

Bioloogilised rütmid

Urmas Tartes

NB! Tegemist on lõplikult toimetamata ja lõpuni viimistlemata materjaliga. Autor jätab endale õiguse rääkida loengus ka asjadest, mida käesolev konspekt ei sisalda.

Bioloogilised rütmid on väga laialt levinud loomadel, taimedel, ainuraksetel ja mikroorganismidel. Rütmilised nähtused ilmnevad eluslooduse igal tasandil - subrakulistest tasemetest (näiteks *pacemaker*-neuronid), organismide käitumis- ja füsioloogiliste protsessideni (näiteks ainevahetuse taseme muutumine, kehatemperatuuri muutumine ja populatsioonide tasandini (näiteks sigimise sünkroonsus). Rütmide perioodilisus erineb märkimisväärselt, millisekunditest aastateni.

Ultradiaansed rütmid (ööpäevast lühemad)

on tavaliselt seotud mingite rakufunktsioonidega. Praeguseks on eristatud ligikaudu 400 infradiaanset rütmi. Need mõjutavad suuresti loomade energieetikat, kuigi neid efekte on tunduvalt raskem identifitseerida, kui ööpäevarütme, sest mõju e. siis ka väljund on tunduvalt väiksem. Paljudel infradiaansetel rütmidel ei ole leitud seost keskkonnateguritega, kuid tuleb tunnistada ka võimalust, et lihtsalt ei ole leitud seda olulist keskkonnategurit, mille muutus bioloogilisi rütme mõjutab.

Infradiaansed rütmid (ööpäevast pikemad)

on samuti loomadel tavalised. Bioloogiliste rütmide perioodilisus, mida me edaspidi vaatama hakkame, varieerub umbes päevasest kestusest kuni aasta(te)ni.

Sellised rütmid on koordineeritud keskkonnatsüklitega. Loomulik öö ja päeva vaheldumine kõige tähtsam faktor, mis koordineerib bioloogilisi rütme keskkonnarütmidega. Valgus on oluline samuti teistes perioodilistes rütmides - kuutsüklites ja aastatsüklis. Samuti võivad bioloogiliste rütmide koordineerimises osaleda temperatuur, või magnetväli vms.

Bioloogilised rütmid ei järgi lihtsalt keskkonnatsükleid. Paljud rütmid on endogeensed ja toimivad isegi ilma keskkonnamõjuta. See tähendab, et need endogeensed rütmid peavad olema *bioloogilise kella* kontrolli all. Bioloogilise kella mehhanismid on üsna vähe lahti mõtestatud, kuid paljudel juhtudel on selge, et nad on lokaliseeritud närvisüsteemis ja kontroll nende üle

toimub närvisüsteemi vahendusel.

Tsirkadiaansed rütmid. *Circadian rhythms* (Ööpäevarütm)

Kõige olulisemad rütmid on seotud öö ja päeva vaheldumisega. Ööpäevarütmide kohta on hulgaliselt igasuguseid näiteid. Näiteks metsvindil (*Fringilla coelebs*) on ööpäevane rütmiline muutus ainevahetuse tasemes, aktiivsuses ja toitumises. Ainevahetuse tase, aktiivsus ja toitumine on suurimad päeval st. valgel ajal ja madalaimad pimedas. Vastavas katses kasutati kunstlikku valgustsüklit (12 h valgust ja 12 h pimedust st. LD 12:12). Näiliselt lihtsa asja teeb keerulisemaks asjaolu, et metsvint tunnetab selgelt ära valge aja saabumise, kuna ainevahetuse taseme ja aktiivsuse tõus toimub pisut enne tegelikku valge aja saabumist. See tähendab, et metsvindil peab olema mingi sisemine ajataju, bioloogiline kell, mis võimaldab juba ette ära arvata tegelikku keskkonna muutumist. Selline võime on paljudel loomadel.

