J. TEHVER

PÕLLUMAJANDUS-LOOMADE ANATOOMIA JA FÜSIOLOOGIA



EESTI RIIKLIK KIRJASTUS
1 9 5 7

A-21658

J. TEHVER
PROFESSOR, VETERINAARTEADUSTE DOKTOR

PÕLLUMAJANDUSLOOMADE ANATOOMIA JA FÜSIOLOOGIA

EESTI RIIKLIK KIRJASTUS
TALLINN 1957

EESSÕNA

Loomakasvatuse kiire arendamise vajadus kohustab kõiki loomakasvatuse alal töötajaid ja sellele kutsealale ettevalmistujaid veelgi tõhusamalt tutvuma teaduse saavutustega zootehnilisel alal. Üksnes teaduse saavutuste oskuslik rakendamine võimaldab loomakasvatust edasi viia sellise tempoga, nagu seda nõuab sotsialistliku rahvamajanduse tormiline areng.

Seejuures tuleb arvestada, et samuti nagu loom põllumajandusliku tootmise vahendina talitleb tervikuna, moodustavad tervikliku süsteemi ka zootehnilised teadused. Loomi ei saa edukalt kasvatada, sööta ja aretada, kui ei tunta piisavalt zootehnilise teaduse bioloogilisi aluseid anatoomia ja füsioloogia näol. Üksnes nende teaduste taustal on võimalik kõiki zootehnilisi teadusi liita tervikliikuks süsteemiks, mis võimaldab mõista mitte ainult zootehniliste juhiste sisu ja nende täitmise vajadust, vaid mille varal loomakasvatuse alal töötaja ka ise võib avastada uusi teid ja reserve loomade kasvatamisel ning nende produktsiooni tõstmisel. Bioloogiliste aluste osatähtsus zootehniliste teaduste süsteemis on viimastel aastatel tõusnud veel seetõttu, et väga paljud uurimised põllumajandusloomade anatoomia, eriti aga füsioloogia alal on otseselt seotud zootehniliste probleemidega ja et põllumajandusloomade anatoomiast ja füsioloogiast on välja kasvamas eriharu zootehnilise anatoomia ja füsioloogia näol.

Töö on mõeldud õppevahendiks (mitte aga õppeprogrammile igati vastavaks õpperaamatuks) eeskätt zootehnikateaduskonna üliõpilastele, kuid üldiselt tohiks siinse materjali põhiline osa jõukohane olla samuti loomakasvatustehnikumide õpilastele. Illustratiivse materjali ja konsultatiivse õppevahendi näol võivad käesolevat tööd kasutada ka agronoomiateaduskonna üliõpilased. Raamatu kasutajate kõige arvukamal osal — loomakasvatuse alal tootmises töötajate perel — tuleb raamatu kasutamise piirid määrata

endil vastavalt oma ettevalmistusele ja vastavalt sellele, mida nad raamatust leiavad uudset, võrreldes varem õpituga.

Teose vormistamisel on autorit mitmeti abistanud töö retsensendid prof. E. Vau ja meditsiiniliste teaduste kandidaat M. Epler. Prof. E. Vau märkused ja nõuanded puudutavad peamiselt töö anatoomilist osa ja dots. M. Epleri konsultatiivne abi peamiselt füsioloogiat. Osutatud abi eest avaldan neile mõlemale siinkohal siirast tänu. Samuti tänan kunstnik M. Juurupit, kes autorit tõhusalt abistas illustratiivse materjali ettevalmistamisel.

Tartu, märts 1956.

J. TEHVER

ÜLDISI ANDMEID PÕLLUMAJANDUSLOOMADEST

KODU- JA PÕLLUMAJANDUSLOOMADE MÕISTE

Erinevalt ulukloomadest on koduloomad inimese aretustöö produktid. Ulukeellastest on inimene aastatuhandeid kestnud tootmistöö käigus välja arendanud ligikaudu kolmkümmend loomaliiki, kelledest on aretajale mingisugune tulu ja kes kodustustingimustes on omandanud rea uusi morfoloogilisi ja füsioloogilisi tunnuseid. Nendest kodustatud loomadest kuuluvad kaks (siidiuss ja mesilane) putukate hulka, üheksa (kana, kalkun, part, hani, luik, pärlkana, paabulind, tuvi ja jaanalind) lindude hulka ja kolm (koer, kass ja küülik) on vähese tulukusega imetajad. Ülejäänud kuusteist imetajate loomade liiki omavad koduloomadena kõige suuremat tähtsust; siia kuuluvad hobuslastest hobune ja eesel, kaamellastest ühe ja kahe küüruga kaamel, laama ja alpaka, veislastest euroopa veis, seebu, pühvel, jakk, gajaal, banteng, lammas ja kits, hirvlastest põhjapõder ja sigalastest kodusiga (joonis 1).

See on suhteliselt väike liikide arv, kui arvestada, et kogu maakeral on imetajaid umbes 3500 liiki ja linde 8500 liiki. Kodustatud loomade väike arv seletub asjaoluga, et enamikul loomadel on vähe eeldusi kodustamiseks. Sellisteks eeldusteks on looma treenitavuse, karjainstinkti ja teiste omaduste kõrval looma võime sigida kodustatuna, elatuda põllumajanduse (taimsetest) produktidest, hõlpsasti kohaneda väliskeskkonna väga erinevate tingimustega ja võime teatavate inimesele kasulikkude omaduste kaugele edasiarendamiseks (sõit, transport ja vedu hobuse puhul; liha, villa ja naha tootmine ning piima produtseerimine teiste loomade puhul).

Uute koduloomade aretamisega kaasaja bioloogilise ja zootehnilise teaduse taustal tegeleb akadeemik M. F. Ivanovi nimeline Üleliiduline Loomade Hübridiseerimise ja Aklimatiseerimise Instituut «Askania Nova». Siin on saadud märkimisväärseid tulemusi kannel-antiloobi ehk veiskitse, tähnikhirve ja nandu kodustamisel. Veiskitse päevane piimaprodukstsioon ulatub kuni üle 6 liitri ja piima rasvasisaldus tõuseb 12 protsendini.

Enamikku karusloomi ei paigutata koduloomade hulka, sest

nende morfoloogilised ja bioloogilised omadused pole veel inimese aretustööga ulukeellaste omadest märgatavalt erinevaks kujunenud.

Põllumajandusloomadeks nimetatakse selliseid koduloomi, kes, kasutades oma toiduks põllumajanduse (viljakasvatuse) produkte, annavad: 1) kõrgeväärtuslikke toiduaineid liha, piima, munade ja loomse rasva (kaasa arvatud või) näol, 2) tooraineid tööstusele villa, naha, karusnahkade jt. näol, 3) mehaanilist energiat mitmesuguste tööde sooritamiseks ja 4) väga olulist orgaanilist väetist sõnniku näol.

Eesti NSV-s kuuluvad põllumajandusloomade hulka hobune, veis, lammas ja siga ning meie põllumajanduslindudeks on kana kõrval hani, part ja kalkun.

Põllumajandusloomad on loomakasvatuse kui põllumajandusharu tähtsamad tootmisvahendid. Nende varal vääristab inimene taimseid produkte, muutes need mitmekesisteks loomseteks saadusteks, mis eriti inimtoiduna on tänapäeval veel asendamatud.

Koduloomade zooloogilist kuuluvust näitab järgmine tabel.

Koduloomade asend zooloogilises süsteemis [1]

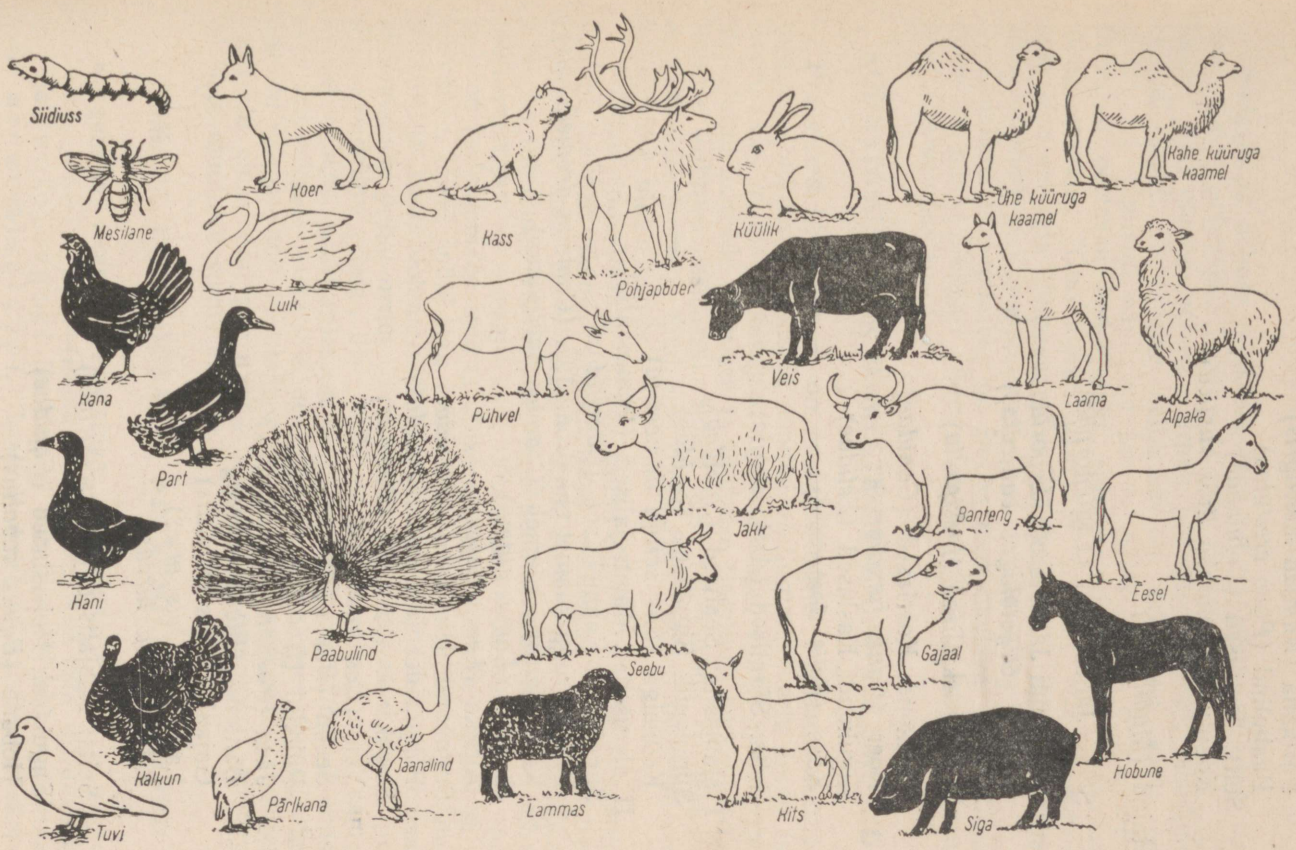
Putukad (*Insecta*):

Selts: Kiletiivalised (*Hymenoptera*)
Sugukond: Mesilased (*Apidae*)
Mesilane (*Apis mellifera*)
Selts: Liblikalised (*Lepidoptera*)
Sugukond: Siidiliblikalised (*Bombycidae*)
Siidiliblikas (*Bombyx mori*)
(«Siidiuss» on siidiliblika röövik)

Linnud (*Aves*):

1. rühm: Silerindsed (*Ratitae*)
Selts: Jaanalinnulised (*Struthiones*)
Jaanalind (*Struthio camelus*)
2. rühm: Kiilrindsed (*Carinatae*)
Selts: Hanelised (*Anseres*)
Sugukond: Partlased (*Anatidae*)
Luiged (*Cygnus*)
Koduhani (*Anser domesticus*)
Kodupart (*Anas domestica*)
Selts: Kanalised (*Galli*)
Sugukond: Faasanlased (*Phasianidae*)
Kana (*Gallus domesticus*)

[1] Tabeli koostanud bioloogiateaduste doktor prof. J. Aul.



Joonis 1. Kodustatud loomad. (Orig.)

