

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Britta Kalgan

PARASVÖÖTME HIBERNEERUVAD NÄRILISED

Bakalaureusetöö

Juhendajad: MSc Kairi Kiik

PhD Tiit Maran

TARTU 2016

Infoleht

Hibernatsioon ehk talveuni on omane loomadele, kes peavad silmitsi seisma neile karmide tingimustega, milleks on näiteks liiga madal välistemperatuur ja toidu vähesus. Näiteks paljud närilised (*Rodentia*) lähevad ebasobivates tingimustes talveunne, sest et neil pole võimalik sobilikemasse asupaikadesse migreeruda. Hibernatsiooni ajal enamik näriliste liikidest ei toitu ja energiat saadakse aktiivsel perioodil talletatud keharasvast. Talveune ajal on neil madal kehatemperatuur ja allasurutud ainevahetus, mis aitavad säästa energiat. Hibernatsioon kestab mitmeid kuid: unne minnakse talve saabudes ning äratakse kevadel. Terve selle aja on närilised pesas, mis kaitseb neid külma ja kiskjate eest. Hibernatsioon toimub tsüklitena, mis tähendab seda, et loom ärkab aegajalt üles. Tööst järeldub, et kasetriibikute (*Sicista betulina*) pidamisel tehiskeskkonnas on kõige tähtsam, et loomad läheksid talveunne, ilma milleta kasetriibik võib surra. Enne hibernatsiooni on oluline jälgida toitumist, sest sealt peab loom saama sobilikke rasvhappeid rasvavarude suurendamiseks ja talvevarude kogumiseks. Samuti peab olema kasetriibiku jaoks sobivad tingimused pesa ehitamiseks ning ka selleks vastav materjal.

Hibernation is characteristic to mammals who must face harsh environmental conditions, e.g. low temperature and the lack of food. For example, a lot of rodents (*Rodentia*) will hibernate, because they aren't able to migrate to more suitable places. During hibernation, most rodents do not consume food and they deplete energy from fat reserves in their bodies, which are accumulated during the active season. During hibernation, hibernators have low body temperature and their metabolism is suppressed, which can save energy. Hibernation lasts for months: rodents usually go to torpid state in the beginning of winter and wake up in spring. They spend all this time in an hibernaculum which protects them from cold and predators. Hibernation consists of bouts of torpor. Between these bouts animals wake up. The most important thing about keeping Northern birch mouse (*Sicista betulina*) in captivity is hibernation – without it animals might die. It's also necessary to give them proper food which contains plenty of fatty acids to gain weight and gather some reserves for hibernation season. Furthermore, they have to have suitable conditions and materials to build a hibernacula.

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Kirjanduse ülevaade	6
2.1 Talveuni (<i>hibernation</i>) ja lühiajaline uni ehk lühiajaline tardumus (<i>daily torpor</i>) parasvöötme närilistel.....	6
2.1.1 Talveuni ehk hibernatsioon	6
2.1.2 Lühiajaline uni ehk lühiajaline tardumus	10
2.1.3 Näiteid talveund ja lühiajalist und magavatest närilistest	11
2.2 Talveund magavate näriliste aktiivsusperiood	12
2.2.1 Talveunest ärkamine.....	12
2.2.2 Aktiivne periood	14
2.2.3 Talveuneks valmistumine	15
2.3 Suremus talveune ajal.....	17
3. Arutelu	20
Kokkuvõte	24
Summary.....	25
Tänuavaldused.....	26
Kasutatud kirjandus	27

1. Sissejuhatus

Põhjapoolkera parasvöötmes elavad püsisoojased loomad peavad toime tulema sealse kliima ja aastaegade vaheldumisega seotud raskustega. Talved on pikad, külmad ja lumerohked ning suved sageli jahedad, vegetatsiooniperiood lühike ja võib varieeruda aastast aastasse (Boonstra et al., 2014). Talvel on vähe toiduvarusid, mida on raske hankida. Toidunappuse tõttu ei saada ka energiat ning seetõttu tekib püsisoojastel välistemperatuuri langemisel raskusi oma kehatemperatuuri hoidmisega. Ebasoodsate keskkonnatingimuste üleelamiseks lähevad mõned imetajate liigid talveunne (Boonstra et al., 2014; Wang, 1989).

Hibernatsioon ehk talveuni on võimalus ebasoodsate keskkonnatingimuste ületamiseks. Hibernatsiooni ajal on isendil madal kehatemperatuur ning allasurutud ainevahetus, mistõttu loom ei pea aktiivselt toiduotsingutega tegelema (Ruf & Geiser, 2015). Hibernatsiooni kestvus varieerub liigiti (Ruf & Geiser, 2015). See algab tavaliselt sügisel, mil fotoperiood lüheneb ja temperatuur langeb, ning kestab kuni kevade saabumiseni (Geiser, 2007).

Närilistel (*Rodentia*) on hibernatsioon seotud peale raskete keskkonnatingimuste seljatamisega ka ellujäämusega (Ricklefs, 2010). Nimelt on talveund magavatel pisiimetajatel kõrgem eluiga kui nendega sama suurtel mittehiberneerujatel (Turbill, Bieber & Ruf, 2011). Parasvöötmes on hiberneerujateks näiteks kunel (*Glis glis*), pähklinäpp (*Muscardinus avellanarius*), metsunel (*Dryomys nitedula*), lagrits (*Eliomys quercinus*) ning kasetriibik (*Sicista betulina*). Hibernatsiooni on palju uuritud nii eelnimetatud kui ka paljudel teistel liikidel (Ruf & Geiser, 2015), kuid siiani puudub kokkuvõtlik ülevaade parasvöötmes elavate näriliste talveunest.

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on koostada kirjanduse põhjal kokkuvõtlik ülevaade talveund magavatest närilistest, kirjeldada nende käitumist ja toitumist aktiivsel perioodil ning tuua välja erisused.

Töö põhirõhk on parasvöötme närilistel, kuna saadud teadmisi on plaanis kasutada edasistel uuringutel Tallinna Loomaia liigikaitselaborisse rajatavas

kasetriibikupopulatsioonis. Talveund magavate näriliste tehiskeskkonnas pidamisel on loomade ellujäämusel hibernatsioon võtmetähtsusega (Vaughan et al., 2006). Näiteks ei pruugi kasetriibik valede tingimuste korral talveunne jääda ning see võib lõppeda looma surmaga (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012).

Kasetriibikul on küll hibernatsiooni kirjeldatud ja uuritud, kuid ühtegi edukat ega elujõulist populatsiooni tehiskeskkonnas ei ole (Fokin, 1978; Vakhrusheva & Ilchenko, 2012; Johansen & Krog, 1959).

2. Kirjanduse ülevaade

2.1 Talveuni (*hibernation*) ja lühiajaline uni ehk lühiajaline tardumus (*daily torpor*) parasvöötme närilistel

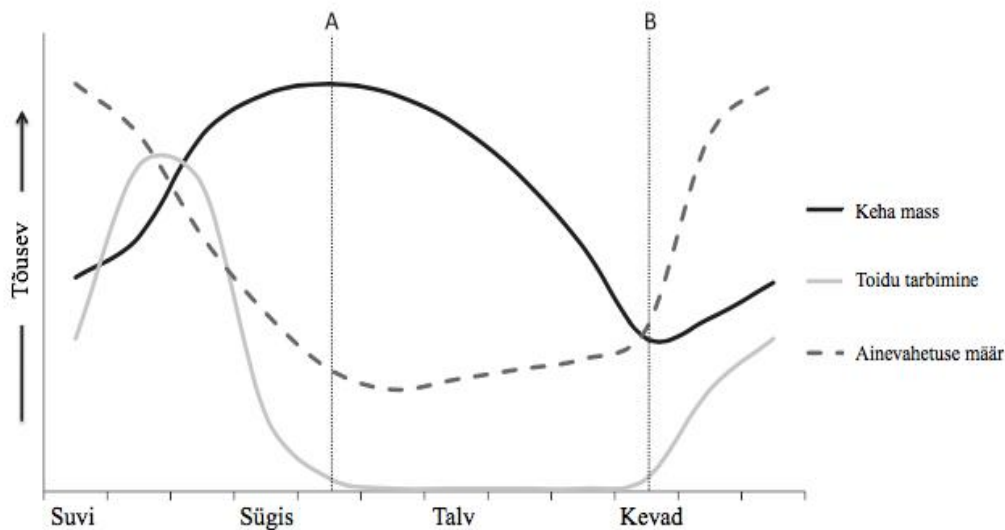
Parasvöötmes elavad närilised peavad toime tulema aastaegadest tingitud raskustega, milleks on peamiselt külmal perioodil halb toidu kättesaadavus ja drastiline välistemperatuuri langus. Kuna enamasti ei ole närilised suutelised karmide olude saabudes migreerima sobilikematesse asupaikadesse, tuleb neil leida muu lahendus (Ruf & Geiser, 2015).