Tsirkadiaanseid rütme on dokumenteeritud kui väga väljapaistvat ja valdavat fenomeni looma- ja ka taimefüsioloogias. Neid rütme on kirjeldatud kõikides peamistes eukarüootsetel organismidel ainuraksetest organismidest imetajateni. Kuigi tsirkadiaanseid rütme ei ole üldiselt prokarüootidel leitud, kui on olemas mõningaid teateid tsirkadiaansete rütmide kohta tsüanobakteritel. Need teated pärinevad aastatest 1986 ja 1989, seega varasematest õpikutest võib vabalt leida väiteid, et tsirkadiaansed rütmid esinevad üksnes eukarüootidel.

Tsirkadiaansete rütmide tunnused

Tsirkadiaansetel rütmidel on **neli tunnust**, mis lubab neid eristada teistest bioloogilistest rütmidest.

- 1) Taolised rütmid jäävad ka konstantsetes tingimustes kestma ligikaudu 24 tunnise perioodiga, seda nimetatakse "vabajooksu" perioodiks.
- 2) "vabajooksu" perioodi kestus ei sõltu temperatuurist ehk esineb temperatuurikompensatsioon;
- 3) Teatud keskkonnatingimustes ööpäevarütmid kaovad (väga hele valgus, madal temperatuur, anoksia, ehk ööpäevarütmid sõltuvad teatud keskkonnatingimustest);
- 4) Neid rütme reguleerivad 24 tunnise perioodiga keskkonnatsüklid.

1) Vabajooksu perioodi olemasolu

Ööpäevased rütmid jäävad alles isegi, kui valguse-pimeduse vahekord muuta pidevaks

valguseks või pidevaks pimeduseks. Näiteks metsvindil jäävad ainevahetuse, aktiivsuse ja toitumisaktiivsuse taseme muutumised kestma ka pärast valguse-pimeduse tsükli kõrvaldamist. Siiski ei ole rütm enam täpselt 24 tundi, vaid ligikaudu 22.9 tundi (vähemalt linnul, kes viibis pidevas 14 lx intensiivsusega valguses). See on bioloogiliste rütmide üldine omadus, et rütmid ei ole täpselt 24 tundi, vaid pisut lühemad või ka pisut pikemad, kui 24 tundi. Seetõttu nimetataksegi neid rütme tsirkadiaanseteks rütmideks (*circa* - ligikaudu; *diem* - päev). On olemas **Aschoffi reegel**: konstantsetes valgustingimustes on päevaloomadel rütmi kestus pisut lühem ja ööloomadel pisut pikem, kui 24 tundi.

2) Temperatuurikompensatsioon

Bioloogilised protsessid sõltuvad tavaliselt temperatuurist. Tõstes keskkonnatemperatuuri 10 kraadi võrra (kuni letaalse temperatuurini ülespoole), kiirenevad bioloogilised reaktsioonid 2-3 korda. Tsirkadiaansed rütmid muutuvad temperatuuri muutudes minimaalselt. Kusjuures on võimalik perioodi väike lühenemine või pikenedamine. Sõltuvalt loomaliigist.

3) Samas on olemas tavaliselt temperatuur, millest alates allapoole rütmilisus kaob, kuigi iseenesest temperatuur on füsioloogiliselt täiesti elamist võimaldav. See tähendab, et kaob üksnes funktsiooni rütmilisus, mitte funktsiooni ise. (Siin on analoogia ka paljude mitte ööpäevarütmidega. Näiteks putukate nukkudel hingamise jt. rütmide sõltuvus temperatuurist). Üleminek rütmialt arütmiale on väga terav. Missugune keemiline aine määrab taolise reaktsiooni ära, ei ole teada. See võiks olla mõni valk, mis inhibeerib bioloogilise kella, kui denatureeritakse teatud temperatuurist alates. Võib olla ka vastupidine mehhanism, kus rütmiks vajalik valk inhibeeritaks teatud temperatuurist allpool. Tõstes temperatuuri tagasi normaalseks, taastub ka normaalne rütm.

