysel obecný (*S. citellus*) je v současné době rozšířen pouze ve střední a jihovýchodní části Evropy (Ruzic 1978). Nejzápadnější kolonie je momentálně v Olšových Vratech (okr. Karlovy Vary), nejsevernější kolonie leží na Rané u Loun, v Roudnici nad Labem, Mladé Boleslavi a Hodkovicích nad Mohelkou (Matějů a kol. 2007). Jižní hranice rozšíření sysla probíhá severní částí Řecka a evropskou částí Turecka, na východě zasahuje až na západní Ukrajinu (Ružič 1978).

V severním Řecku, Bulharsku, Makedonii a evropské části Turecka (Ruzic 1978) se ukládají *S.citellus* k hibernaci dříve než v centrální Evropě (Millesi a kol. 1999). Tento jev je pravděpodobně spojen s vyšší teplotou prostředí a tím i snížením kvality a množství vody v potravě (Schwanz 2006). Dobrým příkladem podporujícím tuto hypotézu je severní Řecko, kde je aktivní perioda *S. citellus* posunuta do méně suchých měsíců dovolujících lepší využití více dostupných zdrojů potravy (Youlatos a kol. 2007).

2.7 Fyziologické mechanismy

Všechny uvedené faktory hibernaci sice výrazně usnadňují, ale stále není jasné, co je převodním mechanismem umožňujícím vstup do hibernace. Pokusy s transfúzí krve a plazmy mezi spícím a bdělým hibernantem zjistily, že hibernační trigger HIT (Hibernation Induction Trigger), je přítomen pouze v krvi hibernujících zvířat a je druhově nespecifický (Vácha a kol. 2004). Tento peptid je vytvářen v mozku a jeho vyplavování do krve je podmíněno některým ze zmiňovaných faktorů prostředí.

3. Jak dlouho hibernace trvá, jak je hibernace udržována?

3.1 Délka hibernace

Délka hibernace je druhově specifická, což souvisí také s rozšířením jednotlivých druhů rodu *Spermophilus*. Zjištěné délky hibernace jednotlivých druhů syslů jsou shrnuty v tabulce č.1.

Dále závisí délka hibernace na pohlaví, jak už bylo zmíněno výše. U některých druhů, mimo jiné i *Spermophilus citellus*, se samci ukládají k hibernaci později než samice a také ji dříve ukončují, tzn. že jejich délka hibernace je celkově kratší než u samic.

3.2 Udržování hibernace

3.2.1 Cirkadiální rytmus během hibernace

Laboratorní studie prokazují postupnou ztrátu vnitřní synchronizace cirkadiální oscilace při teplotách nižších než 15°C (Hut a kol. 2001). Původně se předpokládalo, že se cirkadiální oscilace teploty těla během hibernace úplně ztrácí, ale její trvání během torporu bylo prokázáno u sysla zlatavého (*Spermophilus lateralis*) (Grahm a kol. 1994).

Současné studie dokumentují, že i probouzení může být kontrolováno cirkadiální oscilací přetrvávající během krátkých torporů trvajících 2-5 dnů při teplotě těla mezi 11-15 °C. Tato fakta také ukazují, že cirkadiální systém ustává v několika dnech, kdy se teplota těla sníží už na 10-15 °C. Je také možné, že cirkadiální systém může být stále funkční, jen oscilace, kterou řídí, je utlumena (Hut a kol. 2001).

3.2.2 Periodická probouzení

Průběh vlastní hibernace není plynulý, ale skládá se z mnoha hibernačních period. Mezi nimi jsou hodiny i dny bdělého stavu. Délka jednotlivých hibernačních period závisí na druhu zvířete, teplotě prostředí a roční době (Janský 1980).

Periody jsou tím delší, čím je zvíře chladnější (Raths 1980). Na počátku a na konci hibernace jsou spánkové periody kratší. V prosinci a lednu, kdy je zimní spánek nejhlubší, jsou jeho jednotlivé periody nejdelší (Hut a kol. 2002) (viz obr. č. 1). V tomto období přední lalok hypofýzy stupňuje svou činnost a vylučované gonádotropní hormony začínají působit. Následkem toho putují varlata z břišní dutiny do šourku, zvětšují se a stávají se aktivní. Totéž se děje u samic, folikuly rostou, děloha se mění a tvoří se samičí sexuální hormony (Raths 1980).

Frekvence periodického probouzení se zvyšuje ke konci hibernační sezóny (French 1990). S každou další periodou stoupá citlivost živočicha na vnější podněty, tím se stávají stále více náchylnější k probouzení. Tento stav se nazývá progresivní

iritabilita. Před koncem každé hibernační periody mohou vyvolat probuzení i velmi slabé vnější impulsy, zatímco mezi těmito periodami nelze hibernanta probudit ani silnými dotekovými podněty. Podle Rathse (1980) lze hibernanta probudit tím snáze, čím více se vlivem nepřerušeno torporu změnilo jeho vnitřní prostředí. Změněné vnitřní prostředí podráždí smyslové receptory, anebo na nich vyvolá přecitlivělost a vzniklý reflex navodí spontánní probuzení. Zvláště snadné je to pravděpodobně, když jsou vnitřní hodiny právě ve fázi aktivity.