Evolutsiooni käigus on imetajatel ebasobivate kliimaolude saabudes välja arenenud võime aeglustada oma ainevahetust ja jääda tardunud olekusse ehk talveunne (Wang, 1989). Ärkvel olles kulub suurem osa energiast füsioloogilistele funktsioonidele, näiteks kehatemperatuuri stabiilsena hoidmisele ja seedesüsteemi töötamisele. Talveunes olles minimaliseeritakse neid protsesse, et hoida energiat kokku (Ruf & Geiser, 2015).

Närilistel esinevast pikaajalisest talveunest, mis võib kesta mitmeid kuid, saab eristada päevast lühiajalist kehatemperatuuri langust ehk lühiajalist und, mis kestab vähem kui ööpäev (Ruf & Geiser, 2015; Wilz & Heldmaier, 2000).

2.1.1 Talveuni ehk hibernatsioon

Hibernatsioon on üks efektiivsemaid võimalusi karmimate perioodide üleelamiseks (Weitten et al., 2013). Talveunes olles ei reageeri loom väliskeskkonnale, ta kehatemperatuur on langenud ning hingamine aeglustunud (Heldmaier et al., 2004). Enamasti liigitatakse imetaja hiberneerujate hulka, kui ta kehatemperatuur langeb alla 10 °C ja metaboolsusmäär on langenud umbes 90% võrra tavaolekust madalamaks ning selline seisund kestab kauem kui üks päev (Geiser, 2011; joonis 1). Aeroobset metabolismimäära mõõdetakse tavaliselt hapniku tarbimise hulgaga tunnis ($\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$; Staples, 2014). Hiberneeruv loom pesitseb talveune jaoks sobivas urus, koopas või muus varjulises talvituspaigas (Heldmaier et al., 2004). Inaktiivsus ja hea peidupaik vähendavad ka võimalust sattuda kiskjate saagiks (Turbill, Bieber & Ruf, 2011).

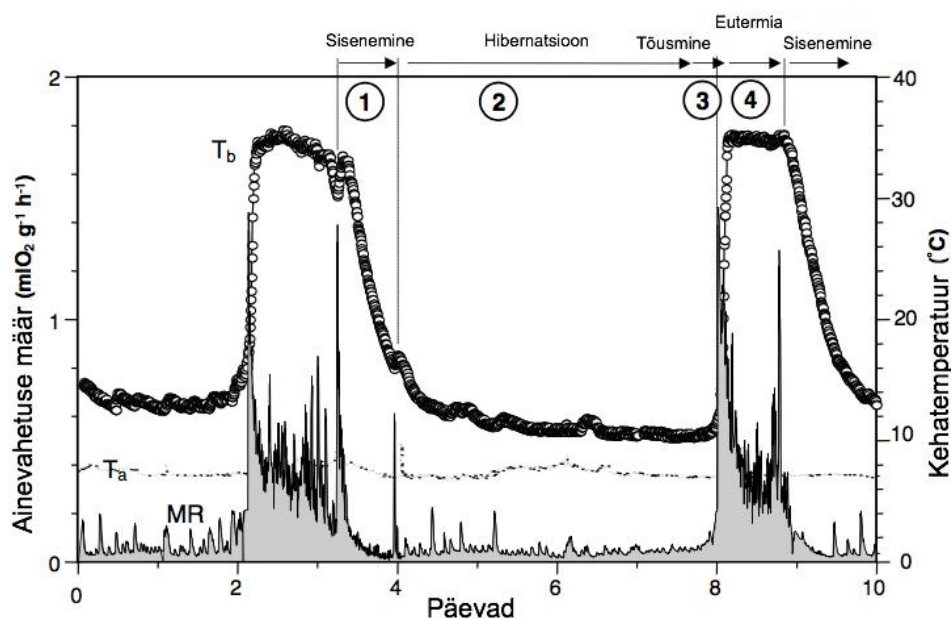


Joonis 1. Ligikaudne keha massi, toidu tarbimine ja ainevahetuse määra muutumine aasta lõikes. A – minek unne, B – unest tulek (Florant & Healy, 2012).

Hiberneerujate talveune tsüklit saab jagada nelja staadiumisse: (1) sisenemine unne, mille käigus ainevahetuse määr langeb järsult umbes 90% ning keha- ja välistemperatuuri vahe väheneb kehatemperatuuri languse tõttu; (2) unes olemine, mil mõlemad eelnimetatud näitajad püsivad madalal; (3) ärkamine, mille jooksul ainevahetuse kiirus ja kehatemperatuur tõusevad lühiajaliselt; (4) eutermiline periood ehk normaalolekule omase kehatemperatuuri taastamine, mille käigus metaboolsusmäär ja kehatemperatuur püsivad konstantsena paar tundi. Eutermilised perioodid moodustavad vaid väikese osa kogu talveunes veedetud ajast, kunelil näiteks 1% hibernatsiooniperioodist, kuid nendeks kulub ligi 70% koguenergiast (Gür et al., 2013). Pärast eutermilist etappi algab jälle uus tsüklil sisenemise staadiumiga (Staples, 2014). Nende etappide pikkused sõltuvad osaliselt kehamassist (Zervanos, Maher & Florant, 2014), kuid varieeruvad suuresti nii liikidevaheliselt, –siseliselt kui ka isendil talveune jooksul (Gür et al., 2013).

Isendi ärkamisel kuni paariks tunniks tõusevad tema metaboolne määr ja kehatemperatuur normaaloleku tasemele (Geiser, 2004). Pidevad ärkamised ja ajutise optimaalse temperatuuri saavutamine on ajaliselt küll lühikesed, aga energeetiliselt

kulukad (Heldmaier et al., 2004). Ümisejatel (*Marmota sp.*) kulub ligi 72% kehasse talletatud energiast ärkamiste ja temperatuuri taastamiste peale (Heldmaier et al., 1993). Neil võtab kehatemperatuuri normaliseerumine aega ligi 3 tundi. Aeg, mis kulub hibernatsioonis ärkamiseks, vahepealseks eutermiliseks perioodiks ja tagasi unne minekuks, püsib üsna muutumatuna (Heldmaier et al., 2004; joonis 2).



Joonis 2. Hibernatsioonitsükkel Alpi ümiseja (*Marmota marmota*) näitel (Heldmaier et al., 2004)

Pisiimetajatel sõltub soojuskadu nende endi suurusest. Mida suurem on isend, seda suurem on mass-spetsiifiline soojuskadu. Püsisoojased imetajad hoiavad kehatemperatuuri pidevalt kindlal tasemel, mis saavutatakse endogeense metabolismi teel. Kui ümbritseva keskkonna temperatuur langeb, püütakse kehasoojust säilitada tihedama aluskarva kasvatamise ja nahaaluse rasvkoe suurendamisega (Staples, 2014). Kui keha- ja välistemperatuuri vahel on suur erinevus, kiirgub soojus kehast välja ning keha jaheneb. Välistemperatuuri langedes suurendatakse kehas soojuse tootmist, et säilitada püsiv temperatuur (Staples, 2014).

Mida madalam on ainevahetusaktiivsus, seda rohkem alaneb ka kehatemperatuur (Geiser, 2004). Hibernatsiooni ajal võib kehatemperatuur langeda null kraadi lähedusse (Geiser & Ruf, 1995). Talveunes ei ole võimalik kõrge kehatemperatuuri hoidmine, sest siis oleks vajalik liiga palju metaboolset soojustootmist (Arnold, 1993).

Kehatemperatuur langeb järsult talveunne mineku ajal ning jätkab kahanemist eksponentsiaalselt unetsükli lõpuni või tõuseb soojuse tootmise käigus vahepealsete ärkamiste etappides (Heldmaier et al., 2004).