Näiteid tsirkadiaansete rütmide kohta:

Enamusel lindudel ja imetajatel on identifitseeritud kehatemperatuuri ööpäevased muutused. Siin ilmneb üsna tugev kehasuuruse mõju: mida väiksem loom, seda suuremad muutused kehatemperatuuris toimuvad ja vastupidi: mida suurem loom, seda väikesemad on vastavad muutused. Inimesel 50-80 kg on muutuste ulatus ca 0,6 °C. Väikestel karihiirtel, koolibritel, kes kaaluvad gramme, on temperatuurikõikumised kuni 20 kraadi. Samas tuleb arvestada, et sellised väikesed loomad langevad tavaliselt öösel erilisse puhkeseisundisse. Ühtlasi tuleb arvestada ka

seda, et väga suur mõju väikeste loomade kehatemperatuuri kõikumistele on organismi energeetikal e. väikestel loomadel on *metabolic cost* kehatemperatuuri säilitamisel suhteliselt suurem ja vastavalt kehatemperatuuri oluline alanemine hoiab kokku energiat.

Ektotermide puhul on kehatemperatuuri üksi jälgides samuti võimalik eristada tsirkadiaanseid rütme, kuid peab muidugi arvestama käitumisaspekte ja seda, et kui päike tõuseb, siis keha ka soojeneb jne. Samas muidugi käitumise aktiivsus jälgib tsirkadiaanseid rütme.

See, et tsirkadiaanne kell võimaldab juba ette määrata keskkonnamuutusi, on eriti tähtis loomadele, kes orienteeruvad päikese või tähtede järgi. Nii on võimalik kompenseerida päikese ja tähtede asukoha muutust taevas.

Bioloogiliste kellade struktuur ja funktsioonid

ei ole päris hästi teada. Paljudel juhtudel ei osata määrata, kus kohas kell asub. Paljudel loomadel on see siiski kella asukoht lokaliseeritud. Näiteks tarakanil (*Leucophaea*) asub kell optilises lookuses ajus. Ta on ühendatud liitsilmadega keskkonnastiimulite saamiseks ja teiselt poolt rindmikuga ja jalgadega määramaks lokomotoorset aktiivsust. Suurtel siidiliblikatel (*Hyalophora* ja *Antheraea*) asub see samuti peaaigus, kuid tema sisendiks on otsene fotoretseptioon ajust, mitte silmadest ja mõju aktiivsusele toimub endokrinoloogilise süsteemi kaudu.

Lindudel ja imetajatel asub bioloogiline kell suprakiasmilises tuumas hüpotaalamuses. Selle tuuma transplantatsioon kannab ka tsirkadiaansed rütmid üle doonorilt retsiipiendile (Ralph et al. 1990). Samuti on regulatsiooni kaasatud pineaalnääre. Tema eemaldamine rikub vaba rütmi. Imetajatel on olemas närviühendus pineaalnäärme ja hüpotaalamuse vahel. Lindudel taoline seos puudub.

Imetajate lootel on samuti olemas bioloogilise kella funktsioon vaatamata faktile, et suprakiasmilise tuuma ja silma vaheline ühendus ei funktsioneerigi enne sündi. Loodete kellad on tavaliselt sünkroniseeritud ema kellaga. Nende valguse-pimeduse signaaliks ei ole normaalne keskkond, vaid mingi signaal emalt. Ema suprakiasmiline tuum on vajalik bioloogilise rütmi ülekandumiseks lootele.

Pineaalnäärmes sünteesitakse hormooni nimega **melatoniin** (ärge ajage segi nahapigment melaniiniga!) ja see on aine, mille abil sünkroniseeritakse bioloogilist kella ööpäevatsükliatega. Melatoniini süntees suureneb öösel ca 10 korda võrreldes valge ajaga.