Pravý význam tohoto probouzení není znám, ale existuje několik hypotéz. Výchozí představou bylo, že jednotlivá probouzení umožňují zbavování se odpadních látek, ale ukázalo se, že koncentrace moči během hibernace klesá (Raths 1980).

Další hypotéza uvádí, že živočichové nejsou schopni v průběhu hibernace spát, proto spánek dohání v obdobích probouzení (Strunecká a Janský 2006). Tuto teorii podporuje zjištění prokázané pomocí EEG záznamů funkčních změn v mozkové kůře živočicha během torporu, kdy pozorované změny EEG záznamů jsou typické spíše pro umělé podchlazení než pro spánek (Strunecká a Janský 2006).

Michener (1984) ve své práci uvádí, že častější probouzení ke konci hibernace dovoluje svišťům vyhodnotit okolní podmínky a „rozhodnout“, zda znovu upadnou do torporu nebo ukončí hibernaci. Podle něho tedy svišti s největší pravděpodobností využívají teplotu okolí jako vodítko k ukončení hibernace, stejně jako mnoho jiných zemních hlodavců z čeledi *Sciuridae*.

Několik dalších hypotéz vysvětluje probouzení jako fázi pro obnovení elektrolytické rovnováhy, regeneraci gonád, prevenci svalové atrofie, doplnění glukózy v krvi (Barnes a kol. 1986), zvýšení imunitní odpovědi na patogeny, které napadají hostitele před i během hibernace (Prendergast a kol. 2002).

Pravidelná probouzení významně snižují hodnotu energie uspořené v průběhu hibernace. Ze statistických výpočtů je zřejmé, že 80% energie je během hibernace využito na periodická probouzení (Hill a kol. 2004). Protože živočichové vynakládají na pravidelná probouzení poměrně velké množství energie, musí mít tento proces velký význam pro úspěšné zvládnutí hibernace. Vzhledem k energetické náročnosti probouzení je také otázkou, jak často se zvíře může z torporu probouzet. Každé zvíře musí vyhodnotit zda do letargie smí či nesmí upadnout. Jestliže je totiž příliš chladno, hrozí nebezpečí, že zvíře zmrzne, anebo že se mu nepodaří znovu zahřát (Raths 1980).

Načasování prvního probuzení není spojeno s určitou částí dne, ačkoliv začátek prvního torporu je omezen na odpoledne (Daan 1973). Začátek druhého torporu je zpožděn o 1,7 hod/den v průměru, to by mohlo reflektovat volně běžící cirkadiální časovací mechanismu s průměrnou periodou 25,7 hod. (Hut a kol.1999), nebo jeho zpomalení během torporu. Většina hibernujících hlodavců, včetně syslů, zůstává ale ve svých norách během probouzení a proto pro ně také není potřeba přesného načasování probouzení (Barnes a Ritter 1993).

4. Jak je řízen konec hibernace?

Přechod z hibernace do bdělého stavu je proces poměrně rychlý, trvá 2-3 hodiny. Rozhodující podněty pro probuzení dosud nejsou přesně známy. Výsledky mnohých pokusů uvádějí, že probuzení z hibernace ovlivňují nahromaděné zplodiny látkové přeměny, asi podobně, jak to vysvětluje původní hypotéza u jednotlivých period (viz výše). Změněné vnitřní prostředí sníží práh citlivosti u smyslových receptorů. Řada různých stimulů pak snadno navodí spontánní probuzení, které je patrně ještě snazší, pokud jsou vnitřní hodiny právě ve fázi aktivity (Raths 1980).

4.1 Cirkadiální rytmicita

Syslové zůstávají ve svých norách několik dnů nebo týdnů po ukončení hibernace ve stavu tzv. posthibernační eutermie. Během tohoto období se znovu obnovuje činnost reprodukčních orgánů a nastává spermatogeneze. To umožňuje syslům objevit se s již plně vyvinutým reprodukčním systémem (Barnes a kol. 1986,1988).

Během eutermického období vykazují syslové arytmicitu v cirkadiálním cyklu. Posthibernační arytmicita je vysvětlována jako adaptační strategie redukce času potřebného pro synchronizaci aktivity k preferované fázi dne. Také sysel obecný vykazuje redukci nebo absenci cirkadiální rytmicity několik dnů po hibernaci v

přirozených podmínkách. Tyto výsledky se shodují s hypotézou, že funkce cirkadiálního systému je částečně přerušena během hibernace a vyžaduje několik dní k obnovení oscilace (Hut a kol. 2001).

Kdyby se cirkadiální rytmus během hibernace shodoval přesně s délkou dne, zvíře by se pravděpodobně probudilo v období denní aktivity. Většinou tomu tak ale není. Zjistilo se, že četné druhy zvířat nepreferují pro probuzení určitou hodinu. Přesto se ale soudí, že vnitřní hodiny působí určitým způsobem i za hlubokého zimního spánku. Pravděpodobně slouží jen zřídka jako signál k probuzení, avšak způsobují patrně to, že zvíře je ve fázi aktivity zvláště citlivé na vnitřní a vnější budící podněty (Raths 1980). Pokud by cirkadiální systém pokračoval v oscilaci, skončilo by to pravděpodobně fázovým posunutím s denní cyklem (Hut a kol. 2001).