Kalkun (*Meleagris gallopavo*)
Pärlkana (*Numida meleagris*)
Paabulind (*Pavo cristatus*)
Selts: Tuvilised (*Columbae*)
Kodutuvi (*Columba livia rustica*)

Imetajad (*Mammalia*):

Selts: Jäneselised (*Lagomorpha*)

Sugukond: Jäneslased (*Leporidae*)
Küülik (*Oryctolagus cuniculus*)

Selts: Kiskjalised (*Fissipedia*)

Sugukond: Koerlased (*Canidae*)
Koer (*Canis familiaris*)
Sugukond: Kaslased (*Felidae*)
Kass (*Felis domestica*)

Selts: Sõralised (*Artiodactyla*)

I alamselts: Sealised (*Suoidea*)
Sugukond: Sigalased (*Suidae*)
Kodusiga (*Sus scrofa domestica*)
II alamselts: Mäletsejalised (*Ruminantia*)
Sugukond: Kaamellased (*Camelidae*)
Ühe küüruga kaamel ehk dromedaar (*Camelus dromedarius*)
Kahe küüruga kaamel (*Camelus bactrianus*)
Laama (*Lama glama*)
Alpaka (*Lama pacos*)
Sugukond: Hirvlased (*Cervidae*)
Põhjapõder (*Rangifer tarandus*)
Sugukond: Veislased (*Bovidae*)
Veis (*Bos taurus*)
Seebu (*Bos indicus*)
Pühvlid (*Bubalus*)
Jakk (*Poëphagus grunniens*)
Banteng (*Bibos banteng*)
Gajaal (*Bibos frontalis*)
Lammas (*Ovis aries*)
Kits (*Capra hircus*)

Selts: Kabjalised (*Perissodactyla*)

Sugukond: Hobuslased (*Equidae*)
Hobune (*Equus caballus*)
Eeslid (*Asinus*)

PÕLLUMAJANDUSLOOMADE JA -LINDUDE ULUKEELLASED

Kodustatud hobuse ulukeellastest on tänaseni säilinud vaid Aasias elav prževalski hobune (*Equus Prževalskii*). Teine, ajaloolisel ajal elanud eellane tarpan hävitati jäägitult möödunud sajandi lõpul. Koduveise eellaseks on kolmesaja aasta eest (1627. a.) lõplikult hävitatud tarvas (*Bos taurus primigenius*). Lammast peetakse kodustatuks euroopa mufloonist (*Ovis musimon*), arkaalist (*Ovis vignei arcar*) ja argalist (*Ovis ammon*) ning siga euroopa ulukseast (*Sus scrofa ferus*), india ulukseast (*Sus vittatus*) ja vahemere seast (*Sus mediterraneus*).

Kodukana ulukeellaseks on Indias elav bankiva kana (*Gallus bankiva*), pardil ulukpart (*Anas platyrhynchos*) ja koduhanel ulukhani (*Anser anser*).

KODUSTAMISE EHK DOMESTIKATSIOONI TULEMUSED

Praegused koduloomad on aastatuhandeid kestnud aretustöö tulemus. Säilitades loomade põhilisi elutingimusi, eriti toidu iseloomu osas, muutsid loomapidajad ja aretajad samal ajal mitmeti kodustatud loomade pidamise ja söötmise tingimusi nende produktiivsuse tõstmise eesmärgil. Kõige selle tulemusena on tekkinud arvukad koduloomade tõud, mis ometi kõik mitmeti erinevad oma kunagistest ulukeellastest.

Põllumajandusloomad on muutunud niivõrd sõltuvaks inimeste hoolest, et nad üksnes erandjuhtudel suudavad puhtlooduslikes tingimustes oma elu jätkata. Kodustustingimuste ühetaolisuse tõttu on suhteliselt vähem arenenud koduloomade kõrgema närvitalitluse organ — suuraju koor. Vastavalt aretussuunale ja -paigale on koduloomade suurus ulukeellastega võrreldes mõnel juhul kasvanud, teisel puhul aga vähenenud (võrdle selles osas näiteks ponisid ja raskeveohobuseid). Paljudel juhtudel on suurenenud koduloomade puhul nende varavalmivus, on kasvanud nende produktsioonivõime piima-, liha-, villa- ja munatoodangu näol, samuti nende viljakus, paaritussesoon on pikenenud ning lehmal ja emisel võib ind esineda aasta kõikidel aegadel. Samal ajal on neil emainstinkt nõrgenenud ja isasloomad on muutunud polügaamiliseks (paljusid emasloomi paaritavaks). Tekkinud muutused osutavad edasiste muutuste suunatavusele.

LOOMADE INDIVIDUAALSE ARENEMISE PERIOODID

Kõrgematel loomadel eristatakse individuaalses eas l o o t e e e l s e t, l o o t e l i s t (imetajatel emakasisest ehk intrauteriinset) ja l o o t e j ä r g s e t (imetajatel sünnijärgset ehk postnataalset) a r e n e m i s e t a p p i. Igaühes neist eristatakse omakorda perioodideks nimetatavaid alajaotusi (joonis 2).

Arenguperioodid	Organismi nimetused	Organismi kuju
A. Sugunäärmetesisene areng (sugurakkude paljunemine, kasv ja küpsemine)	Oogoon; Primaarne ootsüüt; Sekundaarne ootsüüt; **Ovum**	Spermatogoon; Primaarne spermatotsüüt; Sekundaarne spermatotsüüt; Spermatiid; **Spermatozoid**
Viljastumine		
B. Looteline areng:		
1. Lõigustusperiood	Sügoot – **moorula** – blastula	
2. Gastrulatsiooniperiood	Gastrula	
3. Organogeneesiperiood	Idulane ehk embrüo	
4. Looteperiood	Loode ehk feetus	
Sünd		
C. Sünnijärgne areng:		
1. Vastsündinuperiood	varss, **vasikas**, tall, põrsas	
2. Imikuperiood		
3. Noorloomaperiood	Sälg (noorhobune), **mullikas**, noorlammas, kesik	
4. Puberteediperiood		
5. Täiskasvanuperiood	Mära, täkk, ruun; **lehm**, pull, härg; utt, jäär, oinas; emis, kult, orikas	
6. Raukumisperiood		
Surm		

Joonis 2. Looma individuaalse arengu perioodid. (Orig.)

Loote-eelne arenemisetapp haarab aega sugurakkude tekkimisest kuni nende viljastumiseni ja ta jaguneb omakorda *sugurakkude paljunemise*, *kasvu*, *küpsemise* ja (isassugurakkude puhul) *ümberkujunemise perioodiks*.

Looteline arenemine koosneb *embrüonaalsest* ehk *idulaseperioodist*, mis ulatub viljastusmomendist kuni noore looma sellise arenemisastmeni, mil ta välimuselt hakkab sarnanema vanemloomadega, ja *fetaalsest* ehk *looteperioodist*, mis kestab embrüonaalse perioodi lõpust kuni sünnini. Lootelise arenemise kogupikkusest, mis kestab hobusel keskmiselt 11 kuud, veisel 9 kuud, lambal 5 kuud ja seal keskmiselt 114 päeva, langeb embrüonaalsele perioodile hobusel 2,5—3 kuud, veisel 2 kuud, lambal 6—7 nädalat ja seal 4—5 nädalat. Embrüonaalne periood jaguneb omakorda *lõigustumis-*, *gastrulatsiooni-* (idulehtede tekkimise) ja *organogeneesi-* (elundite kujunemise) *perioodiks*.

Lootejärgses eas eristatakse imetajatel järgmisi perioode:

vastsündinuperiood, mille kestel noor indiviid kohaneb sünnimomendist alanud uute toitumis-, hingamis-, kaitse-, kehatemperatuuri reguleerimise jt. tingimustega;

imikuperiood, mille kestel piim on järglase ainsaks või peamiseks toiduks ja mil järglase kasv ning arenemine sõltuvad veel suuresti emalooma laktatsioonivõimest, piima koostisest ja osaliselt ka (eriti sea puhul) emainstinktist;

noorloomaperiood, mil järglane on emalooma suhtes iseseisvunud, mil ta on lakanud kasutamast emalooma poolt ümbertöötatud toitu, kuid mille kestel ta veel pole omandanud sigimisvõimet; selle perioodi kestus varieerub vastavalt looma tõule ja söötmis- ning pidamistingimustele;

puberteedi- ehk *adolestsentsiperiood*, mille kestel toimub suguelundite ehituslik ja talitluslik väljakujunemine kui ka sekundaarsete sugutunnuste areng ja kehailme lõplik fikseerumine; puberteediperioodi lõppedes saabub looma *suguküpsus* ehk *seksuaalne matuursus*;

täiskasvanuperiood, mil looma tootmis- ja sigimisvõime on maksimaalselt välja kujunenud;

raukumisperiood, mis kaasneb produktiivsuse ja viljakuse märgatava langusega või kaoga.

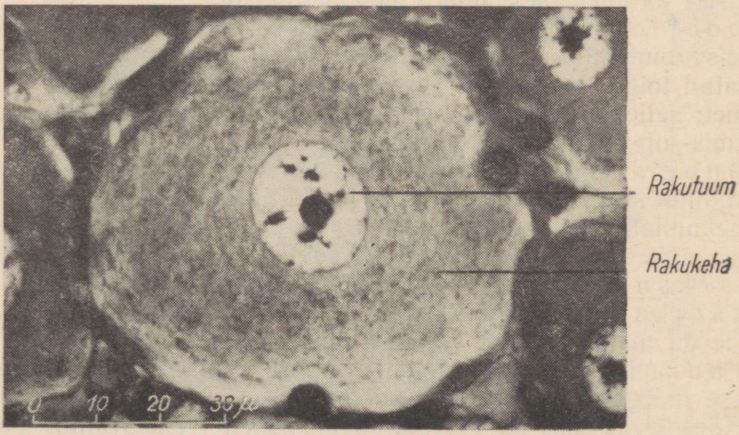
Käesolevas töös on arvestatud peamiselt täiskasvanud loomade keha ehitust ja talitlust.

LOOMORGANISMIS ESINEVATE KOE-ELEMENTIDE, KUDEDE JA KEEMILISTE AINETE RÜHMADE ISELOOMUSTUS; TOPOGRAAFILISED MÕISTED JA ORGANITE EHITUSPRINTSIIP

KOE-ELEMENDID

Rakk (*cellula*)

Rakkudeks nimetatakse mikroskoopilisi elusaine osakesi, mis, olles üksteisest piirikihi kaudu eraldatud, koosnevad tsentraalse paigutusega kerajast või ovaalsest tuumast (*nucleus*) ja seda



Joonis 3. Loomne rakk. Mikrofoto. (Orig.) Näha tsentraalse asendiga heledam ovaalne rakutuum ja seda ümbritsev rakukeha.

väljastpoolt ümbritsevast rakukehast ehk tsütoplasmast (joonis 3). Nii üks kui teine moodustub valkainetest, rasvadest, lipoididest, süsivesikutest, sooladest, fermentidest ja veest. Rakku moodustavate keemiliste ainete kaaluline vahekord ja vastavalt sellele ka raku keemilised ja füüsikalised omadused muutu-

vad alatasa raku kogu elutsükli kestel. Sama kehtib ka raku morfoloogiliste koostisosade kohta.

Elusaine osakestena on rakkudele omane ainevahetus. Imendunud toitainetest sünteesivad nad endataolise elusaine ja mitmesugused rakust eemalduvad või rakus ajutiselt säilitatavad produktid. Ainevahetuse ülesehituslike ehk assimilatoorsete protsesside ülekaalu ajal (noores eas) rakk kasvab ja teatavasse ikka jõudes sigib ta sel teel, et ühest rakust tekivad jagunemise teel kaks tütarrakku.

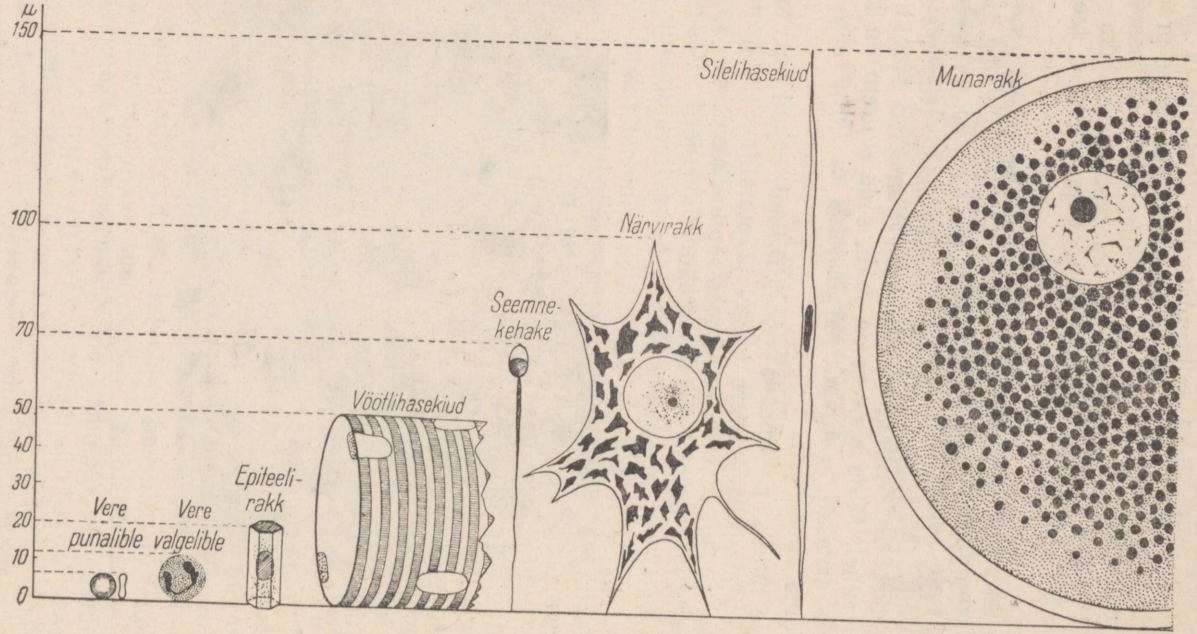
Raku *suurus* ja *kuju* on väga mitmekesised (joonis 4). Kõige suurematel rakkudel (valminud emassugurakkudel ja seljaaju ventraalsete sarvede ganglionirakkudel) ulatub diameeter kuni 150 mikronini ja kõige väiksematel rakkudel (lümfotsüütidel) umbes 5 mikronini. Enamiku rakkude diameeter kõigub 10 ja 30 mikroni vahel. Mida suurem on rakk, seda suurem on ka tema tuum. Välja arvatud teatavad närvirakud, ei sõltu raku suurus üldiselt looma suurusest.