Vahetustega töölistel ja ajavahega kohanemisel on püütud enesetunde parandamiseks kasutada melatoniinitablette (tableti võtmine annab organismile teada, et on öö). Nii saab näiteks organismi päeval (valgel ajalt) paremini magama sundida. Ajavahe probleemide ennetamisel vajab melatoniini annustamise efektiivsus edasisi uuringuid, sest senised tulemused pole üheselt näidanud melatoniini annustamise efektiivsust.

Bioloogiliste kellade mehhanism

on jäänud sageli raskesti mõistatavaks, kuid on olemas kaks hüpoteesi: **liivakella** ja **Bunningu** mudelid. **Liivakella mudeli** kohaselt kestavad vastavad bioloogilised protsessid lihtsalt teatud aja. Nii nagu võtab teatud aja liiva kukkumine liivakella ülemiselt poolt alumisele. Tõepoolest, mõned bioloogilised protsessid toetavad seda teooriat. Näiteks ühe lehetäiliigi (*Megoura*) munade arengu kas sugulisel teel sigivateks emasteks (>9.5 tundi pimedust) või partenogeneetiliselt sigivateks emasteks (>9.5 tundi pimedust) määrab pimedate perioodi kestus. Valge aja kestus ei oma mingit tähendust isegi, kui seda pikendada 30 tunnini. Siit võib järeldada, et teatud protsess vajab munas aega vähemalt 9.5 tundi. Kui see protsess valgusega katkestatakse, areneb partenogeneetiline emane ja kui mitte, siis sugulisel teel sigiv emane lehetäi.

Bunningu mudeli kohaselt on olemas seesmine ostsillaator. Näiteks parasiitsel herilasel (*Nasonia*) on ilmselt "koidu" ja "hämariku" ostsillaatorid. Nende kahe omavaheline faasinihe määrab õige aja ehk kui kahe ostsillaatori faasid langevad kokku, siis see tähendab herilasele midagi. Samas roojakärbsel *Sarcophaga* on üksnes fotoperioodist sõltuv ostsillaator, mis initsialiseerib valmiku kestumise nukust. Samuti toimub regulatsioon *Drosophila*l. Sarnaselt toimub fotoperioodiline kontroll ka Jaapani vutil. Tsirkadiane tundlikkus vutil on reguleeritud valgusperioodi poolt. Kui järgmine valgusperiood langeb kokku fotosensitiivse perioodiga, siis stimuleeritakse gonaadide areng. Kui järgmine valgusperiood langeb fotoinsensitiivsesse perioodi, gonaadide areng ei alga.

Mis võiks olla rakulisel ja subrakulisel tasemel bioloogilise kella mehhanismiks? Põhiliselt on pakutud nelja kategooriasse jagatavaid mudeleid (Edmunds, 1988). *Molekulaarsed mudelid* pakuvad välja, et (makro)molekulide olemus ise genereerib vajaliku 24 tunnise tsükli. *Tagasiside mudelid* pakuvad välja ostsillatsioonid raku energiaproduktioonis või teistes biokeemilistes radades. *Transkriptsiooni mudelid* pakuvad välja, et DNA transkriptsioon ja makromolekulide difusioon võiks ollagi kellamehhanismiks. *Membraanimudelid* pakuvad välja,

et transportmehhanismid membraanides tekitavad tsirkadiaanse rütmilisuse. Need erinevad mudelid ei välista teineteist ja igapähe neist on tõendeid kas vastu või poolt.

Viimastel aastatel on kindlaks tehtud bioloogilise kella geneetilised mehhanismid. Suprakiasmilise tuuma rakkudes sünteesivad spetsiaalsed „kellageenid“ erilisi „ajavalke“. Kui ajavalke on sünteesitud teatud hulgani, transporditakse nad tagasi rakutuuma, kus nad blokeerivad iseenda sünteesi. Edasi nad tuumas lagunevad ja nende hulk alaneb sedavõrd, et kellageenid hakkavad taas tööle ja tsükkel kordub. Iga tsükli kestuseks ongi umbes ööpäev. Kellageenide töötükleid korrigeeritakse keskkonnafaktoritega silmadest saadud valgussignaalide abil, kus reaktsiooni aluseks on valgustundlikud valgud (krüptokroonid ja/või melanopsiin). Krüptokroone ja melanopsiini toodetakse silma võrkkestas.