Talveunes olles on kehatemperatuur reguleeritud neuronite poolt, mis asuvad hüpotaalamuse anterioorses osas. Seal pannakse paika ka kehatemperatuuri nõutav väärtus ehk seadepunkt. Kui kehatemperatuur langeb alla seadepunkti, siis käivituvad soojust säästvad mehhanismid. Üheks näiteks on piloereksioon ehk kananaha tekitamine, mis toimub tänu karvapüstitaja lihastele (*arrectores pilorum*). Lisaks sellele aitab soojust säilitada ka perifeerne vaskokonstriksioon, mille käigus veresooned ahenevad, verevool läbi soonte kahaneb ning seetõttu soojuskadu väheneb. Need on küll tõhusad meetodid, mis nõuavad vähe energiat, kuid kui välistemperatuur langetab kehatemperatuuri veelgi, on vaja teisi meetodeid. Selleks on termogenees (Staples, 2014).

Enamik termogeneesist pärit soojusest tuleb mitokondriaalsetest protsessidest. NADH ja NAD⁺ oksüdatsioonil vabaneb 56,2 kcal mol⁻¹ energiat. Ligi 40% sellest energiast kasutatakse ADP ATPks fosforüleerimisel. Ülejäänud energiast vabaneb soojusena (Staples, 2014).

Hibernatsiooni ajal esineb imetajatel bradükardia, mille ajal on isendi südametegevus viidud miinimumini. Näiteks osadel suslikuliikidel (*Spermophilus sp.*) võib talveune ajal lüüa süda vaid 3 lööki minutis (Lyman, 1961). Kasetriibikul lööb süda tavaolekus 500–600 korda minutis, bradükardia puhul ligi 30 lööki minutis (Johansen & Krog, 1959).

Aeglane ainevahetus ehk hüpometabolism vähendab energiakasutust, mis omakorda tähendab väiksemat toitumisvajadust. Ideaalsetes temperatuuri- ja niiskustingimustes võib pisiimetajate energiavajadus talveunes väheneda kuni 98% võrra. Sellised ideaalsed tingimused soodustavad pikka und ja lühikest ärkveloleku aega (Heldmaier et al., 2004). Kõige rohkem energiat säästab une pikkus. Pikk uni viitab sellele, et isend kasutab ratsionaalselt oma energiavarusid hüpometabolismi teel (Heldmaier et al., 2004). Hibernatsiooni üks iseloomulikumaid tunnuseid on toitainete tarbimise drastiline

väheneb. Toidu tarbimise vajadust ja ka kehamassi kontrollib ajus hüpotaalamus (Florant & Healy, 2012).

Tavaolekus on imetaja kehakaal suhteliselt konstantne. Lähenedes hibernatsiooniajale, tõuseb imetaja kehamass järsult. Kehakaalu tõus võib toimuda 4–6 nädala vältel tänu hüperfaagiale ehk ülemääraselt suurele toitumisele ja rasvade talletamisele kehas rasvkoena. Piisava kaalu saavutamisel toitumine lõpetatakse ja jäädakse talveunne (Wang, 1989).

Talveunes olles on liikidel energia saamiseks peamiseks võimalusteks toituda ärkvel oleku etappide jooksul urgu kogutud varudest ja/või sõltuda rasvkoe lipiidide hüdrofüüsist (Lyman et al., 1982). Liigid, kes koguvad piisavalt enne talveund nahaalust rasva, sõltuvad unekuudel ainult endogeensetest rasvavarudest ning neil ei esine eutermilistel perioodidel lisatoitumist (Heldmaier et al., 2004). Nii teevad näiteks suslikud (*Spermophilus sp.*), ümisedjad (*Marmota sp.*) ja kunel (Sailer & Fietz, 2009).

Liigid, kes peavad hibernatsiooniperioodiks toitu urgu varuma, on näiteks vöötorav (*Tamias sp.*) ja harilik hamster (*Cricetus cricetus*) (Sailer & Fietz, 2009). Kasetriibiku (*Sicista betulina*) puhul on leitud, et hibernatsiooni jooksul toimuvate ärkamiste ajal tarbivad nad lisatoitu (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012).

2.1.2 Lühiajaline uni ehk lühiajaline tardumus

Hibernatsioonile sarnane seisund on lühiajaline uni ehk lühiajaline tardumus. Neid neid eristavad füsioloogilised näitajad. Erinevalt hibernatsioonist kontrollitakse lühiajalise tardumise aega ööpäevarütmiga (Ruf & Geiser, 2015). Just seetõttu on viimane ajaliselt lühike, kestes keskmiselt 10.5 tundi (Ruf & Geiser, 1995), maksimaalselt 24 tundi (Staples, 2014). Nagu talveundki, saab ka lühiajalist und jagada etappidesse, milleks on (1) tardumisseisundisse minemine; (2) selles olemine, (3) ja ärkamine (Wilz & Heldmaier et al., 2004). Lühiajalises unes olevad isendid ei suuda mitu päeva järjest tardumuses olla (Geiser, 2010).

Lühiajaliseks uneks nimetatakse aktiivse aja seisundit, kui aeglustub ainevahetuse kiirus ja kehatemperatuur langeb alla 32°C (Wilz & Heldmaier, 2000) ja jääb keskmiselt 17.4 °C juurde. See on tunduvalt kõrgem, kui talveund magavatel isenditel (Geiser & Ruf, 1995). Lühiajalise une ajal väheneb ainevahetuse määr ligi veerandi võrra aktiivse aja määraga võrreldes (Heldmaier et al., 2004), kuid on olemas liike, näiteks kunel, kellel võib langeda metabolismimäär lühiajalises unes sama palju, kui hibernatsiooni vältel (Wilz & Heldmaier, 2000).

Isendi lühiajalisse unne minekut mõjutab toidu kättesaadavus, ebasobiv välistemperatuur ning kõige enam isendi vähesed energiavarud (Körtner & Geiser, 2000). Toidu vähesus ja/või madal temperatuur nõuavad loomalt suuremat termoregulatsiooni, mistõttu sellistes tingimustes indutseeritakse tardumust tihedamini (Körtner & Geiser, 2000). Erinevalt hibernatsioonist peavad lühiajalises unes viibivad loomad tegelema aktiivselt toiduotsingutega (Ruf & Geiser, 2015).

2.1.3 Näiteid talveund ja lühiajalist und magavatest närilistest

Osa pisiimetajatest magab külmal aastaajal talveund ning mõningatel neist esineb aktiivsel perioodil ka lühiajalist und (Ruf & Geiser, 2015; Heldmaier et al., 2004).

Näiteks kasetriibik, hüpinklaste (*Dipodidae*) sugukonna ainus esindaja Eestis, magab nii talveund kui ka aktiivsel perioodil lühiajalist und (Johansen & Krog, 1959). Kui õhutemperatuur suveperioodil langeb liiga madalale, jääb kasetriibik tardunud olekusse, langetades oma kehatemperatuuri ja hingamissagedust (Johansen & Krog, 1959).

Kunel magab talveund, kuid võib aktiivsel perioodil ebasobivates tingimustes olla ka lühiajalises unes (Schlund et al., 2002). Lühiajalist tardumust esineb kõige enam siis, kui loomal on toidupuudus või on välistemperatuur liiga madal (Wilz & Heldmaier, 2000).

Ka pähklinäpil (*Muscardinus avellanarius*) esineb nii hibernatsioon kui ka lühiajaline uni. Pähklinäpil on lühiajaline uni lisaks madalale õhutemperatuurile tugevasti seotud ka sademete hulgaga, mis raskendab toidu kättesaadavust (Pretzlaff et al., 2014). Mida

madalam on õhutemperatuur, seda suurem on tõenäosus, et pähklinäpp veedab osa päevast lühiajalises tardunud olekus. Pähklinäpp langeb tardumusse, kui välistemperatuur on 14–15 °C ja kehateperatuur 19–20 °C (Juškaitis, 2014). Leedus tehtud uuringutes leiti, et pähklinäpi lühiajalised tardumused olid isastel sagedasemad kui emastel. Uuringute käigus registreeriti kogu pesakonna lühiajalist tardumust vaid üksikutel juhtumitel (Juškaitis, 2005).