Veres ja lümfis passiivselt edasiliikuvad rakud on tavaliselt kera- või kettakujulised (vere valge- ja punalibled). Tihedalt üksteise vastas seisvad rakud (näiteks epiteelkoes) on kandilised, lihaskiud piklikud ja paljud närvirakud harulised. Tuuma kuju on vähem varieeruv ja raku väliskujust sageli sõltumatu.

Ka *ea* ehk *elu kestuse* suhtes erinevad rakud üksteisest väga ulatuslikult. Peensoole epiteeli rakkude iga ulatub üksnes paari päevani, naha epiteeli (epidermise) rakkude iga paari nädalani, vere punaliblede iga 1 kuni 3 kuuni ja sidekoe rakkude iga mõne aastani. Närvirakkude ja vööt- ning südame lihaskiudude iga aga võrdub looma vanusega: loote- või noorloomaeas tekkinult elavad nad kuni vastava looma surmani. Keha välispinnalt eemalduvad surnud rakud kõõmana, sooles satuvad nad osaliselt küümusesse ja keha sisemuses lammutatakse ja seeditakse nad kas naaberrakkude või spetsiaalsete õgirakkude — makrofaagide poolt.

Rakukehas on vastava tehnilise ettevalmistamise puhul nähtavad mitmesugused koostisosad. Nendest nimetatakse selliseid, mis esinevad peaaegu kõikides rakkudes ja mis aktiivselt võtavad osa raku ainevahetusprotsessidest, *raku organoidideks*; siia kuuluvad *mitokondrid* ehk *kondriosoomid*, *Golgi aparaat* ja *rakutsenter* (joonis 5).

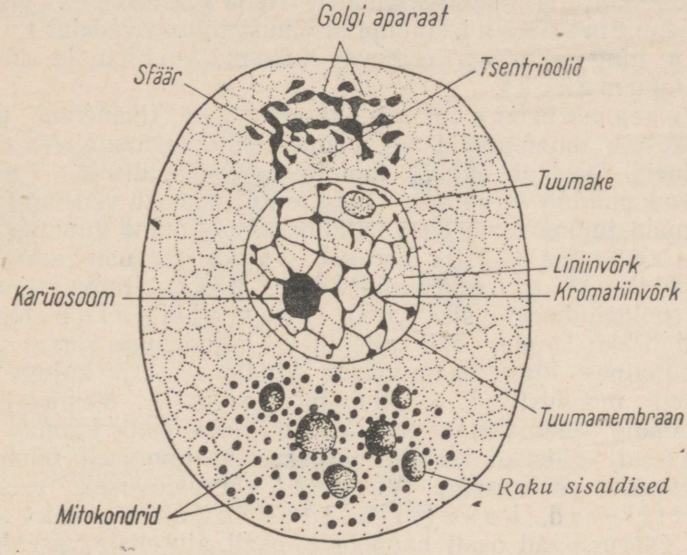
Mitokondrid esinevad rakkudes kas hajutatud niidikeste, kepikeste või terakeste kujul. Viimaste arv ja kuju võivad rakus hõlpsasti muutuda. Mitokondrite ehk kondriosoomide kogumikku rakus nimetatakse *kondrioomiks*. *Golgi aparaat* ehk *raku sisevõrk* esineb kõige tavalisemalt tuumalähedase kanalite võrguna, harvemini üksikutest teradest või niitidest koosnevana. Nagu mitokondridki, koosneb ta lipoididest ja valkudest ning on tihedasti seotud rakusiseste ainevahetus-, eriti aga adsorptsiooniprotsessidega. *Rakutsenter* koosneb ühest või kahest terake-



Joonis 4. Loomsete rakkude kuju ja suurus võrdlevalt. (O r i g.)

sest — tsentrioolist — ja neid ümbritsevast heledast (sisaldistevabast) tsütoplasmast — sfäärist.

Organoidide kõrval leidub rakukehas mitmesuguseid sisaldisi, mis on siia ladestunud ainevahetusproduktidena erinevaks ajaks. Vastavalt iseloomule jagunevad rakusisaldised troofilisteks ehk toitesisaldisteks (rasv-, glükogeen- ja lipoidsisaldised), eritus- ehk ekskretoorseteks sisaldisteks (kusihappesoolad, sapivärvained jt.), nõre- ehk sekretoorseteks sisaldisteks (näärmerakkudes tekki-



Joonis 5. Raku ehituse skeem.

vad nõretilgakesed ehk -terakesed), pigmentsisaldisteks ja mittespetsiifilisteks sisaldisteks. Lisaks nimetatuile leiduvad üksikutes rakuliikides või rakutaolistes moodustistes teatavas arenemisastmes tekkinud metaplasmalised moodustised, mis on tihedalt seotud rakkude talitlusega. Metaplasmalisteks moodustisteks on naha epiteeli (epidermise) rakkudes leiduvad tonofibrillid, lihaskiudude müofibrillid ja närvirakkudes ning närvikiududes paiknevad neurofibrillid.

Ainevahetus, jagunemine, regeneratsioon ja kasv toimuvad üksnes terviklikus rakus, mis sisaldab ka tuuma. Olles alalises vastastikuses mõjustuses rakukehaga, võtab tuum osa raku kõikidest eluavaldustest. Imetajail on tuumata vaid vere täiskasvanud punalibled. Kuigi punalibled hapniku transportijatena täidavad organismis olulist ülesannet, puudub neil paljunemisvõime ja nende iga piirdub vaid väheste nädalatega. Amööb, kellelt tuum

on kunstlikult kõrvaldatud, haarab veel toitu, kuid seedida seda enam ei suuda ja hukkub peatselt.

Igas loomses rakus on tavaliselt üksainus tuum. Erandlikult võib tuumi leiduda kaks või rohkem. Rakus asetseb tuum karakteerselt kindlas paigas (tavaliselt tsentraalselt). Nii näiteks valgeliblede ühes liigis — suures lümfotsüüdis — asetseb tuum alati ekstsentriliselt, suurele lümfotsüüdile suuruses ja ehituses mitmeti sarnanevas monotsüüdis aga paikneb tuum tsentraalselt.

Tuuma suurus on väga erinev, kuid teatava rakuliigi piirides on tuuma ja rakukeha mahuline suhe enam-vähem ühesugune.

Ehituslikult eristatakse tuumas teda rakukehast eraldavat tuumamembraani, tuuma sisemust täitvat vedelat tuumamahla ning viimases esinevat tuumavõrku ja ühte või kahte tuumakest.

Tuumamembraan on tuumamahla tihenenud piirkiht, mis tõkestab tuumamahla segunemist tsütoplasmaga. Mitmesuguseid aineid laseb ta endast läbi üksnes valikuliselt. Tuumamahlal puudub struktuur. Olles tsütoplasmast vedelam, voolab tuumamahl tuumamembraani katkitorkamise puhul tuumast välja. Tuumavõrgu niidistik koosneb nõrgalt värvustuvast akromaatilisest ainest; niidistikuga liituvad tugevasti värvustuva (nukleiinhapet sisaldava) kromatiinaine terad või kängud. Raku kaudse ehk mitootilise jagunemise korral tekivad kromatiinainest liigiti enam-vähem kindla arvu ja kujuga värvilembesed moodustised — kromosoomid. Vastavalt raku talitluslikule seisundile muutub kromatiinaine hulk tuumas. Tuumakesed erinevad kromatiinitükikestest tavaliselt ümara kuju ja tugevama suurusega. Vastavalt värvustuvusele eristatakse oksüfiilseid, basofiilseid ja segatuumakesi. Viimased värvustuvad osalt happeliste, osalt aluseliste värvidega.

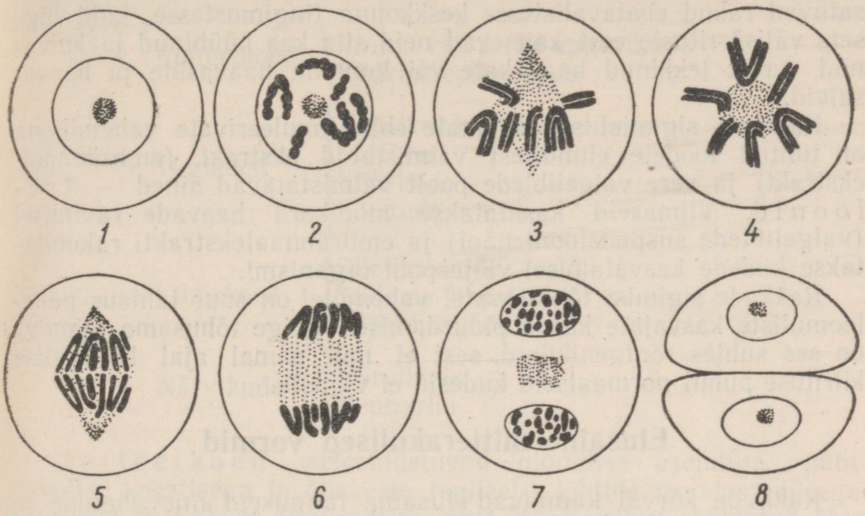
Rakud sigivad kahel teel: tavalisemalt kaudse ehk mitootilise jagunemise kaudu ja harvemini otsese ehk amitootilise jagunemise teel.

Mitoosi ehk karüokineesi puhul tekivad keerukad muutused niihästi tuumas kui ka rakukehas: tavaline tuum läheb sel puhul kaotsi, kusjuures tuumaainest ja rakukehast tekib uus moodustis — mitoosifiguur. Mitoosiprotsessis eristatakse alajaotustena profaasi, metafaasi, anafaasi ja telofaasi (joonis 6).

Profaasi (mitoosi algusfaasi) kestel tuum pundub, kromatiinaine hulk kasvab, kromatiinitükikestest ja -terakestest kujunevad algul puntrasse koondunud niidid ja viimastest hiljem kindla kujuga kehakesed — kromosoomid, tuumake lahustub ja faasi lõpuks kaob ka tuumamembraan. Samal ajal tsentrioolid eemalduvad üksteisest ja nende vahele ilmub protoplasmaniidikestest moodustuv mitoosi kääv.

Metafaasi puhul koonduvad kromosoomid ainsale, kääve keskkohal asetsevale ja kääviga perpendikulaarselt paiknevale pinnale, moodustades siin ekvatoriaalplaadi ehk ema-

tähe. Tähte meenutab ekvatoriaalplaat siis, kui talle vaadata rakupooluste poolt. Ühtlasi toimub metafaasis ka kromosoomide pikipooldumine, mille tagajärjel nende arv kahekordistub. Mõnikord algab kromosoomide pooldumine juba profaasi lõpul.



Joonis 6. Raku mitootilise jagunemise skeem. (Makarovi järgi.)

1 — interfaas; *2* — profaas; *3* — metafaas (küljelt vaadatuna); *4* — metafaas (pooluselt vaadatuna); *5* — varajane anafaas; *6* — hiline anafaas; *7* — telofaas; *8* — interfaas.

Anafaasis rändavad lõhestumise teel tekkinud kromosoomide pooled kumbki eri pooluse suunas. Et siin tähti meenutavaid kromosoomide rühmi on kaks, siis nimetatakse anafaasi ka tütartähtede staadiumiks. Käävi kummagi pooluse juurde koondub anafaasi lõpul kromosoome võrdses arvus ja ühesuguste kujuvariantidega.

Telofaasis toimuvad profaasiga võrreldes vastupidised muutused: kromosoomid asenduvad uuesti kromatiinniidikestega ja viimased kromatiinitükikestega, kääv kaob, tuumake ja tuumamembraan ilmuvad uuesti ning rakukeha samal ajal toimuva pooleksnöördumise teel tekivad endise raku asemele kaks rakku. Kogu mitoosiprotsess kestab keskmiselt paar tundi.

Amitoosi puhul toimub rakukeha ja tuuma pooleksnöördumine ilma tuuma- ja rakukehasiseste struktuursete muutusteta.

Rakkude sigimine ning sellega seoses kudede ja organite kasv võib toimuda üksnes teatavates tingimustes — kindla temperatuuri, keskkonna kindla reaktsiooni ja hapniku teatava hulga olemasolu korral. Üksikasjus võivad need nõuded eri rakuliikidel erineda. Nii näiteks on enamikul keharakkudel optimaalseks sigi-

mistemperatuuriks kehatemperatuur; silma sarvkesta epiteelirakud, mis püsivalt kokku puutuvad suhteliselt madalama välistemperatuuriga, paljunevad märgatavalt madalamas temperatuuris. Isassugurakkude paljunemiseks on vajalik 2—5 kraadi võrra kehatemperatuurist madalam soojuskraad. Haavade pinnal ja naabruses satuvad rakud ebatavalistesse keskkonna tingimustesse, kuid liigsete välisärrituste eest kaitsevad neid siin kas hüübinud ja kuivanud verest tekkinud haavakate või kunstlik haavaside ja haavasalvid.