Rütmide endogeenne hüpotees ei ole aktsepteeritud kõikide uurijate poolt. On olemas ka tsirkadiaansete rütmide eksogeenne teooria, milles eeldatakse siiski mingi seni teadmata geofüüsikalise faktori (aeg?!) mõju organismile. Samas on siiski olemas mitmeid tõendeid, mis selle teooria tugevuse tõsise kahtluse alla panevad. On leitud, et tsirkadiaansed rütmid säiluvad Lõunapooluse lähedal ja *Neurospora* liigil orbiidil asuval satelliidil. Seega enamus autorid pooldab siiski endogeenset teooriat.

Kuurütmid

Kuutsükli perioodilisus on 24.8 päeva. Kuu faas määrab ära valguse intensiivsuse öösel ja võiks selle kaudu avaldada mõju ööloomadele. Näiteks on väikesed ööimetajad võiksid olla vähem aktiivsel kuuvalgel ööl. Paljudel mereorganismidel on kuutsüklist sõltuvad sigimistsüklid. Näiteks palolouss (*Eunice*) munakogumid tõusevad veepinnale ühel kindlal ööl ja neid korjatakse pärismaalaste poolt söögiks.

Kuutsükkel kontrollib ka ookeani **tõuse ja mõõnasid**. Sõltuvalt asukohast võib olla üks või kaks kõrgemat tõusu ja mõõna ööpäevas. Põhiline tõusu-mõõna tsükkel kestab 24.8 (12.4) tundi. Tõusude amplituud varieerub sõltuvalt Maa, Kuu ja Päikese omavahelisest asendist. Paljudel mere ja rannikuloomadest on bioloogilised rütmid, mis langevad kokku tõusu-mõõna tsüklitega. Nii on mitmed rannikul elavad karbid ja krabid tõusu vaheajal inaktiivsed vältimaks kuivamist. Vastupidiselt on ka loomi, kes on tõusu vaheajal aktiivsed (mõned krabiliigid, linnud). Kõik oleks lihtsalt seletatav, kui ei oleks loomi, kellel vastavad kuutsüklid jätkuksid ka laboris kus vastavad kuutsükli mõjud on kõrvaldatud.

Kuutsüklid ei ole otseselt seotud valguse ja pimeduse vaheldumisega. Paljude loomade

tõusu-mõõna tsüklid kestavad edasi pidevas pimeduses või valguses või erinevates valguse-pimeduse vahelkordades. Nii on rannikul elava (viipurkrabi?) aktiivsusperiood sõltumatu fotoperioodist. Samas mõjutab fotoperiood lindusid, kes rannikult toituvad, kuna valgus on neile vajalik. Üldiselt on tõusu-mõõna tsükkel lähedaselt seotud tsirkadiaanse rütmiga.

Annuaalsed rütmid

Paljudel loomadel on väga täpsed aastase perioodiga elutsüklid. Näiteks paljud loomad sigivad kord aastas, lindude ränne toimub kord aastas. Siia langevad ka puhkestaadiumid. Näiteks paljud loomad viibivad korra aastas talveunes. Päevakoera röövik talvitub ühe talve ja alles siis nukkub. Sageli need rütmid säilivad laboratoorses tingimustes. Näiteks on peetud suslikuid 3 C juures pidevas pimeduses 4 aastat, kus neil säilis annuaalne 365 päevane hibernatsioonirütm.