Paljud pisiimetajad elavad külma aastaaja üle ilma talveuneta. Sellise eluviisi puhul on soojuskadu talvel suur ja seda kompenseeritakse erinevatel viisidel. Tavaliselt suureneb sellel perioodil metabolismi aktiivsus, kuid selline meetod vajab palju toitu. Talvel on aga pisiimetajatel just toidu kättesaadavuse kehv. Seetõttu nad suurendavad hibernatsioonieelse toitumise abil oma nahaalust rasvkudet või varuvad toiduvarusid (Staples, 2014). Näiteks kaelushiir (*Apodemus flavicollis*) on mitte-hiberneeruv pisiimetaja. Ta kogub vähem rasva kui talveund magavad loomad ning kompenseerib seda võimalusega talveperioodil toituda. Näiteks Saksamaal söövad nad tavaliselt nii sügisel kui ka talvel põõgi pähkleid ja tammetõrusid (Abt & Bock, 1998).

2.2 Talveund magavate näriliste aktiivsusperiood

2.2.1 Talveunest ärkamine

Välistemperatuuri tõus annab loomale märku hibernatsiooni lõpetamiseks (Körtner & Geiser, 2000). Imetajad on võimelised oma talveunest ärkamise aega reguleerima sõltuvalt keskkonnatingimustest, tõustes siis, kui ebasobivad tingimused on lõppenud (Pretzlaff & Dausmann, 2012).

Ärgates tõuseb südame rütmisagedus ja langeb perifeersete veresoonte vastupanu. Südame rütmisageduse tõusule järgneb vererõhu tõus, selle tulemusel tõuseb hingamissagedus ja suureneb hapnikutarbimine, hiljem ka kehateperatuur (Lyman, 1961). Seejärel hakkab isend keha anteriorset ehk eesmist kehaosa väristama, mis aitab tervel kehal üles soojeneda. Hiberneerujatele on iseloomulik soojendada anteriorset kehaosa, samal ajal kui posterioorne ehk tagumine kehapool jääb samasse temperatuurivahemikku, mis tardumuses olleski. Rektaalne ehk pärasoole

kehatemperatuur hakkab tõusma siis, kui eesmine kehaosa on optimaalse temperatuuri saavutanud. Pärast viimase vajaliku temperatuuri saavutamist jõuab ka kogu ülejäänud keha paari minutiga normaalolekule iseloomulikku konditsiooni. Kuni normaaltemperatuurini jõudmiseni tõuseb ka vererõhk (Lyman, 1961).

Talveunest ärkamine on looma jaoks energiakulukas. Selle ajal aktiveeruvad paljud füsioloogilised protsessid, kiireneb ainevahetus ja tõuseb kehatemperatuur. On arvatud, et ärkamiseks kulub sama palju energiat kui kümne päeva tardumuses oldud päeva jaoks (Lyman, 1961).

Enamikel hiberneeruvatel liikidel väljuvad emas- ja isasloomad talveunest ja ka pesast erinevatel aegadel. Isasloomad ärkavad tavaliselt varem (Florant & Healy, 2012). Arvatav põhjus on, et isasloomad peavad valmistuma algavaks sigimishooajaks ning spermatogeneesi ja testiste areng vajavad energiat (Florant & Healy, 2012; Michener & Locklear, 1990). Samal põhjusel on mõned liigid, näiteks suslik *Spermophilus parryii*, kogunud enne talveunne minekut pesasse toitu, mida pärast ärkamist tarbida (Barnes et al., 1986). Susliku *Spermophilus parryii* isasloomad ärkavad varakevade saabudes enne vegetatsiooniperioodi algust, mil maad võib katta veel lumekiht. Enne maapinnale tulekut viibivad nad paar päeva kuni nädal maa-aluses pesas, et ammutada energiat kogutud toidust ning valmistada keha füsioloogiliselt ette algavaks paaritumishooajaks (Barnes et al., 1986).

Eelnimetatud liigi ning enamike teiste hiberneeruvate liikide emasloomad väljuvad talveunest siis, kui väliskeskkonnas on toiduvärske juba saadaval. Seetõttu ei kogu nad eelnevalt aktiivsel perioodil hibernatsioonijärgseks ajaks toitu (Florant & Healy, 2012). Näiteks pähklinäpi emasloomad väljuvad hibernatsioonist ligi kaks nädalat hiljem kui isased (Juškaitis, 1997) ning kuneli sugudevaheline ärkamise aja vahe võib olla kuni paar kuud (Bieber, 1998).

Erinevalt suslikust *Spermophilus parryii* on ka liike, kelle kumbki sugupool ei kogu pesasse hibernatsioonijärgseteks päevadeks toitu. Näiteks Alpi ümisesjatel on talveunest väljudes keharasva alles ligi 16% ning toidupuuduse korral saavad nad seda energiaallikana kasutada (Hume et al., 2002). Pähklinäpi puhul on leitud, et loom on

sunnitud väljuma hibernatsiooniseisundist kui rasvavarud on ammendunud (Juškaitis, 2014).

2.2.2 Aktiivne periood

Näriistel võivad esimesed pesakonnad sündida juba varakevadel, seega talveunest ärkamise järel on suurimaks energiakuluks varakult algav sigimineperiood: isastel sigimispartneri otsimine ja teiste isastega konkureerimine ning emastel tiinus ja imetamine. Pärast energiakulukat talveunest ärkamist vajab taoline tegevus veel omakorda lisaenergiat. On täheldatud, et isased kunelid, kellel oli säilinud pärast hibernatsiooni rohkem energiatagavarasid, on ka edukamad sigijad. Seega enne talveunne jäämist peavad nad energiavarude kogumisel arvestama peale talveunega seotud protsesside veel ka kevadel algava sigimishooajaga (Gür et al., 2013; Sailer & Fietz, 2009).

Loomadel erineb dieet aktiivsel perioodil pärast talveund ja enne hibernatsiooni minekut. Näiteks metsunelil (*Dryomys nitedula*) on toit pärast hibernatsiooni enamasti loomset päritolu. Nad võivad süüa nii pesitsevate lindude poegi, mune kui ka putukaid ja tuhatjalgseid. Aktiivse perioodi kestel loomse toidu osatähtsus langeb järk-järgult. Suve keskpaigust kuni hibernatsioonini süüakse rohkem taimset toitu, näiteks vaarikaid, kuusekübide ja kase seemneid. Samas on metsunel võimeline akumulereerima talveuneks energiavarusid nii taimsetest kui ka loomsetest saadustest (Juškaitis & Baltrūnaitė, 2013b).

Kunelil muutus hibernatsioonijärgne dieet aastast aastasse sõltuvalt sellest, mis parasjagu keskkonnas saadaval oli. Peamiselt tarbiti kogu aktiivse perioodi jooksul taime vegetatiivseid osi, õisikuid, tõrusid, pähkleid, puuvilju ja ka loomset päritolu toitu (linnupojad, munad, putukad). Hibernatsiooniaja lähenedes muutub dieedis pähklite ja tõrude osatähtsus suuremaks (Juškaitis, Baltrūnaitė & Augutė, 2015).

Sarnane dieet on ka pähklinäpil ja kasetriibikul. Ärgates toitutakse peamiselt loomsest toidust, näiteks lülijalgsetest (Fokin, 1978; Juškaitis & Baltrūnaitė, 2013a), ning vegetatsiooniperioodil suureneb taimse toidu (õied, marjad, pähklid) osatähtsus suuremaks (Telegin, 1962; Juškaitis & Baltrūnaitė, 2013a).

2.2.3 Talveuneks valmistumine

Imetajad, kes hiberneeruvad, hakkavad enne talve koguma nahaalust rasva. Rasva kogumise vajadusest annab märku fotoperioodi vähenemine. Ka näiteks pähklinäpp ja kuneli puhul on leitud, et päeva pikkuse lühenemine on signaaliks talveperioodi lähenemisest ning vajadusest koguda nahaalust rasvkudet (König, 1960). Et energiaallikana kogutav rasvkude suureneks kiiremini, vähendatakse ka päevast aktiivsust (Juškaitis, 2001).