Rakkude sigimist soodustavate ehk stimuleerivate vahenditena on tuntud loodete elunditest valmistatud ekstrakt (embrüonaalekstrakt) ja vere valgeliblede poolt valmistatavad ained — *trefoonid*. Viimaseid kasutatakse mõnikord haavade ravimisel (valgeliblede suspensiooni näol) ja embrüonaalekstrakti rakendatakse kudede kasvatamisel väljaspool organismi.

Rakkude sigimist tõkestavatel vahenditel on suur tähtsus pahaloomuliste kasvajate kasvu pidurdamisel. Kõige tõhusama toimega on ses suhtes röntgenikiired, sest et nad samal ajal lühiajalise kiirituse puhul normaalseid kudesid ei vigasta.

Elusaine mitterakulised vormid

Rakkude kõrval kannavad elusaine tunnuseid ainevahetuse ja kasvu näol ka mitmed teised koelised struktuurid. Viimastest seisavad rakkudele kõige lähemal nn. *sümplastid* — arvukate tuumadega varustatud tsütoplasmakogumid. Siia kuuluvad kõik vöötlihaskiud — pikad silinderjad plasmamoodustised, milledes tuumade arv võib ulatuda sadadesse. Ka südame lihaskiududel on sümplastiline ehitus: tuumadele vastavad tsütoplasma-alad pole siin üksteisest eraldatud. Harvemini võivad sümplastid esineda ka teistes kudedes (epiteel- ja sidekoes).

Väga ulatuslikult esineb mitterakuline aine organismis veel nn. *rakkudevahelise ainena*, mis on kas kujutu (amorfne), sisaldab mitmekesiseid kiude või moodustab õhukesi membraane. Rakkudevahelist ainet leidub kõige rohkem tugikoe liikides, kus ta on koe ilme peamiseks määrajaks. Rakkudevaheline aine koos koevedelikuga ja vereplasmaga moodustab organismi kogumahust ligikaudu ühe kolmandiku. Rakkudevahelise aine hulk kasvab eriti kiiresti looteeas, kuid vähemal määral jätkub tema kasv ka täiskasvanud organismis.

LOOMORGANISMI KOELINE KOOSTIS

Kudedest üldiselt

Organismi ehitusmaterjal kannab koe nimetust. Mikroskoopilisest ehitusest lähtudes nimetatakse koeks ühetaoliste ja võrdse

päritolu ning talitlusega rakkude ja rakkude vaheolluse (intertsellulaarsubstantsi) koondisi, mis mitmeti omavahel rühmitudes moodustavad *elundi* ehk *organi*.

Loomsete kudede tavalist, nende ehitusele ja talitlusele tuginevat jaotust näitab alljärgnev skeem.

Epiteelkoed	Pinna- ehk katte-epiteelkude Näärme-epiteelkude
Tugikoed	Vedelkoed (veri ja lümf) Sidekoed Kõhrkude Luukude
Lihaskoed	Silelihaskude Südame lihaskude Vöötlihaskude
Närvikude	Närvikude Neuroglia

Epiteelkoed iseloomustuvad pinnalise asendiga, puhtrakulise koostisega ja õhukeste (epiteel-) kihtide moodustamisega. Epiteelkude asetseb alati sidekoe peal ja on sellest eraldatud õhukese kile (basaalmembraani) varal. *Tugikoed* vastupidi iseloomustuvad rakkudevahelise olluse (intertsellulaarsubstantsi) rohkusega ja rakkude hajutatusega selles olluses. Koe ehitusliku iseloomu määrajaks on siin seetõttu rakkudevaheline aine. *Lihaskoed* koosnevad pikkadest kontraktsioonivõimelistest kiududest, mis on isekeskis kas otseses seoses (südame lihaskude) või mida liidab sidekude. *Närvikude* moodustub mitmekesise kujuga närvirakkudest ja närvikiududest kui ka viimaste lõpmetest. Närvikoest koosneva närvisüsteemi kaudu teostub kõikide kudede ja organite talitluse koordineerimine.

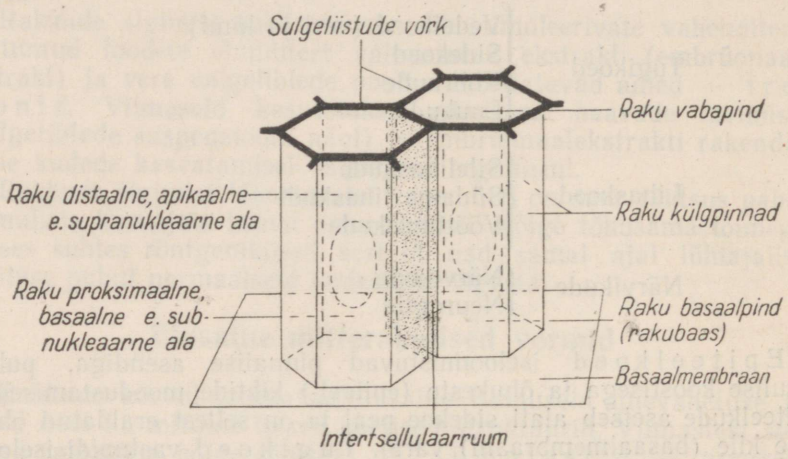
Epiteelkoed

Epiteelkoed koosnevad kandilistest rakkudest, mis on üksteisest eraldatud tavaliselt märgatavate piirjoontega. Epiteelirakkudes eristatakse *külgpindu*, millede kaudu nad naabritega kontaktis seisavad, basaalmembraani või sidekoe vastas asetsevat *basaalpinda* ja organi pinnale ulatuvat *vaba pinda*. Ka rakku ennast jaotatakse *basaalseks* ja *pindmiseks* või tuuma seisukohalt *sub-* ja *supranukleaarseks* osaks. Püramiidjates näärmerakkudes nimetatakse raku tuumapealset ala ka *tipmiseks* ehk *apikaalseks* (joonis 7).

Epiteelirakud on *polaarselt diferentseerunud* — nende mõlemal pool tuuma asetsevad pooled erinevad ehituselt.

Epiteeliraku ehituslikku polaarsust tingib tema erinev ümbrus vaba ja basaalpinna suhtes.

Omavahel seostuvad epiteelirakud tsütoplasmaliste niidikestega — rakkudevaheliste sillakestega, mitut rakku läbivate peenikeste niidikestega — tonofibrillidega või epiteeli ja sidekoe vahel asetseva kilega — basaalmembraaniga ning rakkude vabu servi ühendavate sulgeliistudega.



Joonis 7. Epiteeliraku kirjeldamisel kasutatavad topograafilised mõisted. (Orig.)

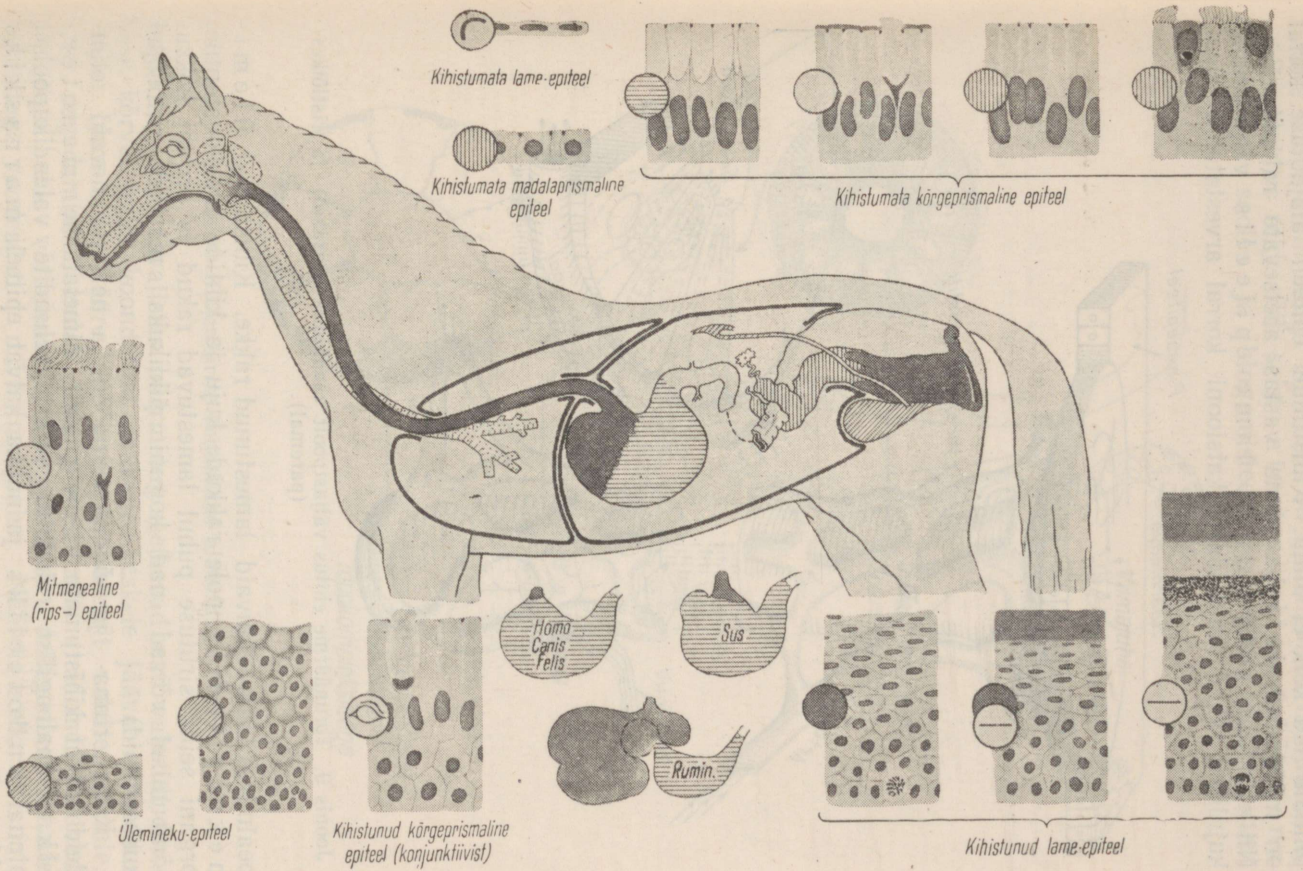
Epiteelkudede peamisteks ülesanneteks on vabade pindade katmine (pinna- ehk katte-epiteel) ja nõre valmistamine, sekretsioon (näärme-epiteel).

Katte-epiteeli jaotatakse omakorda rakkude kuju ja kihistuse alusel alljärgnevalt:

1. Kihistumata epiteel — lame, kuubiline, silindriline
2. Kihistunud epiteel — lame, silindriline, ülemineku-
3. Mitmerealine epiteel

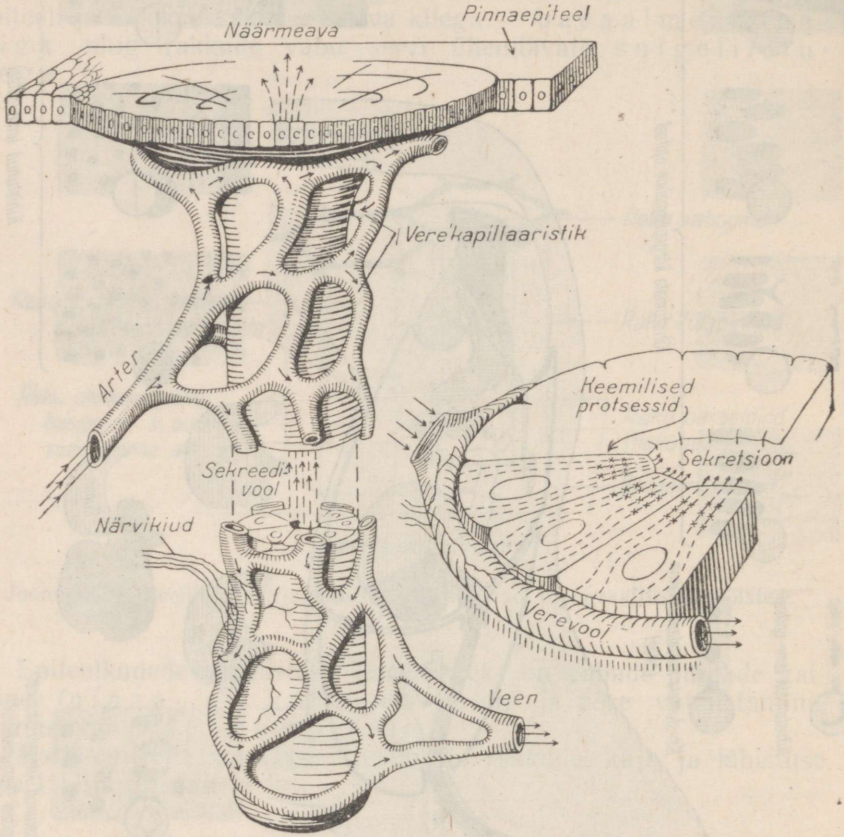
Tähendatud epiteeliliikide esinemispaiku organismis näitab joonis 8.