Aastaaja tajumine on siiski seotud tsirkadiaanse kellaga. Temperatuur on tavaliselt vähem oluline tegur. On võimalik ka, et on olemas veel mõned tegurid, peale fotoperioodi, mis võivad mõjutada annuaalset rütmi tekitades meile näilise aastakella. Kas annuaalsed rütmid on seotud ööpäevaste rütmidega või mitte, ei ole päris selge.

Rütmiliste (aastase tsükliga) nähtuste hulka kuuluvad osaliselt ka puhkeseisundite vaheldumine ja ränded. Neid põhjustavad eelkõige ebasoodsad keskkonnatingimused.

Loomade rännetest on kõige tuntumad lindude ränded, kuid ka paljudel teistel loomadel esinevad rändeperioodid (monarhliblikad, kalad, imetajad jt.) Kuigi need seonduvad selgelt muutustega keskkonnas, on paljudel juhtudel näidatud, et ränne on ka endogeensetest teguritest põhjustatud käitumine, mis toimub ka muutumatutes (kunstlikes) tingimustes.

Puhkeseisundid.

Rütmiliselt toimuv aktiivsus eeldab iseenesest ka, et rütmiliselt peavad organismid ka puhkama. Üheks kõige levinumaks puhkeseisundiks, mis toimub ööpäevase rütmiga, on **uni**. Uni on pöörduv seisund, milles loomad on paigal, tavaliselt spetsiifilises asendis ja ei reageeri välistele ärritajatele täielikult. Imetajatel, lindudel ja roomajatel on võimalik ajast registreerida spetsiifilisi signaale (elektroentsefalogrammid, ajulained), mille järgi saab kindlalt otsustada, et loom magab. Uni peegeldub eelkõige ajufunktsioonides, kuid ühtlasi kaasnevad sellega muutused ka kardiovaskulaarsüsteemis, gaasivahetuses, kehatemperatuuris.

Käitumuslikult on und vaadeldud kaladel, putukatel (prussakas, mesilane) ja molluskitel. Kuigi uni on tavaliselt ööpäevase rütmiga, võib pidevas valguses uneperiood muutuda.

Une kestust ja unest ärkamist võivad mõjutada temperatuur, valgus, toitumus ja psüühiline seisund. Mõned loomad magavad päeval, mõned öösel. Une kestus varieerub palju alates mõnest minutist hüljestel (magab natuke ja siis vaatab jääkarusid ja jälle magab), mõni tunde (inimesel) kuni mõned suured kiskjad võivad magada ka kuni 20 tundi ööpäevast, eriti pärast rohket sööki.

Miks närvisüsteem vajab regulaarset puhkust une näol, ei ole täpselt teada. Kuigi und tekitavaid trigereid võib olla mitmeid, on imetajatel leitud tõendeid selle kohta, et on olemas mingid "und tekitavad" ained, mida sünteesitakse ärkveloleku ajal ja mis akumulieruvad kesknärvisüsteemi rakuvahelises vedelikus.

Une ajal toimuvad perioodilised **elektroentsefalogrammi** signaalide muutused. Aju elektrilisest aktiivsusest on võimalik eristada 4 erinevat aeglase rütmiga staadiumi ja neile lisaks *paradoksaalse une faas (kiire une faas)*, kus toimuvad kiired silmaliigutused.

Kui inimene jääb magama, siis aju elektrilised signaalid muutuvad peaaegu olematuks, edasi muutuvad ajusignaalid tasapisi kahe järgneva staadiumi, madala sagedusega signaalid, sünkroniseeritud signaalid kuni suure amplituudiga ajusignaalideni välja(4 staadiumi).

Umbes ühe tunni möödudes muutuvad ajusignaalid jällegi asünkroonseteks, südame löögisagedus ja vererõhk tõusevad, kiireneb hingamine, lihastoonis väheneb, kuid silmad hakkavad tegema kiireid liigutusi - see ongi paradoksaalne uni. Unenäod toimuvad paradoksaalse une faasis. Mida kestvam on uni, seda pikemaks muutuvad ka paradoksaalse une faasid. Paradoksaalse une faase on registreeritud ka lindudel. Kilpkonnal on registreeritud aeglase une faas.