Magamajäämine ise sõltub mõningatel liikidel piisava rasvkoe olemasolust. Näiteks tava-kuldsuslikutel (*Spermophilus lateralis*) on leitud, et mida paksem loom, seda varem ta hiberneerub (Pengelley & Fisher, 1957). Kuldhamstrid (*Mesocricetus auratus*) on seevastu fakultatiivsed hiberneerujad ning suudavad igal ajal talveunne jääda. Lisaks koguvad nad pesasse toitu. Kui neil pole hibernatsiooni jaoks piisavalt toiduvarusid, lükkavad nad talveund edasi (Lyman, 1961).

Hiberneerujate jaoks on olulised asendamatud rasvhapped ehk ARHed, millest on olulised (1) alfa-linoleenhape 18:3, n-3 ning (2) linoleiinhape 18:2; n-6. Need on taimset päritolu polüküllastumata rasvhapped (PUFA) ning neil on madal sulamistemperatuur. Tänu sellist tüüpi rasvhapetele on rakud võimelised töötama madalal kehatemperatuuril ning uuringud on näidanud, et see võimaldab ka hoida ainevahetuse määra madalal (Jefimow & Wojciechowski, 2014). Hibernatsiooni jaoks on oluline polüküllastumata linoleiinhape 18:2. Imetaja organism ei suuda seda ise sünteesida ning see tuleb kätte saada toidust (Galli & Simopoulos, 1989). Linoleiinhape 18:2 aitab kaasa näiteks normaalsele reproduktsioonile ja naha korrashoiule (Galli & Simopoulos, 1989). Ilma linoleiinhappeta ei suuda hiberneeruja koguda suveperioodil piisavalt valget rasvkudet. Loomadel, kelle organismis leidub vähe linoleiinhapet, on lühemad unetsüklid. Nad ärkavad sagedamini üles ning metabolismimäär ei lange piisavalt madalale. Kõik need tegevused kulutavad aga liigselt energiat ning võivad ohustada hiberneeruja ellujäämist (Frank, 1992). Erinevalt linoleiinhapest, mis aitab hibernatsiooni toimumisele kaasa, on alfa-linoleenhape 18:3 hibernatsiooni pärssiv aine, mida sisaldavad näiteks linaseemned (Hill & Florant, 2000).

PUFAdele on sarnased monoküllastumata rasvhapped (MUFA), mis on samuti hibernatsiooni toimumiseks vajalikud rasvad. Erinevalt polüküllastumata rasvhapetest on hiberneerujad seda võimelised ise sünteesima teatud küllastumata rasvhapetest, et moodustuks MUFA, milleks on näiteks oleiinhape. Ka MUFAdel on madal sulamistemperatuur, mistõttu on need sobilikud hibernatsiooni ajal energia ammutamiseks (Munro & Thomas, 2004).

Küllastunud rasvhapped (SFA) on loomset päritolu ning kõrge sulamistemperatuuriga. Loomset päritolu toit on tähtsaks energiaallikaks pärast hibernatsioonist ärkamist, kuid mida lähemale tuleb talv, seda vähem isend loomseid rasvu tarbib. Põhjus võib olla selles, et rohkelt küllastunud rasvhappeid organismis põhjustavad hibernatsiooniaja lühenemise, suurenenud energiakulu une vältel ning kõrgema minimaalse kehatemperatuuri (John, 2005).

Lisaks rasvale, mis on hiberneerujate primaarseks energiaallikaks, on vajalikud ka glükoosivarud kehas. Glükoosi kui kiiret energia saamise ühendit läheb vaja eelkõige ärkamiste ajal ajutegevuse aktiveerimiseks, kuid ka teisteks protsessideks, näiteks keha ülessoojendamiseks (Wang, 1989). Võime hoida stabiilset glükoositaset veres aitab üle elada pikaajalist madalat kehatemperatuuri (Musacchia, 1984). Hibernatsiooni ajal on organism suuteline hoidma veres sama kõrget glükoositaset nagu on normaalses olekus. Vere glükoositaset säilitatakse glükolüüsi ehk glükogeeni lagundamise kaudu (Musacchia & Deavers, 1981).

Lisaks vajalikele toitainetele on tähtis hooajast sõltuv karvkatte vahetus. Suvel on karvastik hõredam, talvel pikem ja tihedam. Seda hakatakse vahetama samaaegselt rasvavarude kogumisega, mil fotoperiood lüheneb (König, 1960).

Pisiimetajate talveunne jäämise kiirust mõjutab mõningal määral toidu kättesaadavus. Kui süüa on vähe, indutseeritakse hibernatsioon olemasolevate energiavarude säästmiseks kiiremini. Sellisesse talveunne mineku puhul on põhjuseks panustamine tulevikule, mil võivad olla paremad toitumistingimused. Tegemist on siiski riskantse valikuga, sest ka pärast ärkamist ei pruugi keskkonnas olla piisavalt toitu (Lyman, 1961).

Pesa asukoht ja ehitus võivad talveune ja aktiivse perioodi vahel erineda. Näiteks teeb pähklinäpp suvisel perioodil kerakujulise pesa kõrgemale puude õõnsustesse või okste vahele. Kerajas talvepesa ehitatakse maapinnale lähemale (Juškaitis, 2014). Nad eelistavad niiskemaid kohti, et vältida talveune jooksul liigset niiskuskadu (Morris, 2011). Talvine pesa on suve omast väiksem, tihkem ning seinad on paksemad (Vogel & Frey, 1995).

Kasetriibik ehitab talveune jaoks pallitaolise pesa kuni 40 cm maapinnast allapoole, kuid on leitud ka pesasid maapinnalt paksu metsakõdu alt. Pesa on hästi soojustatud ning materjalina kasutatakse lehti ja sammalt (Fokin, 1978). Aktiivsel ajal ehitatakse pesa näiteks teiste loomade poolt hüljatud urgudesse või vanade kändude alla. Sisepääs on hästi varjatud ning pesa jõudmiseks võidakse läbida kuni mitme meetri pikkuseid käike. On leitud, et emased ehitavad aktiivse aja pesa kahekambriliseks: üks neist on mõeldud magamiseks, teine aga toidujäänusteks ja väljaheideteks (Gudkov, 2007).

2.3 Suremus talveune ajal

Hoolimata sellest, et talveuni aitab mõnedel parasvöötmes elavatel närilistel ebasobivaid keskkonnatingimusi üle elada, on loomad ikkagi sellises olekus äärmiselt haavatavas seisundis ning tema talvepesa ülesleidmise korral kergeks saagiks kiskjatele. On andmeid, et mõnede hiberneeruvate näriliste suremus on inaktiivse perioodi ajal üsna kõrge (Arnold, 1990), kuid taoline seos ei kehti kõikide talveund magavate näriliste liikide puhul (Schaub & Vaterlaus-Schlegel, 2001; Lebl et al., 2011).

Talve ei pruugita üle elada, kuna energiavarud on limiteeritud ning pesa võib olla ligipääsetav kiskjatele (Schaub & Vaterlaus-Schlegel, 2001). Väliskeskkonna ebatavaliselt madal või kõrge temperatuur võib mõjutada suremust hibernatsiooni ajal. Lisaks eelnevalt mainitule mõjutab hibernatsiooniaegset suremust ka varajane talv, kuna loomad ei pruugi olla jõudnud piisavaid energiavarusid kehasse talletada (Lyman et al., 1982).

Suremust talveune ajal on uuritud näteks pähklinäpil. Pikaajalised uuringud on näidanud, et nende levila põhjapiiril on hiberneeruvate loomade suremus kuni 72%. Kõige suurem on suremus suve lõpus või sügise alguses sündinud noorloomade hulgas, olles ligikaudu 80%. Kõrge protsent võib olla tingitud sellest, et suve lõpus sündinud loomad pole suutelised paari kuuga hibernatsiooniks piisavalt rasvavarusid kehasse koguma. Kevadel sündinud pähklinäpid on aga enamasti võimelised talve üle elama. Suremus on madalaim täiskasvanud loomade hulgas, kuid ka nende puhul hukuvad aga ikkagi ligi pooled isendid. Sugudevahelist erinevust hibernatsioonieagse suremuse puhul ei täheldatud (Juškaitis, 1999).