Kihistumata epiteelis asetsevad rakud üksteise kõrval, kihistunud epiteelis aga üksteise kõrval ja peal. Mitmerealises katte-epiteelis (esineb hingamisor-



Joonis 8. Pinnaepiteeli liigid ja nende esinemise paigad organismis. (O r i g.)

ganites) kinnituvad kõik rakud basaalmembraanile, kuid vabale pinnale nad kõik ei ulatu. Kihistunud epiteeli alajaotuse korral on mõõduandvaks vaba pinna vastas asetsevate rakkude kuju. Nii esinevad kihistunud lame-epiteelis väga mitmekujulised rakud, kuid klassifikatsiooni korral arvestatakse ainult

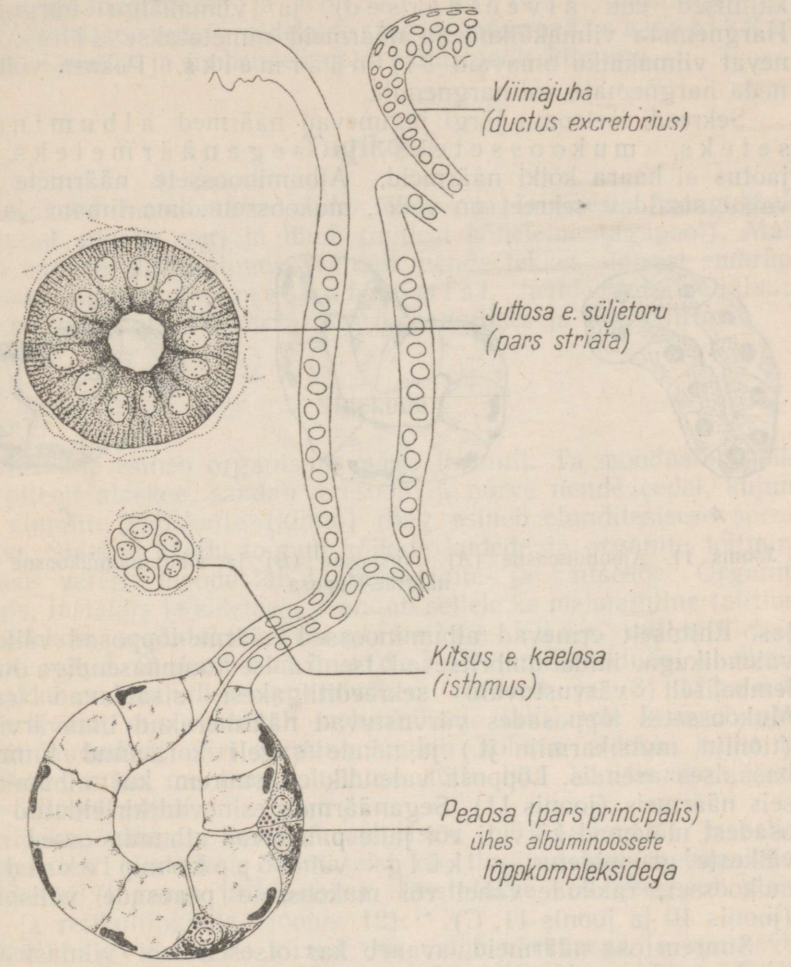


Joonis 9. Torunäärme ehitus väljastpoolt vaadatuna (vasakul) ja ristlõikes (paremal).

pealmises kihis leiduvaid lamestunud rakke. Kihistunud ülemine kuepiteelis pole rakkude kuju ja kihtide arv konstantne: organi seina sirutuse puhul lamestuvad rakud ja organi kokkutõmbumisel võivad nad koguni piklikuks muutuda (torujad kuseorganid).

Kõhu-, rinna- ja südamepaunaõõnt ja neis paiknevaid elundeid katvat kihistumata lame-epiteeli nimetatakse mesoteeliks, analoogilist rakukihti vereringeelundite valendikupoolsel pinnal endoteeliks ja nahka katvat epiteeli marraskiks ehk epidermiseks.

Näärme-epiteel moodustab sekretoorsete organite talitlust kandva koe (parenhüümi). Näärmed on epiteliaalsed moodustised. Sekretoorne rakk võib seista *ainurakulise näärmena* (karikrakud sooles ja hingamisteede epiteelis) endasugustest



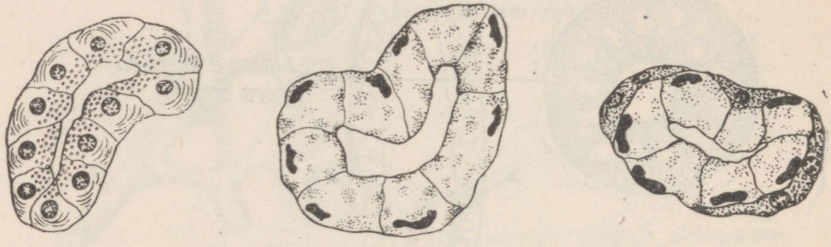
Joonis 10. Süljenäärme ehituslikud alaosad. (Orig.)

eraldatult, kuid tavalistes näärmetes asetsevad nad vahetult üksteise kõrval, olles koondunud rakkude keskele jääva valendiku ümber (joonis 9). Nääre võib avaneda otseselt vabale pinnale, kuid sagedamini ühendab teda võrsekohaga (näärmed tekivad sopististe ehk võrsetena pinnaepiteelist) mittesetserneerivate rakkudega vooderdatud *näärmejuha*. Näärme *sekretoorsed* (*pea-* ehk lõpp-) *osad* lõpevad distaalselt umbsetena.

Läbimõõdu ja ehituse alusel eristatakse näärmejuhas mõnel puhul (süljenäärmeis) veel alaosi (joonis 10).

Näärmete jaotuse alusena kasutatakse nende pea- ehk sekretoorsete osade kuju (torujad ehk tubuloossed või mullikujulised ehk alveolaarsed) ja viimakäigu hargnemist. Hargnemata viimakäikudega näärmeid nimetatakse liht-, hargnevat viimakäiku omavaid liitnäärmeiks. Peaosa võib esineda hargnemata või hargnenult.

Sekreedi iseloomu järgi jagunevad näärmed albuminoosseteks, mukoosseteks ja seganäärmeteks. See jaotus ei haara kõiki näärmeid. Albuminoossete näärmete vähe valku sisaldav sekreet on vedel, mukoossete oma limane ja niit-



A B C

Joonis 11. Albuminoosne (*A*), mukoosne (*B*) ja albuminomukoosne (*C*) näärme-lõpposa.

jas. Ehituselt erinevad albuminoossed näärme-lõpposad väiksema valendikuga, mida ümbritsevad tsentraalse tuumaasendiga happelembeliselt värvustuvaid sekreeditilgakesi sisaldavad rakud. Mukoossetes lõpposades värvustuvad näärmerakud limavärvidega (tioniin, mutsikarmiin jt.) ja nende sageli kortsunud tuum on basaalses asendis. Lõpposa valendik on suurem kui albuminoosseis näärmeis (joonis 11). Seganäärmeis esinevad kirjeldatud lõpposadest mõlemad kõrvuti või jälle paiknevad albuminoossed rakud väikeste gruppidena — külg- või lõppkompleksidena mukoossete rakkude vahel või mukoossete peaosade välispinnal (joonis 10 ja joonis 11, *C*).

Suurem osa näärmeid avaneb kas otseselt või viimasüsteemi kaudu neid moodustava epiteeli vabale pinnale, näiteks maks ja pankreas kaksteistsõrmikusse, süljenäärmed suukoopasse, higi- ja rasunäärmed nahapinnale. Niisuguseid näärmeid, millede sekreet vabaneb kas ainult peaosa või peaosa ja viimasüsteemi valendiku kaudu, nimetatakse ekskretoorseteks (avatud) näärmeteks. Teine liik — inkretoorsed näärmed — on kaotanud ühenduse võrsekohaga; näärme valendik on umbne või puudub üldse. Oma sekreedi saadavad inkreetnäärmed neid tihedalt ümbritsevatesse vere- ja lümfikapillaaridesse (kilpnääre, neerupealis jt.).

Selle järgi, kas sekretsiooni korral jääb rakk muutumatuks või eralduvad temast sekreedina osakesed või muutub kogu rakk ise sekreediks, jaotatakse näärmed merokriinseteks (süljenäärmed, pankreas, maks), apokriinseteks (piimanäärmed ja osa nahanäärmeist) ja holokriinseteks (rasunäärmed).

Näärmeisse tungiv sidekude jagab näärmed sagarikkudeks (*lobuli*) ja ümbritseb neid väljastpoolt kihnuna.

Tugikoed

Tugikoed moodustuvad side-, kõhr- ja luukoest. Arenguliselt kuuluvad siia ka veri ja lümf (millest kõneleme tagapool). Mainitud kudede ühtekuuluvus avaldub nende tekkes ühisest embrüonaalsest algmest — mesenhüümist, nende intertsellulaaraine rohkuses ning nende ühises mehaanilises ja toitetalitluses.

Sidekude

Sidekude esineb organismis väga levinult. Ta moodustab kõikjal epiteeli aluskoe, saadab veresooni ja närve nende teedel, kujundab elundite väliskatte (kihnu) ning esineb elunditesisese sõrestikuna. Sidekoe kaudu toimub kõikide kudede ja organite toitmine ja koos verega moodustab ta ühtse toite- ja kaitsekoe. Organite katteis, fastsiais ja sidemeis lisandub sellele ka mehaaniline talitlus.

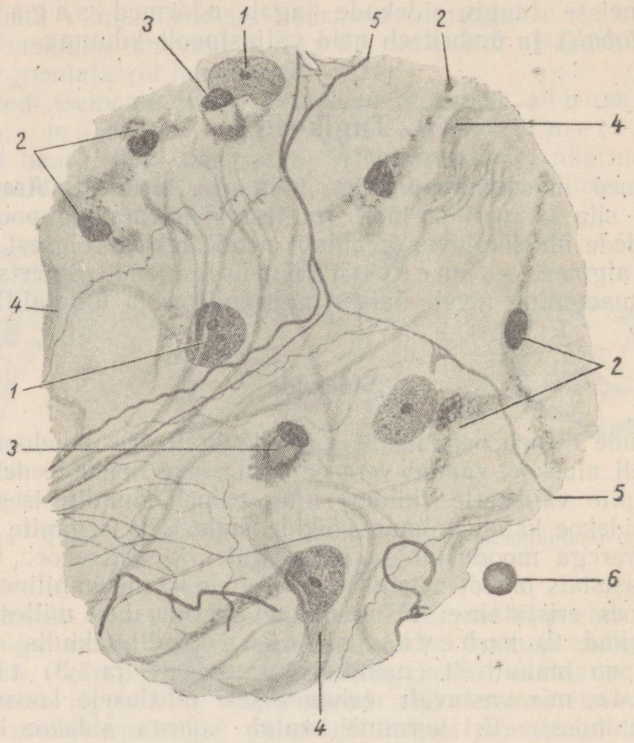
Sidekoes eristatakse: 1) retikulaarkude, milles ülekaalus on rakud, 2) kohevat sidekude, milles kiulisi elemente ja rakke on mahuliselt enam-vähem võrdselt, ja 3) tihedat sidekude, mis vastavalt mehaanilisele talitlusele koosneb peamiselt kiududest. Eri vormina kuulub koheva sidekoe hulka ka rasvkude, mida me tema olulisuse tõttu liha koostisosana vaatleme allpool eraldi.

Sidekoe vaheaine koosneb amorfsest põhiainest ja selles asetsevatest kiududest. Viimaseist on tingitud koe mehaanilised omadused (tugevus ja elastsus). Eristatakse kollageenseid, elastseid ja retikuliinkiude (joonis 12).

Kollageensed kiud on valge värvusega ja koosnevad väga peentest fibrillidest. Keetmisel kiud liimistuvad ja nõrkades hapetes ning alustes nad lahustuvad. Kollageensed kiud on peaaegu venimatud, kuid nende kandejõud on väga suur. Nad esinevad lihaseid luudele kinnitavates kõõlustes, luid ühendavates sidemetes, pärisnahas ja vähem tihedalt ka kohevas sidekoes. Kollageensetest kiududest koosnevate moodustiste (sidemete, kõõluste, naha) toiteväärtus on väike.

Elastsete ehk kollaste kiudude kandejõud on väike, nende venivus aga suur. Need isekeskis võrgukujuliselt seostunud kiud on homogeensed (fibrille ei sisalda); loomulikus koes näivad

nad läikivaina ja keetmisel püsivad nad peaaegu muutumatuina. Hulgaliselt koondunuina esinevad elastsed kiud kuklataguses sidemes ja kõhu kollaskestas. Kuklatagune side aitab pead kanda (taimtoidulised põllumajandusloomad isegi magavad üleval seisva



Joonis 12. Koheva sidekoe kiulised ja rakulised elemendid. (Maksimovi järgi.)