Teplota těla během eutermické fáze byla podobná teplotě během noční odpočinkové fáze v aktivním cyklu před hibernací. To může znamenat, že během eutermické fáze sysel obecný především spí (71,5% času) (Strijkstra a Daan 1997), což by mohlo také souviset s poznatkem, že zvíře během torporu nespí a spánkový dluh dohání během probouzení.

Těsnou souvislost s cirkadiální aktivitou a ukončením hibernace mají naprogramované fyziologické změny. Janský (1980) uvádí, že obnovení činnosti gonád na jaře hibernační sezónu ukončuje. Bezprostřední vliv zde tedy bude mít stoupající hladina pohlavních hormonů. V některých případech se podařilo oddálit na jaře působením chladu sexuální vývoj a prodloužit tím zimní spánek. Stejný účinek má i kastrace provedená časně na jaře (Raths 1980).

4.2 Teplota

Z výše uvedených faktů (viz periodická probouzení) vyplývá, že zvyšující se teplota prostředí ovlivňuje probouzení během hibernace a mohla by mít vliv i na ukončení hibernace. Zvíře neustále udržuje svou teplotu podobnou okolí. Roztátím sněhu na povrchu, může teplý vzduch na jaře pronikat do nory. Když se vzduch v noře ohřeje, ohřeje se i zvíře, čímž dojde k probuzení.

Čím je teplota těla a prostředí nižší, tím déle také trvá, než se zvíře ohřeje. Jde o děj velmi energeticky náročný, protože organizmus musí vyprodukovat v krátké

době velké množství tepla. Energie je získávána z glukózy. Teplo je produkováno třesovou a netřesovou termogenezí. Na netřesové produkci tepla se nejvíce podílí hnědá tuková tkáň. Poměrně významné množství tepla produkuje srdce, které je nuceno, díky vazokonstrikci, překonávat zvýšený periferní odpor. Při zahřívání hraje hlavní roli noradrenalin a tyroxin ze štítné žlázy. Tělesná teplota se zvyšuje nejprve pomalu a postupně rychleji. Teplotní změny nejsou stejné ve všech částech těla. Nejrychlejší vzestup je v přední části těla, v orgánech nejvýznamnějších pro přežití (mozek, srdce, játra). Kaudálním směrem dochází k opožďování vzestupu tělesné teploty (Raths 1980).

Kolísání denní teploty těla bylo sníženo nebo deformováno během prvních dnů po hibernaci. Posthibernační arytmicita v teplotě těla může být způsobena vzájemným ovlivňováním endogenního cirkadiálního rytmu a exogenního denního cyklu během návratu k původním podmínkám (Hut a kol. 2001).

4.3. Světlo

Během hibernace tráví sysel v podzemí až 7 měsíců, proto je pravděpodobné, že zvíře nemá žádné informace o fázi dne na konci hibernace a jejich první objevení na jaře může teoreticky nastat v kteroukoliv denní dobu. Jelikož je sysel denní tvor, je pro něj důležité synchronizovat svou aktivní fázi s denní dobou co nejrychleji (Hut a kol. 2001). K tomu právě slouží posthibernační eutermie.

Ukázalo se, že sysli držení pod stálými slabými světelnými podmínkami během posthibernační eutermie, vykazovali absenci cirkadiální rytmicity během prvních 5-15 dnů po hibernaci, ale po skončení posthibernační arytmicity se cirkadiální rytmus znovu postupně objevil a zvýšila se i teplota těla. Další pokusy zjistily, že cirkadiální rytmicita může být zvýšena pomocí světla a to po aplikaci denního světelného cyklu nebo po světelném podnětu trvajícím déle než hodinu (Hut a kol. 2001).

4.4 Sněhová pokrývka

Během hibernace poskytuje sníh izolaci před nízkými teplotami (Inouye a kol. 2000). U dospělých svišťů bylo zjištěno, že spontánně ukončují hibernaci a hloubí tunely skrz sněhovou pokrývku, aby započali aktivitu na povrchu (Armitage 1996). *Spermophilus parryi* žijící na Aljašce má aktivní sezónu trvající 3-4 měsíce, toto období zahrnuje i týdny s výraznou sněhovou pokrývkou na jaře (Buck a Barnes 1999). To podporuje hypotézu, že změna sněhové pokrývky není podnětem k ukončení hibernace. Na druhou stranu dřívější tání sněhu naruší tepelnou izolaci a tím může způsobit dřívější probuzení zvířete z hibernace.

4.5 Probouzení během hibernace

Časté probouzení během hibernace by mohlo umožnit vyhodnocovat přírodní podmínky a „rozhodnout“ se tak, zda upadnou znovu do stavu strnulosti nebo ukončit hibernaci (Michener 1984).

4.6 Smyslové vnímání

Pokusy probudit zvířata světlem, zvukem nebo dotykem ukázaly, že některé druhy hibernujících živočichů lze probudit ze zimního spánku snadno, jiná obtížněji. Syslové jsou poněkud méně citliví. Činnost vnitřního ucha se ztrácí při teplotách pod 18,5°C. Sysel kalifornský (*Spermophilus atricapillus*) odpovídá za zimního spánku na akustické signály i při tělesné teplotě 5,8°C tím, že pohne hlavou a nastraží uši (Raths 1980). U sviště lesního (*Marmota monax*) a sysla obecného (*Spermophilus citellus*) registruje kůra koncového mozku sluchové podněty ještě při 6 až 7°C (Raths 1980).