Pähklinäpi suremus hibernatsiooni ajal on suur, kuid täpseid põhjuseid pole teada. Arvatakse, et kõige enam mõjutavad suremust (1) sügisene toidu kättesaadavus ja hulk; (2) varajane talve saabumine, mis peale toitumise mõjutab ka talvepesa ehitamist, näiteks jäätunud pinnase korral on pähklinäpil raske sinna pesa teha; (3) talvised ilmastikuolud – püsiv madal õhutemperatuur ja lumekihi paksus aitavad kaasa talvepesas ühtlase temperatuuri hoidmisele ning paks lumekiht aitab ka pesa asukohta varjata; (4) kiskjad (Juškaitis, 1999).

Suremust on uuritud parasvöötmes levila piires ka kunelil. Erinevalt pähklinäpist on neil kõrge suremus just suvel ja kõrge ellujäämus talveune ajal. Kõrge ellujäämus hibernatsiooni ajal viitab, et kunel sureb harva väheste energiavarude tõttu ja nende talvepesa on hästi varjatud kiskjate eest. Suremus on suurim kevadel, kuna kunel kaotab hibernatsiooni ajal suure osa oma kehamassist. Ärgates ning uuesti energiat koguma hakates liiguvad nad rohkem ringi ja on seetõttu kättesaadavamad kiskjatele. Samuti esineb kunelil suremuse puhul sugudevaheline erinevus. Isasloomad on suurema suremusega kui emasloomad, mis annab alust arvata, et isased on kevaditi liikuvad kui emased (Jurczyszyn & Zgrabczyńska, 2007; Lebl et al., 2011).

Kunelile sarnane ellujäämus ja suremus on ka lagritsal (*Eliomys quercinus*). Ka sellel liigil on hibernatsiooni perioodil suremus madal ning aktiivsel perioodil kõrge saakloomaks sattumise tõttu. Kumbki parameeter ei erinenud lagritsal lähtuvalt soost (Schaub & Vaterlaus-Schlegel, 2001).

Kasetriibiku puhul informatsioon suremuse kohta talveunes looduses puudub. Tehistingimustes on hukkumise põhjuseks olnud liiga madal välistemperatuur või siis enamasti talveunne minemise ebaõnnestumine, mis omakorda põhjustab ainevahetuse häireid (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012).

3. Arutelu

Hiberneeruvad närilised lähevad talveunne vegetasiooniperioodi lõpus, mil nende jaoks väliskeskkonna tingimused halvenevad (Ruf & Geiser, 2015). Fotoperioodi lühenemine annab märku, millal muuta oma toitumist talveuneks kuluva energia kogumiseks, et hakata koguma kehasse rasvavarusid talveuneks kuluva energia jaoks (König, 1960). Välistemperatuuri langemine aga omakorda annab märku, et aeg on hiberneeruda (König, 1960).

Osa parasvöötme närilistest hiberneeruvad talvel ning ärkavad kevade saabudes. Selle aja vältel langevad nii ainevahetuse määr ja kehatemperatuur (Ruf & Geiser, 2015). Kui õhutemperatuur on aktiivse perioodi ajal madal või esinevad pikad vihmased perioodid, mil on raske toituda, võivad mõned näriliste liikidest minna, näiteks kasetriibik (Johansen & Krog, 1959), pähclinäpp (Pretzlaff et al., 2014) või kunel (Schlund et al., 2002) lühiajaliselt unne ehk lühiajaliselt tardumusse.

Sügisest kevadeni kestab talveuni koosneb tsüklitest, millest üks staadium on vahepealne lühiajaline ärkamine. See on kõige energiakulukam etapp talveune jooksul, sest siis looma kehatemperatuur ja metaboolne määr tõusevad normaalolekule omasele tasemele ja selle etapiga kulutatakse enamus talveuneks kogutud energiast (Staples, 2014; Gür et al., 2013). Selle energiakuluka protsessi põhjuseid pole teada, kuid osa näriliste liikidest tarbivad sel perioodil ka talvepesasse kogutud toitu (Gür et al., 2013; Vakhrusheva & Ilchenko, 2012; Sailer & Fietz, 2009).

Hiberneeruvatel pisiimetajatel on selgelt väljakujunenud toidueelistused aktiivse perioodi erinevatel aegadel. Pärast hibernatsiooni tarbitakse enamasti loomset toitu eelkõige varakevadel sobiva taimse toidu puudumise tõttu. Seega saab talveunest kurnatud loom just loodusest leiduvast loomsest toidupoolisest kiiresti vajaminevat energiat, milleks allikaks on näiteks putukad, linnupojad ja munad (Juškaitis, Baltrūnaitė & Augutė, 2015; Juškaitis & Baltrūnaitė, 2013b). Mida lähemale tuleb talveunne jäämise aeg, seda suuremaks muutub taimse toidu osatähtsus. Sügisel hakatakse tarbima kõrge rasvasisaldusega taimset päritolu toitu (Juškaitis, Baltrūnaitė & Augutė, 2015). Näiteks Saksamaal läbiviidud uuringu järgi eelistab kunel enamasti

hariliku pöögi pähkleid, mis koosnevad suuremas osas lipiididest ja valkudest (Juškaitis, Baltrūnaitė & Augutė, 2015). Pähklinäpp eelistab toituda sarapuupähklitest ja tammeterudest (Juškaitis, 1999). Osad liigid toituvad talveune ajal, teised mitte (Sailer & Fietz, 2009).

Töös ilmnes, et hibernatsiooni jaoks pole kõik rasvhapped head. Hibernatsioonieelsel ajaperioodil ei tohiks tarbida küllastunud rasvhappeid, mis on ülekaalus loomset päritolu rasvades, sest see võib suurendada energiakulu une ajal ja põhjustada hibernatsiooni lühenemist (John, 2005). Talveune-eelses dieedis on soovitud polüküllastumata rasvhapped (PUFA), kuid nende hulgast ei tohi tarbida alfa-linoleenhapet 18:3, mis pärsib hibernatsiooni. Seda sisaldavad näiteks linaseemned (Hill & Florant, 2000). Lisaks PUFAdele sobivad enne hibernatsiooni tarbimiseks monoküllastumata rasvhapped (Munro & Thomas, 2004).

Näriiliste suve- ja talvepesa erinevad nii ehituselt kui ka asupaiga poolest. Talvepesa ehitatakse väiksem, paksemate seinte ning peidulisema asukohaga, asudes maapinna lähedal või sellest allpool (Morris, 2011; Vogel & Frey, 1995). Mõlema pesa ehitamiseks kasutatakse peamiselt lehti ja sammalt (Fokin, 1978; Morris, 2011).

Suremus inaktiivsel ja aktiivsel perioodil erineb liigiti. Hibernatsiooni ajal mõjutavad suremust eelkõige piiratud energiavarud ja kiskjad. Kaudselt mõjutavad mõlemat perioodi ebasobivad ilmastikuolud, näiteks õhutemperatuuri suur kõikumine kraadide vahel võib anda valesid signaale hiberneeruvale loomale. Lumevaese talve korral on pesad kiskjatele kergemini leitavad (Schaub & Vaterlaus-Schlegel, 2001). Aktiivsel perioodil on suurimaks suremuse põhjuseks kiskjad, sest toitu otsides liigutakse rohkem ringi. Suremus võib erineda emas- ja isasloomade ning noorloomade ja täiskasvanute vahel (Rimvydas Juškaitis, 1999).

Kasetriibikut tehistingimustes pidades tuleb rõhku panna nii toitumisele kui ka välistemperatuurile. Toidubaasi peab hoolikalt valima enne hibernatsiooni, sest erinevad rasvhapped võivad mõjutada unne jäämist ja hibernatsiooni ajal esinevate tsüklite pikkusi. Pärast hibernatsiooni tarbib kasetriibik nii loomset kui ka taimset päritolu toitu, kuid talveune aja lähenedes moodustab taimne toit enamiku (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012). Teised hiberneerujad, näiteks kunel, toituvad suve lõpus enamasti pähklitest ja

tõrudest, sest need aitavad kiiresti kehal rasva koguda. Pähklid ja tõrud võiksid olla ka kasetriibiku hibernatsioonieelses dieedis olulisel kohal. Enne talveunne jäämist peab kasetriibikule võimaldama ligipääsu sobivale toidule talvepessa varude kogumiseks, kuna neil on täheldatud hibernatsiooni ajal ärkamiste etappides toitumist (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012).