1 — fibrotsüüdid; *2* — histiotsüüdid; *3* — makrofaagid; *4* — kollageensed kiud; *5* — elastsed kiud; *6* — mõõtskaalana juurdejoonistatud erütrotsüüt (diameeter 7 μ).

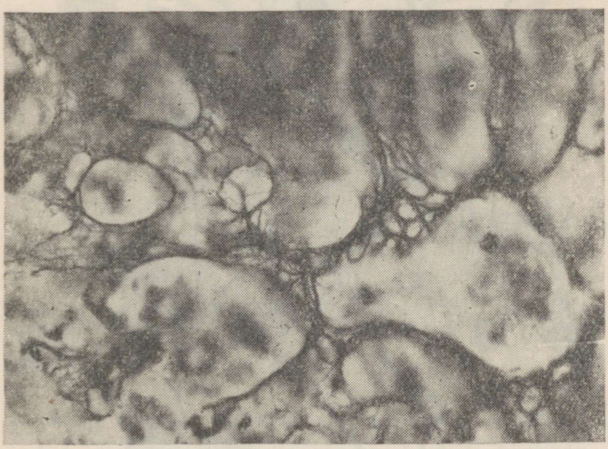
peaga), kuid samal ajal ei takista ta kaela väljasirutamist söömise ajal. Kõhu kollaskest aitab kohandada kõhu mahtu söödud toidu kogusega.

Retikuliinkiud on nähtavad mikroskoobis üksnes vastava histotehnilise ettevalmistamise (impregneerimise) korral. Neid õrnu, tihedasti võrgustunud kiude esineb kõige rikkalikumalt rakkuderikkas sidekoes ja paikades, kus sidekude kokku puutub teiste kudedega, aidates sel puhul moodustada piirmembraane (joonis 13).

Sidekoe rakulised elemendid esinevad kõige mitmekesisematena kohevas sidekoes. Siin leiduvate rakkude hulgas eris-

tatakse fibrotsüüte, histiotsüüte, kambiaalseid rakke, rasvarakke, plasmarakke ja vere valgeliblesid.

Fibrotsüüdid iseloomustuvad paikse asendiga, naabritevahelise jätketekaudse (süntsütiaalse) seosega, peeneteralist kromatiini sisaldava suure ovaalse ja nõrgalt värvustuva, 1—2 tuumakest sisaldava tuumaga ning rakupiirjoonte ähmasusega (joonis 12). Raku tsütoplasma jaguneb neis tuuma ümbritsevaks sõmerjaks endoplasmaks ja perifeerseks homogeenseks ektoplasmaks. Fibrotsüütide paljunemisvõimelised noorvormid kannavad fibroblastide nimetust. Fibroblastid võtavad osa sidekoekiudude ja amorfse põhiaine moodustamisest. Haavas kujundavad nad kiulise armkoe.

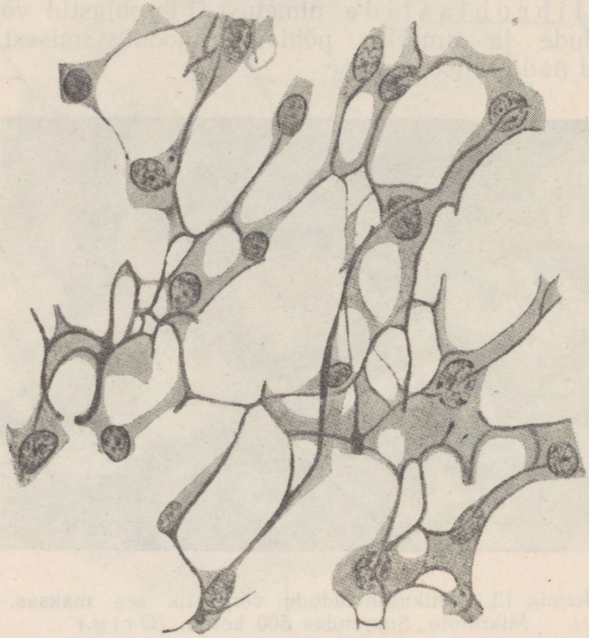


Joonis 13. Retikuliinkiudude võrgustik sea maksas. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. (Orig.)

Histiotsüüdid, polüblastid ehk puhkavad rändrakud, mis esinevad kohevas sidekoes fibrotsüütidega ligikaudu võrdses arvus, omavad vastandina viimastele väiksemat, kuid tugevamini värvustuvat ovaalset tuuma (milles tuumakesed kromatiinirohkuse tõttu on nähtamatud), tugevamini värvustuvat tsütoplasmat, selgepiiriliselt lõppevaid ümardunud jätkeid (mis ei seostu naabritega) ja arenenud fagotsütoosivõimet. Viimati mainitud omaduse varal toimivad nad organismi puhastajatena võõrkehakestest, mikroobidest, surnud rakuosadest jne. Teatavate ärrituste (eeskätt mikroobide mürgid) mõjul muutuvad nad amöboidselt liikuvaks, rändavad põletikulise kolde piirkonda, suurenevad mõnevõrra ja osutavad erilist aktiivsust fagotsütoosi näol, mida nad teostavad rakurusude suhtes. Sellistena kannavad nad makrofaagide nimetust vastandina mikrofaagidele, mis vere valgeliblede (neutrofiilsete granulotsüütide) näol on kohanenud eeskätt mikroobide õgimiseks. Organismi kaitse kõrval võtavad

histiotsüüdid osa organismi ainevahetusest, muutes eeskätt valgud organismile kergesti assimileeritavaks.

K a m b i a a l s e d r a k u d, mis asetsevad peamiselt verekapillaaride naabruses, sarnanevad kujult fibrotsüütidega, kuid erinevad neist märgatavalt väiksema tuuma poolest. Nendest diferentseerumata rakkudest kujunevad edasi arenedes mitmesugused teised sidekoerakud.



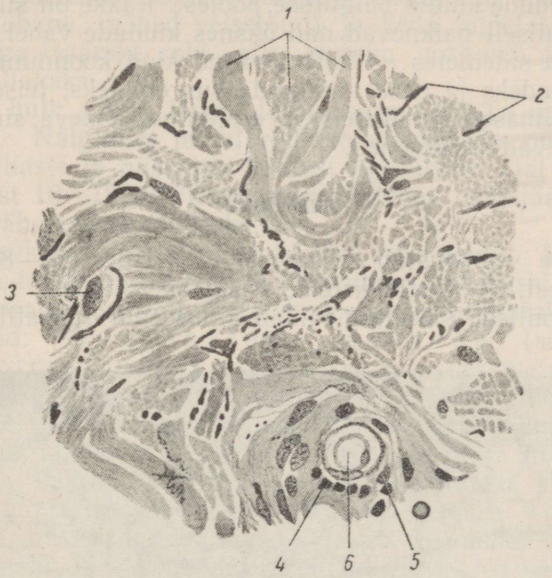
Joonis 14. Retikulaarne sidekude. (M a k s i m o v i järgi.)

R a s v a r a k u d iseloomustuvad rasvatilgakeste või ainsa, kogu rakku täitva rasvatilga sisaldamisega. Viimasel puhul esineb raku tsütoplasma õhukese kihi näol ainult rakutilga väliskattena. Rasvarakud ei kujuta endast kindlat rakuliiki, vaid nad on erinevate sidekoerakkude (kambiaalsed rakud, histiotsüüdid, retikulaarkoe rakud) funktsionaalseks vormiks, tekkides rikkaliku toitumise korral ja minnes kehvema toitumise puhul rasva kaotades tagasi endiseks rakuvormiks.

P l a s m a r a k u d leiduvad sidekoes vähem konstantselt ja kui leiduvad, siis lümfotsüütide, histiotsüütide või monotsüütide naabruses, millest nad (eriti põletikuliste protsesside puhul) arenevad. Nende kängulist (mõnikord kodarjalt asetsevat) kromatiini sisaldav tuum paikneb rakus ekstsentriliselt ja selle naabruses leidub sageli poolkuujas heledamalt värvustuv tsütoplasma-ala.

Plasmarakkude tsütoplasma värvustub baasiliste värvidega (basofiilselt).

Vere rakulistest elementidest leiduvad sidekoes kõige sagedamini lümfotsüüdid ja neutrofiilsed granulotsüüdid.



Joonis 15. Tihe sidekude. (Maksimovi järgi.)

1 — erisuunalised kollageensete kiudude kimbud; *2* — elastsed kiud; *3* — fibrotsüüt; *4* — väikesed lümfotsüüdid; *5* — diferentseerumata mesenhüümrakk; *6* — veresoon.

Retikulaarne sidekude koosneb võrgutaoliselt ühinenud rakkudest ja retikuliinkiududest. Viimased paiknevad siin osaliselt raku tsütoplasmas (joonis 14). Retikulaarkude leidub mao ja soole limaskestas ja teistes elundites, eriti aga vereloome-elundites: lümfisõlmedes, põrnas ja luuüdis. Retikulaarse sidekoe rakud koguvad oma kehasse võõraid aineid ja patogeenseid mikroobe. Ümbritsevast võrgustikust vabanedes muutuvad siinsed rakud, nagu histiotsüüdidki, iseseisvalt liikuvateks ja organismi puhastavateks makrofaagideks. Analoogiliste bioloogiliste omadustega on ka maksa, neerupealiste ja luuüdi kapillaaride endoteelirakud. Viimased koos retikulaarkoega ja histiotsüütidega moodustavad makrofaagide ehk retikuloendoteliaalsüsteemi, mis (närvisüsteemi juhtimisel) teostab organismi kaitset, eeskätt nakkuste suhtes.

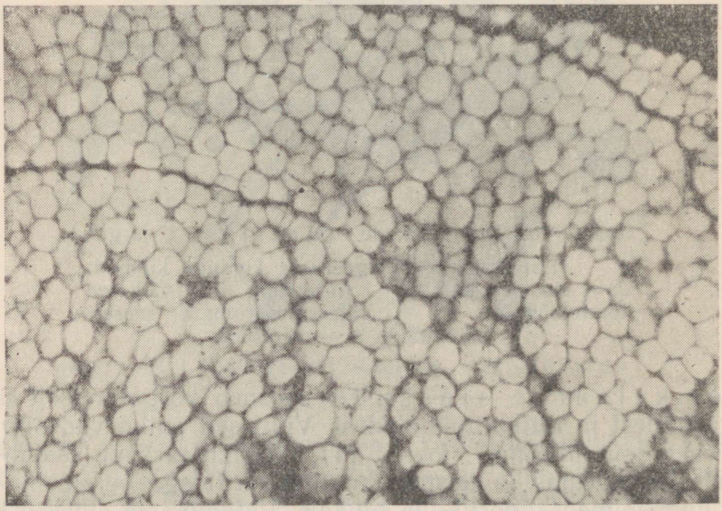
Kohev sidekude koosneb struktuurita põhiaines paiknevatest väga erineva suunaga peentest kollageensetest ja elastsetest

kiududest, millede vahel asetsevad suurel arvul eespool iseloomustatud rakuliigid. Selle koe näidetena mainime naha liikumist võimaldavat alusnahka ehk subkuutist (joonis 12), organitevahelist sidekude jne.

Tihe sidekude erineb kohevast sidekoest kiudude ülekaalu ja kiudude kindla paigutuse poolest. Rakke on siin suhteliselt vähe ja tavaliselt paiknevad nad üksnes kiudude vahel (joonis 15). Kõõlustes ja sidemetes on kollageensed kiud koondunud paralleelseteks kimpudeks ja need omakorda suuremateks, teise järgu kimpudeks. Viimased on üksteisest eraldatud koheva sidekoe varal, milles kulgevad veresooned.

Rasvkude

Rasvkude moodustub suurtest (diameeter 50—80 mikronit) ümmargustest, tihedasti üksteise vastu asetsevatest rasvarakkudest, millede sisemust täidab ainus suur rasvatilk ja millede



Joonis 16. Rasvkude. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)

tsütoplasma on ühes tuumaga tõrjutud raku välispinnale (joonis 16). Veresoonterikas kohevakiuline sidekude jagab rasvkoe sagarikkudeks ja tungib vähesel määral ka üksikute rakkude vahele.

Rasvkoe konsistents sõltub temas leiduva rasva keemilisest koostisest — steariin-, palmitiin- ja oleiinhappe hulgalisest vahekorrast rasvas. Lambarasv on välistemperatuuris kõrge steariinhappesisalduse tõttu väga tahke. Hobuse- ja searasvas seevastu on steariinhapet suhteliselt vähem ja oleiinhapet rohkem, mistõttu

hobuse ja sea rasvkude on märgatavalt pehmem. Eriti kõrge on oleiinhappesisaldus lindude (hane-) rasvas, mille tõttu hanerasv näib õlitaolisena. Kehatemperatuuris on kõikide loomade rasval vedel konsistents.