Podobně je redukována v hibernaci schopnost vnímat změny v osvětlení. Oko začíná reagovat na světelné záblesky, když se zvíře ohřeje na 10°C (Raths 1980). Receptorové buňky oka a ucha zřejmě neovlivňují probouzení, protože je lze

chladem snadno vyřadit z činnosti. O něco lépe jsou na tom smyslové orgány umístěné v kůži. Receptory teploty, tlaku a patrně i bolesti nelze ochlazením zcela zablokovat. Chladové, tlakové a dotykové receptory vysílají signály i při teplotě kůže 0°C (Raths 1980).

5. Které faktory prostředí mohou nástup, průběh a konec hibernace ovlivnit?

Na základě prostudované literatury (viz výše) jsem vybrala faktory prostředí, které by mohly mít vliv na hibernaci syslů.

5.1 Světlo

Zkracování světelné části dne má vliv na cirkadiální rytmus. Ovlivňuje involuci gonád a tím umožňuje vstup do hibernace.

Jelikož je zvíře během hibernace celou dobu izolované ve své noře, není možné, aby ho ovlivňovaly světelné podněty zvenčí. Nemá tedy informace o denní fázi. Z toho vyplývá, že světlo neovlivňuje ani průběh hibernace, ani načasování jejího konce.

5.2 Teplota

Vstup do hibernace u většiny syslů probíhá už koncem léta, proto tepelné podněty nemají až takový vliv na počátek hibernace. Ovšem větší vliv mají během hibernace. Zvíře si ve své noře vytváří tepelnou izolaci a je tedy schopné vydržet i velmi nízké teploty. Pokud však teplota v noře klesne pod kritickou hodnotu, zvíře je nuceno produkovat teplo vlastními silami. Nejnižší naměřená abdominální teplota těla

byla u arktických syslů až $-2,9^{\circ}\text{C}$, to ukazuje na superpodchlazovací mechanismus, který chrání tato zvířata před zmrznutím (Barnes 1989). Naopak vyšší teploty v průběhu hibernace a na jejím konci s největší pravděpodobností způsobují probuzení v obou případech.

5.3 Sněhová pokrývka

Jelikož zvířata začínají hibernovat brzy před začátkem permanentní sněhové pokrývky, nemá tento faktor vliv na začátek hibernace. V oblastech, kde zima začíná velmi brzy, je tomuto přizpůsoben také začátek hibernace.

Sníh ale funguje jako izolátor vzduchu v noře. Pomáhá tedy udržovat přijatelnou teplotu i při velmi nízkých teplotách. Snížení nebo úplné zmizení sněhové pokrývky by tuto izolaci narušilo a do nory by mohl pronikat jak chladnější, tak teplejší vzduch a narušit tak průběh hibernace. V obou případech to může mít vliv na přežívání zvířete.

5.4 Potrava

Sysel patří mezi permisivní hibernanty, tzn. že v průběhu hibernace nepřijímá potravu. Kvantita a kvalita potravy přijaté na podzim jsou proto důležité jak pro vstup do hibernace, tak pro její průběh. Tuková vrstva poskytuje energetické zásoby potřebné pro udržování základního metabolismu, také pro probouzení během i na konci hibernace. Z tukových zásob žije zvíře ještě během období posthibernační eutermie, kdy tráví veškerý čas ve své noře a nemá přístup k potravě.

6. Jaký vliv mohou mít současné změny klimatu?

Mění se distribuce a intenzita srážek, zejména v severnějších oblastech stoupá jak úhrn srážek, tak jejich intenzita a roste i síla větrných smrštů a riziko přívalových dešťů a s tím spojených povodní. Významné jsou i vlny veder a dlouhých období sucha, především v oblastech jako je jižní Evropa. Zvyšuje se také rozdíl mezi denními a nočními teplotami v mírném pásmu. Na různých místech se změny klimatu projevují jinak. V některých oblastech teplota roste více, někde méně a někde se dokonce ochlazuje. Zaměřila jsem se spíše na to, co se při změnách klimatu bude odehrávat v České republice.

Poslední scénáře klimatických změn odhadují, že průměrná roční teplota vzduchu u nás stoupne do roku 2050 o 1-3°C. Nejvyšší zvýšení teploty připadá na zimní období – teplota by mohla stoupnout o 1-4,5°C (Míková 2001). Takto se vyvíjející změny by mohli výrazně zasáhnout do hibernace syslů, jelikož, jak už bylo zmíněno výše, zvyšující se teplota má vliv na probouzení syslů během hibernace. Jeden ze zpracovaných modelů naznačuje, že zejména v létě a na podzim by teplota mohla vykazovat velké výkyvy ze dne na den (Míková 2001). Tento faktor je významný pro ukládání k hibernaci, kdy snížení teploty výrazně usnadňuje upadnutí do torporu.