Kasetriibikuid võiks püüda pärast talveund hiliskevadel ja suvel, sest siis on ärkvel nii isas- kui ka emasloomad. Selleks ajaks on nad talveunest tingitud kurnatusest juba üle saanud ja on võimalik, et mõned emasloomad on juba tiined. Kuneli ja pähklinäpi näitel võib eeldada, et ka kasetriibiku isasloomad tõusevad varem kui emased, kes ärkavad siis, kui vegetatsiooniperiood on alanud (Bieber, 1998; Juškaitis, 1997) Isased kunelid on oma suurema territooriumi tõttu ka rohkem liikuvad (Jurczyszyn & Zgrabczyńska, 2007; Lebl et al., 2011). Oletades, et ka kasetriibiku isasloomad on suurema liikuvusega, võib neid rohkem sattuda ka lõksudesse kui emaseid.

Kasetriibik läheb talveunne, kui temperatuur langeb 10 °C lähedale (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012), mistõttu peab loomi siseruumides pidades langetama sügisel temperatuuri järk-järgult.

Talveuneks mõeldud pesa võivad kasetriibikud ehitada kuni 40 cm maapinnast allapoole, kuid on leitud ka pesasid, mis on maapinnal paksu metsakõdu all (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012). Tehistingimustes tuleks jälgida, et kasetriibikul oleks võimalus teha pesa ka maapinnast sügavamale ning soovituslikult võiks pinnasel olla sellist materjali, mille all on loomal võimalus nii hiberneeruda kui ka peita. Selleks sobiksid näiteks nii puulehed kui ka taimestik. Pesamaterjalina kasutatakse nii lehti kui ka sammalt (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012) ning nende olemasolu tuleks tagada enne hibernatsiooniperioodi algust. Pähklinäpi näitel võivad talveuneks mõeldud pesa ehitamiseks sobida ka niiskemad kohad, sest see aitab talveune jooksul vältida liigset niiskuskadu (Morris, 2011). Selle põhjal võiks aluspanuks sobida näiteks turvas.

Kasetriibik ei pruugi väga madala välistemperatuuri puhul talveund üle elada. Kui enne hibernatsiooni ei tagata loomale vajalikke tingimusi, ei pruugi nad hiberneeruda ja võivad hiljem surra. Suremise põhjuseks võivad olla näiteks metabolismihäired (Vakhrusheva & Ilchenko, 2012).

Kokkuvõte

Hibernatsioon ehk talveuni on omane mõningatele näriliste liikidele, kes pole suutelised migreerima madala temperatuuri ja vähese toiduga aastaegadel sobilikemasse asupaikadesse ning seetõttu jäävad paremate tingimuste saabumiseni hoopis mitmeks kuuks tardunud olekusse. Osadel talveund magavatel liikidel on täheldatud aktiivsel perioodil lühiajalist und ehk tardumust, mis kestab vähem kui ööpäev, et üle elada ebasobivalt madala temperatuuriga või sademeterohked päevad. Tardumusse võib minna ka siis, kui pole piisavalt toidu- ja energiavarusid.

Talveuni on seisund, mil isendil on kõik füsioloogilised protsessid (näiteks metabolism ja kehatemperatuur) energia kokkuhoidmiseks viidud miinimumini. Hiberneerutakse talvepesas, mis aitab hoida ühtlast temperatuuri ja pakub kaitset kiskjate eest. Parasvõotme närilised jäävad tavaliselt talveunne hilissügisel ja ärkavad kevadel. Fotoperioodi lühenemine suve lõpus annab märku, et tuleb muuta oma toitumist, mille abil suurendatakse kehas olevat rasvkudet. Rasvkoe kiiremale kasvule aitab kaasa aktiivsuse vähenemine. Hibernatsiooniperioodil saadakse energiat kogunenud rasvkoest. Osa liikidest, näiteks võоторavad (*Tamias sp.*) koguvad hibernatsiooniaegseteks ärkamisteks pesasse ka toiduvarusid.

Näriliste tehistingimustes pidamisel on hibernatsioonil võtmetähtsus. Hibernatsiooni ajal kasutatakse enamasti energiaallikana rasvhappeid, kuid kõik rasvad ei sobi talveunne jäämiseks. Näiteks küllastunud rasvhapped lükkavad hibernatsiooni edasi või ei võimalda unne jäädagi. Seetõttu tuleb tehistingimustes kindlasti suurt tähelepanu pöörata toidusedelile nii talveunest ärkamise ajal, aktiivsel perioodil, kui ka enne talveunne jäämist.

Kasetriibiku (*Sicista betulina*) tehiskeskkonnas pidamisel tuleks põhirõhk panna toitumisele enne ja pärast hibernatsiooni ning selle vältel. Loomadele peab olema tagatud piisavalt pesamaterjali, näiteks sammalt ja lehti. Lisaks peab jälgima välistemperatuuri hilissügisel, et loom hiberneeruks. Hiberneerumata võib loom surra.

Summary

Hibernating rodents in temperate zone

Hibernation is characteristic to some mammals who aren't able to migrate while the environmental conditions are bad. For a few months with low temperature and low food availability, they remain torpid until improvement of the environmental conditions. Some hibernating species use daily torpor during active periods as well. This lasts less than 24 hours and helps to survive periods of low temperature or heavy rain. Daily torpor can be exhibited, when an animal lacks of energy or food supplies.

Hibernation is a state, when all physiological processes (e.g metabolism and body temperature) are reduced for saving energy. Animals hibernate in hibernaculas, which helps to maintain constant body temperature and protects them from predators. Rodents in middle latitudes usually go to hibernation in the end of autumn and exit from it in spring. Shortening of photoperiod in the end of summer gives a signal to rodents about the need to change the diet. Due to the change of diet they increase their fat reserves in adipose tissue. To gain weight more quickly, they reduce their activity. Fat reserves in adipose tissue remain the energy source during hibernation. Some species, e.g chipmunks (*Tamias sp.*), also collect food into their hibernaculum.

Information about the factors securing successful hibernation is of key importance for keeping the hibernating rodents in captivity. Animals use fatty acids in their body as an energy source during hibernation, however not all of these are suitable to hibernate. For example, saturated fatty acids postpone hibernation or animals doesn't exhibit it at all. That is why it is necessary to pay attention to diet during arousal, on active period and before hibernation.

Tänuavaldused

Täna kõiki, kes aitasid kaasa selle töö valmimisele. Eelkõige Kairi Kiike, kes oli igati vastutulelik ning tänu kelle nõuannetele ja soovitudele töö valmis; Tiit Maranit asjakohaste märkuste eest; Fritz Geiserit, kes vastas kõigile mu hibernatsiooni puudutavatele küsimustele; Anton Terasmaad materjalide jagamise eest.

Kasutatud kirjandus

- Abt, K. F. & Bock, W. F. (1998) Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriologica*, 43: 379–389.
- Arnold, W. (1990) The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 27: 239–246.
- Arnold, W., Carey, C., Florant, G., Wunder, B. & Horwitz, B. (1993) Life in the Cold.
- Barnes, B. M., Kretzmann, M., Licht, P. & Zucker, I. (1986) The influence of hibernation on testis growth and spermatogenesis in the golden-mantled ground squirrel, *Spermophilus lateralis*. *Biology of Reproduction*, 35: 1289–1297.
- Bieber, C. (1998) Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Journal of Zoology*, 244: 223–229.
- Fietz, J., Schlund, W., Dausmann, K. H., Regelmann, M. & Heldmaier, G. (2004) Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*). *Oecologia*, 138: 202–209.
- Florant, G. L. & Healy, J. E. (2012) The regulation of food intake in mammalian hibernators: A review. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 182: 451–467.
- Fokin I. 1978. Jerboas. Life of our birds and animals. Vol. 2, Leningrad Univ. Press, Leningrad, 184.
- Frank, C. L. (1992) Division of Comparative Physiology and Biochemistry, Society for Integrative and Comparative Biology The Influence of Dietary Fatty Acids on Hibernation by Golden-Mantled Ground Squirrels. *Physiological Zoology*, 65: 906–920.
- Galli, C. & Simopoulos, A. P. (1989) Dietary ω 3 and ω 6 Fatty Acids: Biological Effects and Nutritional Essentiality. New York: Worth Publishers
- Geiser, F. (2004) Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annual Review of Physiology*, 66: 239–74.
- Geiser, F. (2010) Hibernation, Daily Torpor and Estivation in Mammals and Birds: Behavioral Aspects. *Encyclopedia of Animal Behavior*, 77–83.
- Geiser, F. (2011) Hibernation: Endotherms. *eLS*.
- Geiser, F., & Ruf, T. (1995) Hibernation Versus Daily Torpor in Mammals and Birds –