Mis on une funktsiooniks, ei ole jällegi täpselt teada. Selge on, et uni on oluline käitumises ja mälu tegevuses. Kui und häirida, siis tekivad käitumishälbed ja mälu nõrgenemine. Kahjuks on und kui erilist ja levinuimat puhkeseisundit eelkõige uuritud inimesel ja mõningatel teistel selgroogsetel. Seega ei ole võimalik siinkohal tuua palju näiteid selgrootute loomade kohta. Et kas näiteks paeluss magab ka või mitte?.

Ärkveloleku-une tsükli nihutamine

Normaalselt organismis isegi siis, kui inimene unest ilma jätta, säilivad paljude vegetatiivsete ja psüühiliste parameetrite ööpäevarütmika. seda isegi pikemat aega kestnud öötöö korral, kuigi

tsükli kōvera normaalne kulg on deformeeritud.

Kui väline ajandaja nihutatakse rütmist välja ühekordselt, näiteks lüheneb tsükkel lennuliit ja pikeneb lennul läände, siis tavaliselt kulub tsirkadiaansetel süsteemidel ajandaja suhtes normaalse faasiasetuse saavutamiseks vähemalt 1 päev ajatsooni 1 tunni kohta. Läändelendamisel (e. pikenedamine) toimub sünkronisatsioon tunduvalt kiiremini, kui liitlendamisel. Faasi pikenedamine resünkroniseeruvad tunduvalt kiiremini, kui lühenedamine. Kuid erinevate süsteemide resünkroniseerumiseks vajalik aeg on erinev. Sotsiaalne ja elukutseline aktiivsus kohaneb kiiremini, kehatemperatuur ja teised vegetatiivsed süsteemid tulevad aeglasemalt järele. Selline dissotsiatsioon etendab osa töövõime langusel pärast pikamaalende, kuid samasugune mõju on ka kella nihutamisel "suveajale" ja sügisel tagasi. Kevadel toimub perioodi lühenedamine ja vastavalt läheb näiteks minul isiklikult vähemalt 1 nädal taastamaks normaalset töövõimet. Sügisene lükkamine on lihtsam üle elada.

Puhkamist võivad indutseerida ka keskkonnamuutused juhul, kui keskkond muutub elutegevuseks ebasobivaks, aga loom ära ei sure. Olgu nendeks tingimuseks eelkõige kõrge või madal temperatuur ja toidupuudus (see tavaliselt korreleerub temperatuuriga).

Äärmiselt huvitav on nähtus, kus isegi mõnedel väikestel püsisoojastel loomad (lindudel (koolibri)) on võime viia oma organismi suhteliselt lühiajaliselt erilisse puhkeseisundisse (**torpiido**). Loomade kehatemperatuur langeb ja organismis toimuvad muutused on väga sarnased talveunes viibivate imetajatega. Torpiidot võib seletada põhiliselt energia kokkuhoiduga: mida madalam on põhiainevahetuse tase, seda vähem kulub energiat e. siis energiavarusid termoregulatsioonile. Seega on loomale kasulik alandada kehatemperatuuri inaktiivsuse ajal või ka nälgimise jt. ebasoodsate tingimuste kestel. Torpiidost väljumisele eelneb kehatemperatuuri tõus eeskätt värisemise või ka pruuni rasvkoe (imetajatel) oksüdeerumisel. Kasutatakse loomade poolt nii öist kui ka päevast torpiidod. Suurematel imetajatel ei ole torpiido sellisel kujul väljendunud tõenäoliselt seetõttu, et suurel kehal on suurem soojainerts, mida mõne tunni jooksul ei jõua jahutada, samas on neil ka suhteliselt väiksemad soojakaod ja vastavad kulutused termoregulatsioonile.