V posledních dvaceti letech bylo na severní polokouli zaznamenáno výrazné snížení sněhové pokrývky. Tento vliv je mnohem výraznější v jarním období. Čím menší je sněhová pokrývka, tím vyšší je povrchová teplota, a tedy ještě menší sněhová pokrývka (Boháček 1994). Sněhová pokrývka na povrchu zabraňuje pronikání vyšších teplot do nory spícího sysla a tedy i jeho probouzení. V poslední době se také zvyšují roční maximální srážky a tím i riziko záplav. V České republice by se ale v celkovém ročním součtu srážkový úhrn příliš měnit neměl (Míková 2001).

Zkoumáním velkého počtu druhů rostlin a živočichů v Evropě byly prokázány posuny časového rozvržení základních aktivit, zejména na jaře a na podzim (Menzel 2006). Takovýto posun může mít výrazný vliv na sysly, jejichž cirkadiální rytmus musí být velmi dobře sladěn s vegetačním obdobím rostlin, jimiž se živí. To je důležité jak pro začátek aktivní fáze na jaře, kdy po konci hibernace je potřeba rychle doplnit energetické zásoby pro co nejčasnější započítí rozmnožování, tak i před začátkem

hibernace, v době, kdy si začínají dělat tukové zásoby nezbytné pro přežití během zimního spánku.

7. Jaké to může mít důsledky pro přežívání sysla?

Vzhledem k málo početným a vesměs izolovaným populacím sysla obecného v České republice, je velmi pravděpodobné, že klimatické změny ovlivňující hibernaci mají vliv i na životaschopnost syslů.

Z prostudované literatury a výše uvedených fakt vyplývá, že asi nejvíce zasahuje do hibernace syslů teplota prostředí. Zvyšující se teploty mohou narušit jak průběh vlastní hibernace, tak i její ukončení. Stále se zvyšující teploty během zimních měsíců narušují průběh hibernace tím, že způsobují častější probouzení hibernantů a vzhledem k energetické náročnosti tohoto procesu, to může způsobit vyčerpání energetických zásob a následný úhyn zvířete. Se zvyšujícími se teplotami se také zkracuje délka sněhové pokrývky, což vede k pronikání vyšších teplot do nory a následně ukončení hibernační sezóny. Takto probuzený sysel začne svou aktivitu mnohem dříve než začne vegetační období rostlin. To souvisí s dostupností potravy z jara po probuzení, kdy zvíře potřebuje co nejdříve doplnit energii po dlouhém zimním období bez potravy a započítí reprodukční sezóny. V době nedostupnosti potravy na konci hibernace zvíře čerpá energii ze zbytků tukových zásob. Jejich úplné vyčerpání vede k úhynu.

S tímto faktorem úzce souvisí dostupnost potravy. Vzhledem k načasování a vyladění reprodukčního cyklu, by změna vegetační sezóny rostlin mohla způsobit postupné ubývání populací syslů v důsledku malého reprodukčního úspěchu, protože k reprodukci nemůže dojít dříve než je období maximální nabídky potravy. Kvalita a dostupnost potravy je stejně tak důležitá v době, kdy si syslové tvoří tukové zásoby před začátkem hibernace. Dostatečné tukové zásoby jsou zásadní pro přežití sysla během hibernace, kdy z tukových zásob čerpá energii na bazální metabolismus a na velmi energeticky náročný proces probouzení.

V poslední době rostou také srážky, a to asi o 10% oproti dlouhodobému normálu. Srážky rostou nejvíce v zimě a na jaře (Cílek 1996). Ve většině částí Evropy se roční maximální srážky zvyšují a tím i riziko záplav. Zaplavení území obývaného sysly přímo ohrožuje jejich existenci a to v kterémkoliv období roku. Přibývání srážek v zimním období hibernaci neohrožuje, naopak sněhová pokrývka pomáhá izolovat vzduch uvnitř nory a zabránit tak pronikání nižších teplot. Dá se předpokládat, že kombinace změn v délce sněhové pokrývky a rostoucí teploty ve vyšších nadmořských výškách naruší historický fenologický vzor hibernujících druhů. Výdaje na údržbu vysoké teploty těla při nedostatku potravy mohou způsobit stres se všemi negativními důsledky pro prosperitu populace (Inouye 2000).

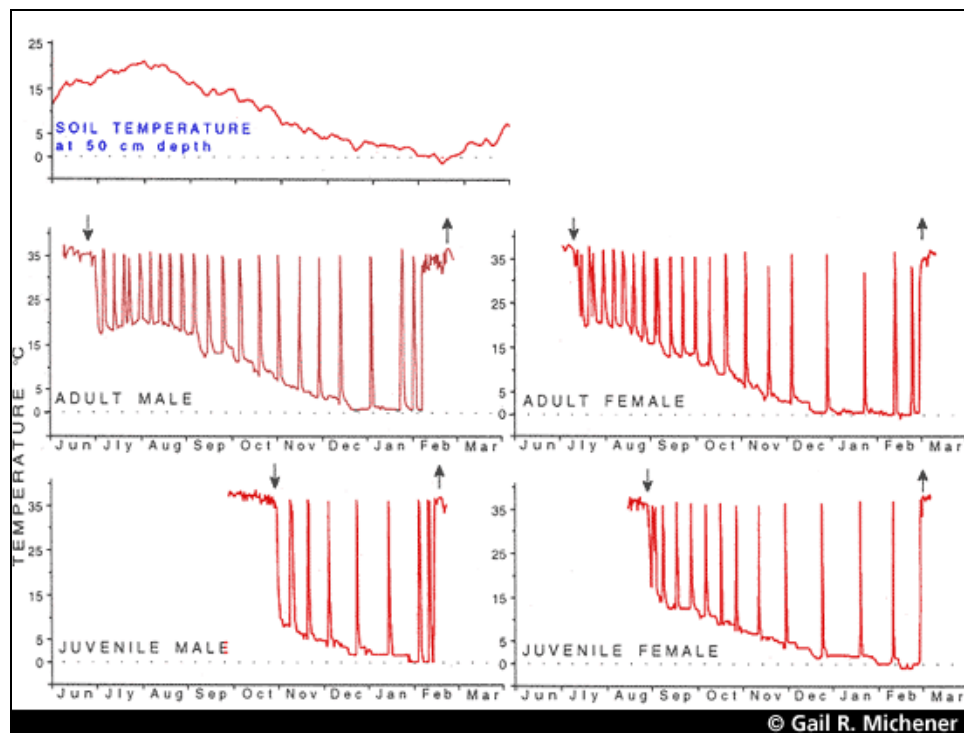
Příloha:

Tabulka č.1 – délka hibernace syslů

Latinský název	Český název	Rozšíření	Délka hibernace
<i>S. armatus</i>	S. horský	USA	7-8 měs.
<i>S. beldingi</i>	S. Beldingův	USA	7-8 měs.
<i>S. brunneus</i>	-----	USA (Idaho)	6-7 měs.
<i>S. citellus</i>	S. obecný	Evropa	7-8 měs.
<i>S. elegans</i>	S. wyomingský	USA	7-9 měs.
<i>S. franklinii</i>	S. Franklinův	USA	7-8 měs.
<i>S. lateralis</i>	S. zlatavý	S. Amerika	5-8 měs. (podle polohy)
<i>S. mexicanus</i>	S. mexický	Mexiko, Texas	Pouze estivace
<i>S. parryii</i>	S. Paryyův	Kanada, Aljaška,	7 měs.
<i>S. richardsonii</i>	S. Richardsonův	S. Amerika	7 měs.
<i>S. saturatus</i>	S. zlatopruhý	S. Amerika	7-8 měs.
<i>S. spilosoma</i>	S. tečkovaný	S. Amerika	7-8 měs.
<i>S. tereticaudus</i>	S. hladkoocasý	S. Amerika	5-6 měs.
<i>S. tridecemlineatus</i>	S. páskovaný	S. Amerika	8 měs.
<i>S. washingtonii</i>	S. washingtonský	S. Amerika	8 měs. (s estivací)

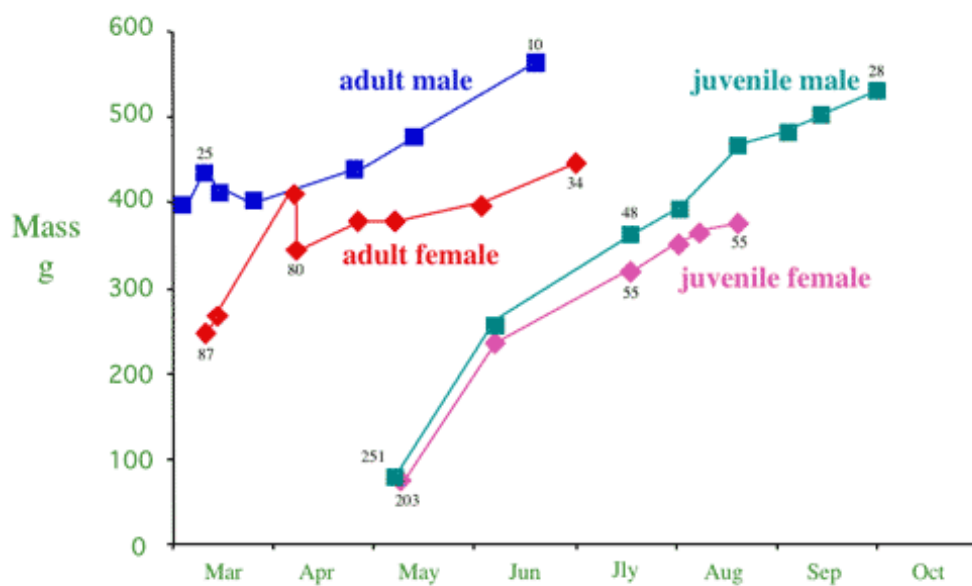
Zdroj: file:///F:/new/Spermophiluss.htm

Obrázek č.1 – hibernační periody



Teplota těla během hibernace zaznamenávaná radiotelemetrií dvakrát denně. Šípky ukazují den, kdy sysel vstoupil do hibernakula a den kdy ho opustil. Teplota těla během torporu se blížila teplotě půdy v hloubce, kde se hibernákulum nacházelo - kolem 50 cm (Michener 1998).