- Physiological Variables and Classification of Torpor Patterns. *Physiological Zoology*, 68: 935–966.
- Gudkov, V. (2007) Tracks of beasts and birds. Encyclopedic identification guide. Moscow, 592.
- Gür, M., Bulut, S., Gür, H. & Refinetti, R. (2013) Body temperature patterns and use of torpor in an alpine glirid species, woolly dormouse. *Acta Theriologica*, 59: 299–309.
- Heldmaier, G., Ortmann, S., & Elvert, R. (2004) Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, 141: 317–329.
- Heldmaier, G., Ortmann, S. & Körtner, G. (1993) Energy requirement of hibernating alpine marmots. Life in the Cold – Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms. Westview Press, Boulder, 175–183.
- Hill, V. L. & Florant, G. L. (2000) The effect of a linseed oil diet on hibernation in yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Physiology and Behavior*, 68: 431–437.
- Hume, I. D., Beiglböck, C., Ruf, T., Frey-Roos, F., Bruns, U. & Arnold, W. (2002) Seasonal changes in morphology and function of the gastrointestinal tract of free-living alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology B*, 172, 197–207.
- Jefimow, M. & Wojciechowski, M. S. (2014) Effect of dietary fatty acids on metabolic rate and nonshivering thermogenesis in golden hamsters. *Journal of Experimental Zoology. Part A, Ecological Genetics and Physiology*, 321, 98–107.
- Johansen K. & Krog, J. (1959) Diurnal body temperature variations and hibernation in the birch mouse, *Sicista betulina*. *American Journal of Physiology*, 196:1200-1204.
- John, D. (2005). Annual Lipid Cycles in Hibernators: Integration of Physiology and Behavior. *Annual Review of Nutrition*, 25: 469–497.
- Jurczyszyn, M. & Zgrabczyńska, E. (2007) Influence of population density and reproduction on space use and spatial relations in the edible dormouse. *Acta Theriologica*, 52: 181–188.
- Juškaitis, R. (1997) Use of nestboxes by the common dormouse (*Muscardinus avellanarius* L.) in Lithuania. *Natura Croatica*, 6: 177–188.
- Juškaitis, R. (1999) Winter mortality of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in Lithuania. *Folia Zoologica*, 48: 11–16.

- Juškaitis, R. (2001) Weight changes of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius* L.) during the year in Lithuania. *Trakya University Journal of Scientific Research*, 2: 79–83.
- Juškaitis, R. (2005) Daily torpor in free-ranging common dormice (*Muscardinus avellanarius*) in Lithuania. *Mammalian Biology*, 70: 242–249.
- Juškaitis, R. (2014) The Common Dormouse *Muscardinus avellanarius*: Ecology, Population Structure and Dynamisc. 2nd edition. Nature Research Centre Publishers, Vilnius.
- Juškaitis, R. & Baltrunaitė, L. (2013a) Feeding on the edge: The diet of the hazel dormouse *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus 1758) on the northern periphery of its distributional range. *Mammalia*, 77: 149–155.
- Juškaitis, R. & Baltrunaitė, L. (2013b). Seasonal variability in the diet of the forest dormouse, *Dryomys nitedula*, on the north-western edge of its distributional range. *Folia Zoologica*, 62: 311–318.
- Juškaitis, R., Baltrūnaitė, L. & Augutė, V. (2015) Diet of the fat dormouse (*Glis glis*) on the northern periphery of its distributional range. *Mammal Research*, 60: 155–161.
- Köning, C. (1960) Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers *Glis g. glis* (Linnaeus 1766). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 48: 545–575.
- Körtner, G. & Geiser, F. (2000) The Temporal Organization of Daily Torpor and Hibernation: Circadian and Circannual Rhythms. *Chronobiology International*, 17: 103–128.
- Lebl, K., Bieber, C., Adamík, P., Fietz, J., Morris, P., Pilastro, A. & Ruf, T. (2011) Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: A comparison across Europe. *Ecography*, 34: 683–692.
- Lyman, C. (1961) Hibernation in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 6: 439–461.
- Lyman, C.P. (1982) Who is who among the hibernators. *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*. Academic Press, New York, 12–36.
- Michener, G. & Locklear, L. (1990) Differential Costs of Reproductive Effort for Male and Female Richardson's Ground Squirrels, 71: 855–868.
- Morris, P. (2011) Dormice: a tale of two species. 2nd edition. Stansted: Whittet Books.
- Munro, D. & Thomas, D. W. (2004) The role of polyunsaturated fatty acids in the expression of torpor by mammals: A review. *Zoology*, 107: 29–48.
- Musacchia, X. J. (1984) Comparative physiological and biochemical aspects of

- hypothermia as a model for hibernation. *Cryobiology*, 21: 583-592
- Musacchia X.J. & Deavers, D. R. (1981) The regulation of carbohydrate metabolism in hibernators. *Survival in the cold*. Elsevier, Amsterdam. 55-75
- Pretzlaff, I. & H. Dausmann, K. (2012) Impact of Climatic Variation on the Hibernation Physiology of *Muscardinus avellanarius*. *Animals*, 481–491.
- Pretzlaff, I., Rau, D. & H. Dausmann, K. (2014) Energy expenditure increases during the active season in the small, free-living hibernator *Muscardinus avellanarius*. *Mammalian Biology*, 79: 208–214.
- Ricklefs, R. E. (2010) Life-history connections to rates of aging in terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Science*, 107: 10 314–10 319.
- Ruf, T. & Geiser, F. (2015). Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biological Reviews*, 90: 891–926.
- Sailer, M. M. & Fietz, J. (2009) Seasonal differences in the feeding ecology and behavior of male edible dormice (*Glis glis*). *Mammalian Biology*, 74: 114–124.
- Schaub, M. & Vaterlaus-Schlegel, C. (2001) Annual and seasonal variation of survival rates in the garden dormouse (*Eliomys quercinus*). *Journal of Zoology*, 255: 89–96.
- Schlund, W., Scharfe, F. & Ganzhorn, J. U. (2002) Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Mammalian Biology*, 67: 219–232.
- Staples, J. F. (2014) Metabolic suppression in mammalian hibernation: the role of mitochondria. *The Journal of Experimental Biology*, 217: 2032–6.
- Telegin, V. (1962) On ecology of birch mouse. *Problems of zoological researches in Syberia*. 239-241.
- Turbill, C., Bieber, C. & Ruf, T. (2011) Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278: 3355–63.
- Vakhrusheva, G. & Ilchenko, O. (2012) Husbandry Guidelines for northern birch mouse *Sicista betulina*.
- Vaughan, D. K., Gruber, A. R., Michalski, M. L., Seidling, J. & Schlink, S. (2006) Capture, care, and captive breeding of 13-lined ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus*. *Lab Animal*, 35: 33–40.
- Vogel, P. & Frey, H. (1995) L'hibernation du muscardin *Muscardinus avellanarius* (Gliridae, Rodentia) en nature: nids, fréquence des réveils et température corporelle. *Bulletin de La Société Vaudoise Des Sciences Naturelles*, 83: 217–230.

- Wang, L. H. C. (1989) Ecological, physiological and biochemical aspects of torpor in mammals and birds. *Advances in Comparative and Environmental Physiology*, 4: 361–401.
- Weitten, M., Robin, J. P., Oudart, H., Pévet, P. & Hahbold, C. (2013) Hormonal changes and energy substrate availability during the hibernation cycle of Syrian hamsters. *Hormones and Behavior*, 64: 611–617.
- Wilz, M. & Heldmaier, G. (2000) Comparison of hibernation, estivation and daily torpor in the edible dormouse, *Glis glis*. *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 170: 511–521.
- Zervanos, S. M., Maher, C. R. & Florant, G. L. (2014) Effect of body mass on hibernation strategies of woodchucks (*Marmota monax*). *Integrative and Comparative Biology*, 54: 443–451.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Britta Kalgan,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose “Parasvõotme hiberneeruvad närilised”, mille juhendajad on Kairi Kiik ja Tiit Maran,
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**