Palmitiinhape on kollase värvaine — karotiini (A-provitamiini) lahustajaks. Loomadel, kellede rasvkude rikkalikult sisaldab palmitiinhapet (hobune, mõned veisetõud) ja keda toidetakse karotiinirikka söödaga (värske rohi, silo, punane porgand jt.), muutub rasvkude kollakaks.

Rasvkoe hulk sõltub looma toitumiskraadist. Ta on keha energiareserviks. Nälgimise puhul võib loom kaotada oma rasvkoest kuni 95%, lihaste ja näärmete kaalust aga samal ajal 40—50% ja luude kaalust 10—12%. Üksnes närvisüsteemi kaal jääb nälgimise ajal enam-vähem muutumatuks.

Kuigi rasvkude võib tekkida kõikjal, kus leidub kohevakiulist sidekude, on tema ulatuslikumad esinemispaigad siiski seotud teatavate kehaosadega. Põllumajandusloomadel eristatakse järgmisi rasvadepoosid: 1) nahaalune rasvkude (seal pekk); 2) kõhukelmealune rasvkude koos keskmete ja rasviku rasvkoega; kõige arenenumalt esineb see rasvkoe depoo seal ja mäletsejalistel neerude piirkonnas ning hobusel kõhuseina ventraalses ja külgmistes alades; 3) rinnakelmealune rasvkude, mida hulgalisemalt esineb üksnes rinnaku piirkonnas ja keskseinandis (eriti selle südame-eelses osas); 4) vaagna rasvkude, mis vaagnaelundeid ümbritsedes läheb päraku piirkonnas üle nahaaluseks rasvkoeks; 5) silmakoopa- ehk periorbitaal-rasvkude; see kaob esimesena looma alatoitumuse või haiguse puhul, mille tagajärjel silmad näivad sisselangenutena.

Lisaks mainitud rasvkoe lademetele leidub mäletsejalistel rinnaku ja rinnalihaste vahel rinnakurasvana rasvkoega tihedasti läbikasvanud paks kiulise sidekoe kiht ja kastreeritud isasloomadel (härgadel ja oinastel) munandikoti- ehk skrotaalrasv. Teatavatel lambatõugudel deponeerub rasvkude sabasse või tuharaisse.

Kõige ulatuslikumalt areneb rasvkude seal, ja rasva lisandumine jätkub siin kuni 4. või 5. eluaastani. Niihästi nahaaluse kui ka kõhukelmealuse rasvkoe (ploomirasva) kihi paksus ulatub nuumatud loomal mitme sentimeetrini.

Peekonisigadel püütakse rasvkude arendada mitte niivõrd rasvkoe tavalistes depoopaikades kui kogu lihastikus, sest rasvkoega ühtlaselt läbikasvanud lihastik on lihana märgatavalt maitsvam. Rasvkoega tihedasti läbikasvanud lihastel on ristlõikes marmorjas ilme. Lihaste marmorjaks muutumist taotletakse sigade kõrval ka teiste lihaloomade nuumamise puhul.

Toetuslikku talitlust kandev kõhrkude esineb lõikekonsistentsi omava soontevaba tugikoeliigina kõhredeks nimetatavates organites, olles neis (välja arvatud liigesekõhred) pinnalt kaetud sidekiulise kestaga — perikondri ehk kõhreümbrisega. Kõhrkude koosneb põhiainest ehk intertsellulaarsubstantsist ja selles asetsevatest kõhrerakkudest ehk kondrotsüütidest. Nagu tugikoes tavaliselt, nii ka siin on koe lähema ilme määrajaks põhiaine; selle ehituse alusel eristatakse kõhrkoe kolme alaliiki: 1) hüaliinset ehk klaaskõhrkude, 2) elastset kõhrkude ja 3) fibroosset ehk kiudkõhrkude. Kaks viimast erinevad homogeenset põhiainet omavast hüaliinkõhrest üksnes elastsete või kollageensete kiudude sisaldusega (tahvel I).

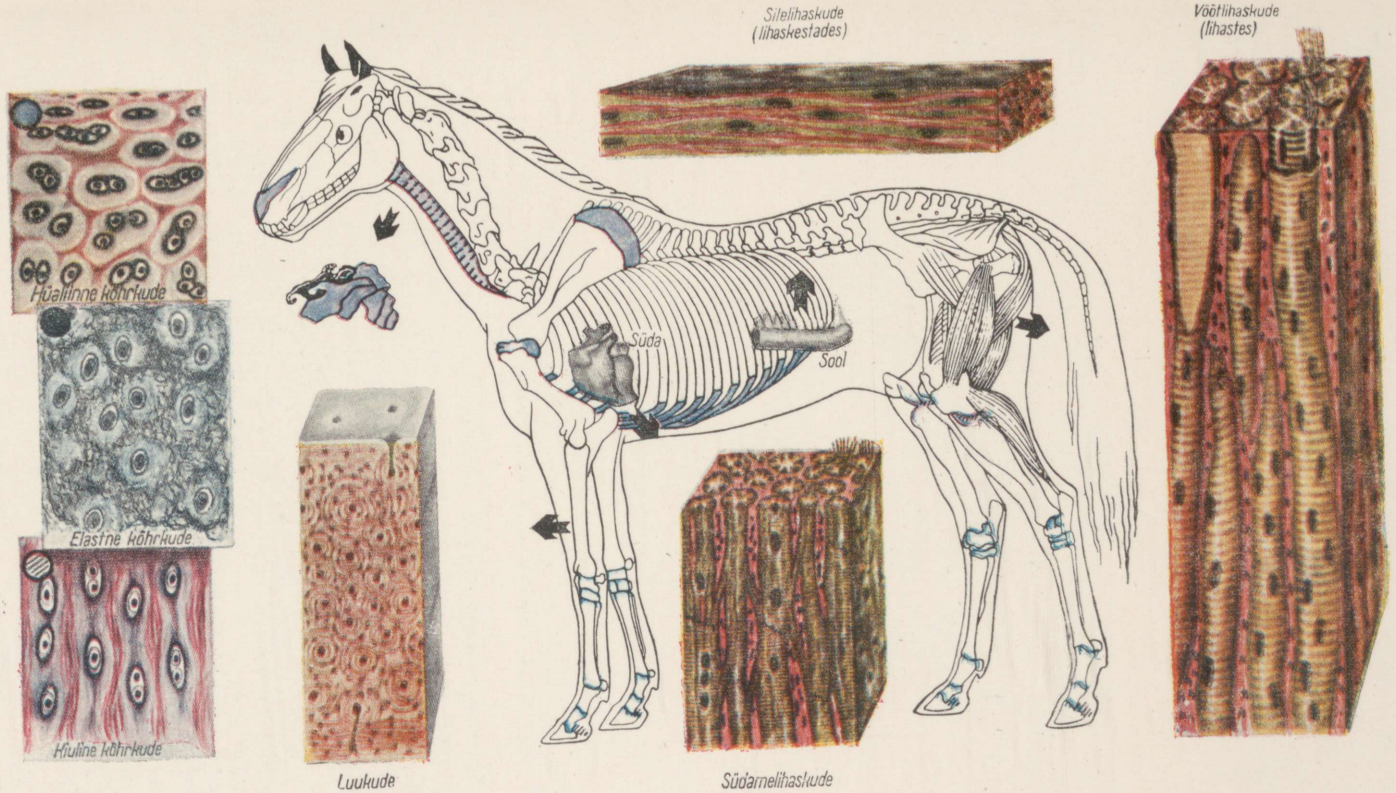
Hüaliinne kõhrkude on läbipaistev, klaasjas, sinakatooniline, painduv, keetmisel liimistuv substants, mis kuivades kollakaks sarvjaks massiks muutub. Tema põhiaine sisaldab kõhrerakkude «elamutena» umbseid, kondrotsüütidele kujult ja suuruselt vastavaid ruume — kõhreõõsi. Viimaseid vahetult ümbritsev põhiaine erineb enamasti valguse murdmise võimelt ja värvuselt tavalisest põhiainest, moodustades õhukesi kõhrekihne. Kõhre sügavamates kihtides esineb värvustuvuse tugevuse alusel märgatav territoriaalsus; baasiliste värvidega nõrgalt värvustuvas või koguni atsidofiilses põhiaines — interterritoriaalses ehk interglobulaarses substantsis esinevad üksteisest eraldatuina väikesi rakugruppe haaravad, baasiliste värvidega tugevamalt värvustuvad ümarad või polüeedrilised alad — rakuõued, rakuterritooriumid ehk kondronid (joonis 17).

Hüaliinse kõhrkoe põhiaine sisaldab arvukaid kollageenseid fibrille, mis tavalises preparaadis on nähtamatud seetõttu, et nad sideollusega võrdset valguse murdmise võimet omavad. Kõhre pindmistes kihtides kulgevad fibrillid välispinnaga paralleelselt, sügavamal aga muutub nende suund eelmistega enam-vähem perpendikulaarseks. Vere- ja lümfisooned kõhrkoes puuduvad. Kõhrkude toitub perikondri ja liigesekõhredes sünoovia kaudu osmoosi teel.

Kõhrerakud ehk kondrotsüüdid asetsevad naabritega seostumatult kõhrkoe põhiaines, täites elavas kõhres kõhreõõsi üleni. Fikseeritud preparaatides näeme neid sageli kortsumise tõttu kihnust eemaldatuina ja lõigus kõhreõõnest väljalangenuina. Rakkude kuju on mitmekesine: kõhre pinna läheduses on nad lamedad, sügavamal aga muutuvad nad algul ümaraks ja siis uuesti lamedaks pikiteljega välispinnale perpendikulaarselt.

Kõhre sügavamates kihtides on ühise päritoluga rakud rühmitunud isekeskis isogeenseteks gruppideks.

Kõhrerakud paljunevad üksnes kasvavas (noores) kõhrkoes.

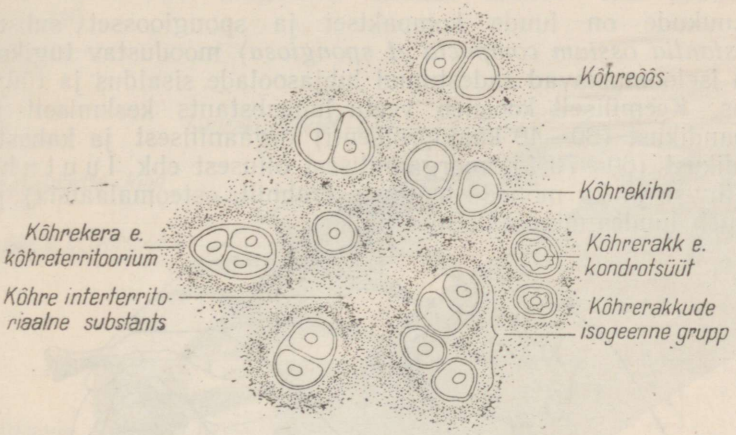


Kõhr-, luu- ja lihaskoeliikide histoloogiline ehitus. (Orig.)

TAHVEL I.

Kasvu lõpetanud kõhres ei uuene kondrotsüüdid enam, vaid nad püsivad kõhreõõntesse fikseerituina kuni oma surmani.

Kõhrkude kasvab kahel viisil: juba tekkinud koemassi suurenemisega kõikides tema osades (interstitsiaalne kasv) ja uute kõhremasside lisandumisega kõhre pinnalt perikondri kaudu (kasv apositsiooni ehk pealistumise teel). Interstitsiaalse kasvu puhul paljuneb põhiaine iga raku ümber, mille tagajärjel kõhrerakud üksteisest kord-korralt eemalduvad.



Joonis 17. Hüaliinkõhrkoe mikropilt. (Orig.)

Kõhrkude pole regeneratsioonivõimeline, küll aga on seda kõhr organina, sest vigastuse korral kaotsiläinud kõhresubstantsi suudab uue kõhrkoega asendada üksnes kõhrkude väljast kattev kest — perikonder.

Elastne kõhrkude on kollaka värvusega, väga painduv ja vetruv, läbipaistmatu ning ta erineb ehituselt hüaliinkõhrest ainult põhiaines leiduvate elastsete kiudude võrgu poolest. Elastne võrk tiheneb ja ta kiud jämenevad kõhre sügavamates osades.

Fibroosne ehk kiudkõhrkude on kõhr- ja sidekoe vaheline üleminekuvorm, milles tihedalt paiknevate kollageensete kimpude vahel leidub homogeenset (hüaliinset) kõhresubstantsi üksnes eraldunud saarekestena või vöötidena. Makroskoopiliselt on ta kõõlusja ilmega ja valge värvusega.

Kõhrkoeliikide esinemispaigad. Hüaliinsest kõhrkoest koosneb selgroogsete esmane toes; täiskasvanud loomas moodustuvad temast liigese-, roide- ja ninakõhred, kõrisõlme kilp- ja sõrmuskõhr ning osa pilkkõhrest, kõrirõngad, suuremate bronhide kõhretükikesed, abaluukõhr jm.