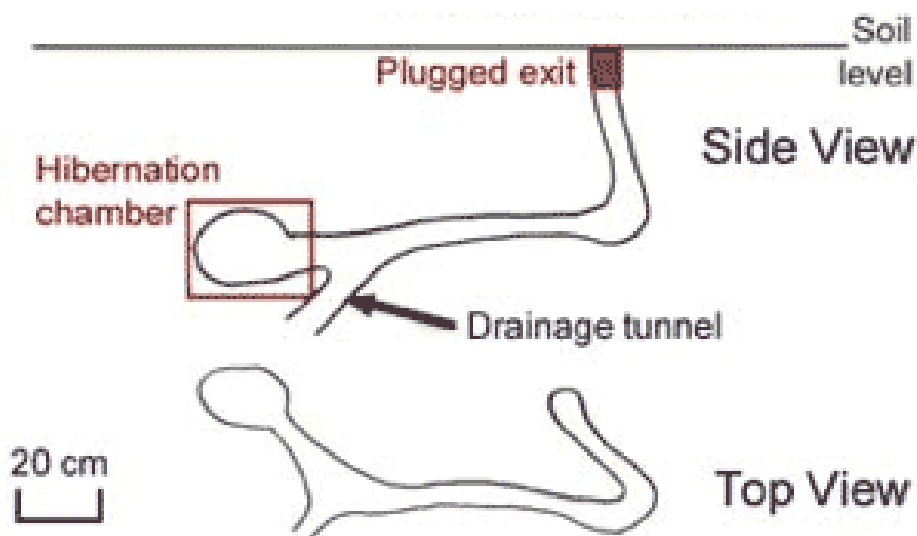
Obrázek č. 2 – změna tělesné hmotnosti v průběhu roku



© Gail R. Michener

Roční cyklus ve změně váhy u sysla Richardsonova (*S. richardsonii*). Čísla nad jednotlivými body značí velikost vzorku (Michener 1998).

Obrázek č.3 – uložení hibernákula



© Gail R. Michener

Uložení hibernákula u sysla Richardsonova (*S. richardsonii*) (Michener 1993).

Seznam použité literatury:

Armitage K.B. (1996). Seasonal mass gain in yellow-bellied marmots. In: Le Berre M., Ramousse R., Le Guelte L. (eds) Biodiversity in Marmots, International Marmot Network, Moscow/Lyon, pp. 223-226.

Barnes B.M., Kretzmann M., Licht P., Zucker I. (1986). The influence of hibernation on testis growth and spermatogenesis in the golden-manteled ground squirrel, *Spermophilus lateralis*. Biol Reprodu 38: 616-622.

Barnes B.M. (1989). Freeze avoidance in a mammal: body temperatures below 0°C in an Arctic hibernator. Science 244: 1593-1595.

Barnes B.M., Ritter D. (1993). Patterns of body temperature change in hibernating Arctic ground squirrels. In: Carey C., Florant G.L., Wunder B.A., Horwitz B. Life in the cold; ecological, physiological, and molecular mechanisms. Westview, Bolder, pp. 119-130.

Bartels M.A., Thompson D.P. (1993). *Spermophilus lateralis*. Mammal Spec 440: 1-8.

Boháček I. (1994). Vliv sněhové pokrývky na tepelnou rovnováhu a na růst jarních teplot na pevninách. Vesmír 73: 173.

Buck C.L., Barnes B.M. (1999). Annual cycle of body composition and hibernation in free-living Arctic ground squirrels. Journal of Mammal 80: 430-442.

Cílek V. (1996). Dva sborníky o klimatu a jeho nebezpečí. Vesmír 75: 696.

Daan S. (1973). Activity during natural hibernation in three species of Vespertilionid bats. Neth J Zool 23: 1-71.

Daan S. (1973). Periodicity of heterothermy in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* (L.). Neth J Zool 23: 237-265.

Eshelman B.D., Sonnemann C.S. (2000). *Spermophilus armatus*. Mammal Spec 637:1-6.

Elliott C.L., Flinders J.T. (1991). *Spermophilus columbianus*. Mammal Spec 372:1-9.

French A.R. (1990). Age-class differences in the pattern of hibernation in yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). Oecologia 82: 93-96.

Geiser F., Kenagy G. J. (1988). Torpor, thermal biology, and energetics in Australian long-eared bats (*Nyctophilus*). Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic and Environmental Physiology 170: 153-162.

Grahn D.A., Miller J.D., Houg V.S., Heller H.C. (1994). Persistence of circadian rhythmicity in hibernation ground squirrels. Am J Physiol 266: R1251-R1258.

Inouye, D.W., Barr B., Armitage K.B., Inouye B.D. (2000). Climate change is affecting migrants and hibernating species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 97: 1630-1633.

Janský L.. (1979). Fyziologie adaptací. Academia, Praha, 212 s.

Janský L.. (1980). Letní a zimní spánek a spánková letargie. Živa 2: 73-76

Jenkins S.H., Eshelman B.D. (1984). *Spermophilus beldingi*. Mammal Spec 221:1-8.

Hill R.W., Wyse G.A., Anderson M. (2004). Animal Physiology. Sinauer Associates, Inc. Publisher Sunderland, Massachusetts, U.S.A. 304 pp.

Hut R.A., Scharff A. (1998). Endoscopic observations on tunnel blocking behaviour in the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*). Z Säugetierk 63: 377-380.

Hut R.A., Van Oort B.E.H., Daan S. (1999). Natural entrainment without dawn and dusk: the case of the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*). J Biol Rhythms 14: 290-299.