Siis, kui torpiido kestab kauem, kui mõned tunnid e. sügav torpiido, nimetatakse seda juba **talveuneks**. Hästi on teada imetajate talveuni. Olemasolevate andmete põhjal on võimalik eristada kolme talveune vormi:

1) esimene vorm on seotud üksnes temperatuuri alanemisega. Seda nimetatakse ka fakultatiivseks talveuinakuks. Niipea, kui temperatuur langeb, jäävad sellised loomad

"magama". Ka lühikeseks perioodiks. Temperatuuri tõustes jätkub elutegevus normaalselt. Sellised on näiteks stepis ja kõrbetes elavad närilised. On tehtud katse pähklinäpiga, kus "magama jäänud" loom viidi kõrgmägedesse ja hoiti kastis lume peal 345 päeva. Pärast seda ärkas loom täiesti normaalsena, kuigi mingite eriliste varuainete eelnevat kogumist ei ole toimunud.

2) teine vorm toimub eelneva varuainete kogumisega. Seda nimetatakse talveuinakuks. Siia kuuluvad enamus talvel magavatest imetajatest (suslikud, siilid, karu). Enne temperatuuri alanemist toimub rasvavarude kogumine kehasse. Kogutakse rasvatagavarasid, kehatemperatuur langeb 1-2 kraadi, ainevahetus langeb 50-70%, liikumisaktiivsus praktiliselt kaob.

- 4) tõeline talveuni. Nahkhiir. Kehatemperatuur langeb oluliselt (20 °C normaalsest. Tavaliselt muudetakse hüpotaalamuse termostaadi *set-point* madalamaks.). vereringe väheneb 10%-ni, samuti südame tegevus, kuigi peaaegu ja pruun rasvkude on suhteliselt paremini verega varustatud. Tõelises talveunes imetajad magavad samuti. Neilt on registreeritud üksnes aeglase une faas ja praktiliselt üldsegi mitte kiire une faasi. Kõik tõelised talveunes viibijad loomad on väikesed kuni keskmise suurusega imetajad e. loomad, kes on piisavalt suured kogumaks rasvatagavarasid.

Talveunest ärkamise aeg on tunduvalt lühem (mõned tunnid suslikul), kui talvaunne jäämise aeg (üle kümne tunni suslikul). Suurte imetajate seas ei ole tõelisi talveunes viibijaid. Näiteks karu viibib talveuinakus, kuigi teeb seda pikalt, kuid kehatemperatuur langeb üksnes mõned kraadid ja ta võib praktiliselt kohe ärgata.

Talveune veetmiseks kasutatavates kohtades tavaliselt ei toimu valguse ja temperatuuri muutusi. Nii kaovad talveune ajal ka ööpäevased ülejäänud rütmid ainevahetuses jms. See on ka loogiline, sest talveunes loom peab ökonoomselt kasutama oma energiat. Samas talveuni ise säilitab oma aastase perioodi isegi muutunud tingimustes.

Paljud talveunes viibivad loomad ärkavad perioodiliselt (näiteks kord nädalas) selleks, et väljutada ekskrementide.

Paljudel loomadel esineb ka suveuni ehk *estivatsioon*. Suveund iseloomustavad analoogsed ilmingud, mis talveune korralgi, ainult see toimub kõrge temperatuuri juures. Suveuniaku mehhanismid ei ole päris selged. Tavaliselt eelneb varuainete kogumine.

Putukad on sellised loomad, kellel esinevad praktilised kõikvõimalikud ülejäänud puhkeseisundid ja ka mõned spetsiifilised. Erilist esiletõstmist väärib Diapaus. See võib

esineda munastaadiumis, vastsenas, nukuna, valmikuna. Suvel ja talvel. Keerukad hormonaalsed protsessid neuroendokriinsüsteemi kontrolli all. Ainevahetuse tase langeb iseäranis madalale.