Hut R.A., Mrosovsky N., Daan S. (1999). Nonphrotic entrainment in diurnal mammal, the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*). *J Biol Rhythms* 14: 409-419.

Hut R.A., Barnes B.M., Daan S. (2001). Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel. *J Comp Physiol B* 172: 47-58.

Hut R.A., Van der Zee E.A., Jansen K., Gerkema M.P., Daan S. (2002). Gradual reappearance of post-hibernation circadian rhythmicity correlates with numbers of vasopressin-containing neurons in the suprachiasmatic nuclei of European ground squirrels. *J Comp Physiol B* 172: 59-70.

Matějů J., Hulová Š., Nová P., Cepáková E., Marhoul P., Uhlířová J. (2007). Záchranný program sysla obecného (*Spermophilus citellus*) v České republice. Katedra zoologie PřF UK Praha, Biologická fakulta JČU České Budějovice, Ochrana fauny ČR Votice, AOPK ČR Praha, Daphne ČR.

Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kubler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F. M., Crepinsek Z., Curnel Y., Dahl A., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatczak K., Mage F., Mestre A., Nordli O., Penuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., Van Viet A. J. H., Wielgolaski F.E., Zach S.; Züst A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969-1976.

Michener G.R. (1984). Age, sex, and species differences in the annual cycle of ground-dwelling sciurids: Implications for sociality. In: Murie J.O., Michener G.R. (eds). *The biology of Ground-dwelling squirrels*, Univ. of Nebraska Press, Lincoln, pp. 81-107.

Michener, G. R. (1993). Sexual differences in hibernaculum contents of Richardson's ground squirrels: males store food. In: *Life in the Cold: Ecological, physiological, and molecular mechanisms*, pp. 109-118.

Michener, G. R. (1998). Sexual differences in reproductive effort of Richardson's ground squirrels. *J Mammal* 79: 1-19.

Michener G.R., Köeppl J.W. (1985). *Spermophilus richardsonii*. *Mammal Spec* 243: 1-8.

Míková T. (2001). Změní se nám klima? Národní klimatický program ČR.
<http://www.tzb-info.cz/t.py?t=2&i=594>

Míková T. (2001). Změna klimatu ve světle současného poznání. Český hydrometeorologický ústav. <http://www.tzb-info.cz/t.py?t=2&i=556>

Millesi E., Huber S., Dittami J., Hoffmann I., Daan S. (1999). Reproductive decision in female European ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment. *Ethology* 105: 163-175.

Millesi E., Strijkstra A., Hoffmann I.E., Dittami J.P, Daan S. (1999). Sex and age differences in mass, morphology, and annual cycle in European ground squirrels, *Spermophilus citellus*. *J Mammal* 80: 218-231.

Neuhaus P. (2000). Timing of hibernation and molt in female Columbian ground squirrels. *J Mammal* 81: 571-577.

Prendergast B.J., Freeman D.A., Zucker I., Nelson R.J. (2002). Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune response in ground squirrels. *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol* 282: R1054-R1062.

Raths P. (1980). Zimní spánek zvířat. Horizont, Praha, 136 s.

Ritchie M.E. (1990). Sociality of Columbian ground squirrels in relation to their seasonal energy intake. *Oecologia* 83: 495-503.

Ruzic A. (1978). *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766). Der oder das Europäische ziesel. In: Niethammer J., Krapp F. (eds). Handbuch der Säugetiere Europas I/1. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 123-144.

Schwanz L.E. (2006). Annual cycle of activity, reproduction, and body mass in Mexican ground squirrels (*Spermophilus mexicanus*). *J Mammal* 87: 1086-1095.

Streubel D.P., Fitzgerald J.P. (1978). *Spermophilus tridecemlineatus*. *Mammal Spec* 103: 1-5.

Strijkstra A.M., Daan S. (1997). Sleep during arousal episodes as a function of prior torpor duration in hibernating European ground squirrels. *J Sleep Res* 6: 36-43.

Strunecká A., Janský L. (2006). Hibernace a sezónní afektivní porucha. *Psychiatrie* 10: 220-223.

Vácha M., Bičík V., Petrásek R., Šimek V., Fellnerová I. (2004). Srovnávací fyziologie živočichů. Přírodovědecká fakulta MU, Brno, 168 str.

Van Vuren D., Armitage K.B. (1991) Duration of snow cover and its influence on life-history variation in yellow-bellied marmots. *Can J Zool* 69: 1755-1758.

Youlatos D., Boutsis Y., Pantis J.D., Hadjicharalambous H. (2007). Activity patterns of European ground squirrels (*Spermophilus citellus*) in a cultivated field in northern Greece. *Mammalia* 71: 183-186.

Zegers D.A. (1984). *Spermophilus elegans*. *Mammal Spec* 214: 1-7.

INTERNET:

<http://www.groundsquirrel.cz/>

<http://www.zachranneprogramy.cz/>

<http://news.bio-medicine.org/biology-news-2/Effects-of-global-warming-already-being-felt-on-plants-and-animals-worldwide-5993-4/>

http://news.nationalgeographic.com/news/2008/02/080201-hibernation_2.html

<http://www.tzb-info.cz/t.py?t=2&i=594>

<http://www.vesmir.cz/clanek.php3?CID=3173file:///F:/new/Spermophiluss.htm>

<http://www.biolib.cz/>