Elastne kõhrkude esineb kõrvalehe kõhres, väliskuulmekäigu kõhres, osaliselt kõrvatõrve kõhres, kõripealise kõhres, sar-

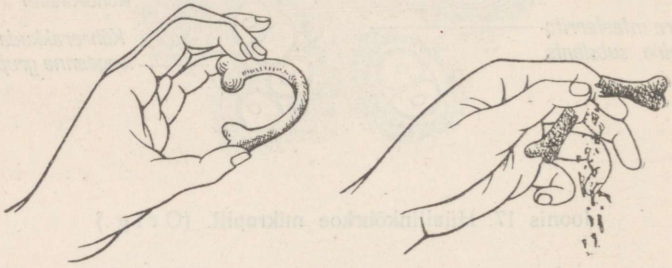
vik- ja talbkõhres, pilkkõhre häälejätketes, väikeste bronhide kõhretükikestes ja kolmanda silmalau kõhres.

Fibroossest kõhrkoest moodustuvad liigestesisesed kõhred (lõua- ja põlveliigeses), lülide vahekettad, vaagnaliidus ja hobuse kabjakõhr. Peale selle leidub teda kõõluste kõhrelistes osades ja mõnes kõõluste kinnitumise kohas luule (tahvel I).

Luukude

Luukude on luude kompaktset ja spongioosset substantsi (*substantia ossium compacta et spongiosa*) moodustav tugikoeliik, mida iseloomustavad sadestunud lubjasoolade sisaldus ja tüüpiline ehitus. Keemiliselt koosneb veetu luusubstants keskmiselt ühest kolmandikust (30—40 kaaluprotsenti) orgaanilisest ja kahest kolmandikust (60—70%) anorgaanilisest ollusest ehk luutuhast.

Tiinuse ja ka mõnede haiguste (rahhiit, osteomalaatsia) puhul väheneb luudes mineraalolluse hulk.



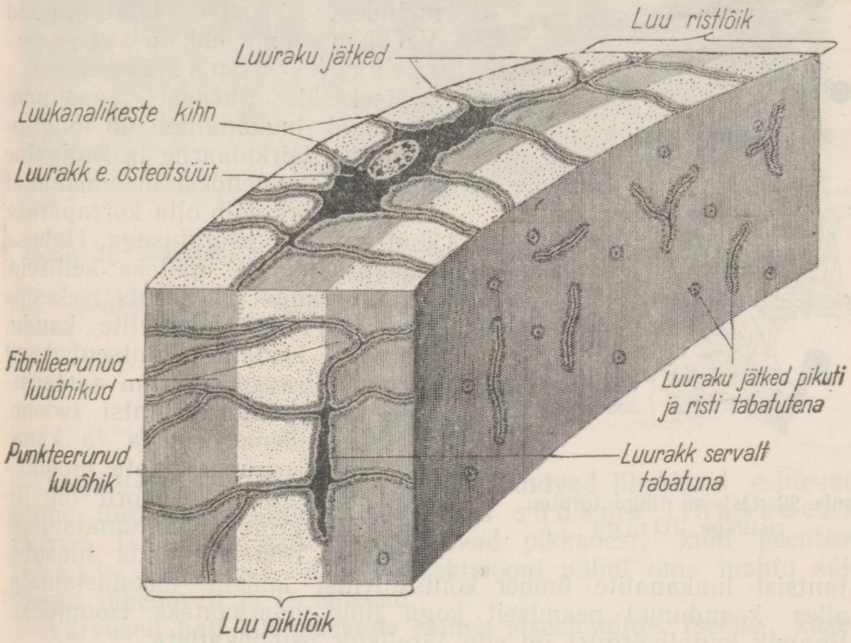
Joonis 18. Dekaltsineeritud luu (vasakul) ja kaltsineeritud ehk põletatud luu (paremal).

Kui vabastame luu nõrgas happelahuses mineraalollusest (luud lubjatustades ehk dekaltsineerides), saame luu kuju ja peenehitust säilitava painduva ning lõigatava ja keetmisel liimistuva massi — osseiini, mis koosneb fibrillidena esinevast kollageenist ja amorfsest fibrillidevahelisest mineraalsoolasid siduvast kittollusest (joonis 18). Orgaanilise olluse kõrvaldamine toimub luu põletamise (kaltsineerimise) teel. Kaltsineeritud luu (luutuhk) koosneb peamiselt kaltsiumfosfaadist ($Ca_3P_2O_8$; umbes 85%) ja -karbonaadist ($CaCO_3$; umbes 10%), vähemal määral kaltsium- ja naatriumkloriidist (kokku umbes 3%), magneesiumfosfaadist (1,5%) ja kaltsiumfluoriidist (0,3%).

Histoloogiliselt eristatakse luukoes kollageenseid fibrille sisaldavat kaltsifitseerunud põhiollust ja selles asetsevaid luurakke ehk osteotsüüte. Nagu tugikoes tavaliselt, nii on ka siin koe lähema ilme määrajaks põhiollus.

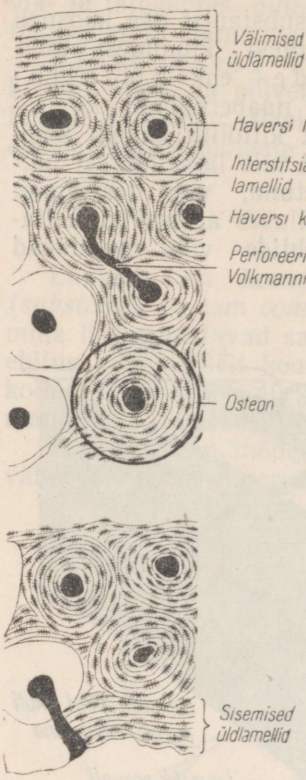
Luukude on täiskasvanul lamellaarse ehk õhikulise

ehitusega. Iga 3—10 mikroni paksusega luusubstantsi osa koosneb enam-vähem paralleelselt kulgevatest peentest kiududest ühes nendevahelise homogeense lubjastunud side- ehk kittollusega. Väheste kiudude kaudu seostuvad naaberõhikud ka isekeskis. Et põhiollus (kitsamas mõttes) ehk kittollus esineb kogu luusubstantsi ulatuses homogeensena, siis ei tule lamellaarset luukude kujutleda üksikõhikutest kokkuliidetuna, vaid tervikuna. Lamellaarsus tekib üksnes sellest, et põhiolluses asetsevad kollageensed kiud oma kulgemise suunda kihtide viisi muudavad (joonis 19).



Joonis 19. Luuõhikud ja luurakk skeemiliselt. (Nemilovi järgi.)

Lamellidel on luu kompaktses olluses enamasti kontsentriline paigutus, kusjuures nad haaravad kogu luud või ümbritsevad luusiseseid (Haversi) kanaleid. Kogu luu suhtes kontsentriliselt paiknevatest lamellidest nimetatakse luu pinnal leiduvaid välimisteks ja (luu-) üdi vastas seisvaid sisemisteks üldlamellideks. Luusiseseid kanaleid ümbritsevaid õhikuid nimetatakse Haversi ehk spetsiaallamellideks ja viimaste rühma ainsa kanali ümber Haversi süsteemiks, osteoniks ehk luutorukeseks. Osteonidevahelised õhikud kannavad vahelamellide nimetust (joonis 20 ja tahvel I).



Joonis 20. Osteoni tüüpi toruluu ristlõige. (Orig.)

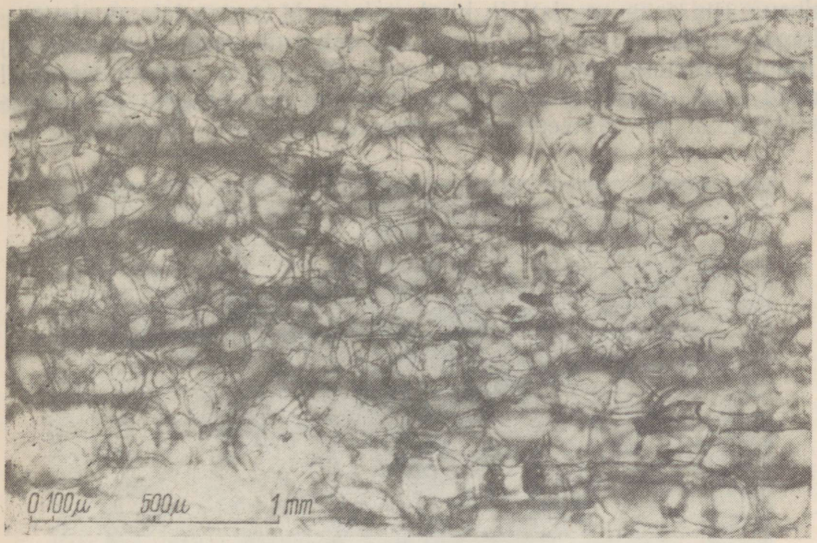
Kompaktses luus ja vähemal määral ka spongioosse luu põrkades leiduvad mikroskoopilised (diameeter 20—100 mikronit) õõneskäigud, mis mahutavad endis luud toitvaid veresooni ja närvikiude, kannavad luu- ehk soonkanalite nimetust (joonis 21). Neist osteonisiseseid nimetatakse Haversi kanaliteks ja kontsentrilisi lamelle mitteomavaid ehk lamellidest risti läbitungivaid Volkmanni ehk perforeerivateks kanaliteks.

Isekeskis tihedasti anastomoseerunud luukanalitel on longitudinaalne, tsirkulaarne ja radiaalne suund ning nendest moodustunud kanalite võrk võib olla korrapärase kontsentrilise paigutusega. Hobuse reieluus leiame näiteks selliseid kanalivõrkude kihte, mis isekeskis seostuvad radiaalkanalite kaudu, üle 50. Kanalite kontsentrilised võrgud piiravad siin puu aastaringide taolisi luusubstantsi tsoone.

Osteonidena esineva ja kanalite ümber grupeerumata luusubstantsi mahuline vahekord on liigiti väga erinev. Põllumajandusloomadel esineb enamik luusubstantsist luukanalite ümber kontsentrilisi lamelle moodustamata, olles koondunud peamiselt kogu luud haaravateks tsoonideks. Enamik kanalivõrgust on siin järelikult osteonkatteta.

Luuõhikute sees või vahel paiknevaid korrapäratu kujuga lamedaid ruume, milles asetsevad luurakud, nimetatakse luuõõnteks ehk -lakuunideks. Väikeste mulkude kaudu seostuvad luuõõned arvukate luukanalikestega ja nende kaudu niihästi naaberõõntega kui ka luu (Haversi) kanalitega.

Luuõõntele kujult vastavad ja neid üleni täitvad luurakud ehk osteotsüüdid seostuvad noorel loomal isekeskis luukanalikestes paiknevate tsütoplasmaliste jätketega. Luusse sulundunult on luurakud paljunemisvõime kaotanud.



Joonis 21. Soonkanalite võrk luu pinnalt vaadatuna. Mikrofoto. Suurendus 33 korda. (Orig.)

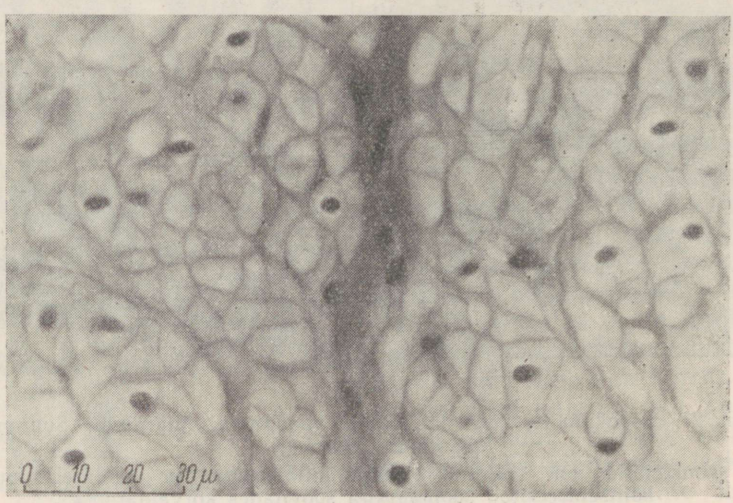
Luu soonkanalid on täidetud tselloidiinilahusega ja seejärel luukude kontsentreeritud soolhappega söövitades kõrvaldatud.

Lihaskoed

Organismi liigutuslikke protsesse kandvad lihaskoed esinevad kolme liigina — sile-, vööt- ja südame lihaskoena (tahvel I). Kõik nad moodustuvad pikkadest, kuid peentest lihaskiududest, mis kontraktsiooni puhul oma mahtu säilitades lühenevad ja jämenevad.

Värvuselt hall **silelihaskude** esineb siseelundites (seede-, kuse- ja suguorganite, veresoonte jt. seinas) kestmoodustistena (lihaskestadena), millede talitlus ei ole suvaline. Silelihaskoe kontraktsioonid on aeglased ja kestvad, kusjuures silelihaskoel ei ilmne väsimuse tunnuseid. Ehituslikult koosneb see koeliik käävjatest, mõlemast otsast teravnenud, membraanita, tsentraalse tuumapaigutusega rakkudest — silelihaskiududest (tahvel I), millede pikkus on enamasti 60—100 mikronit ja jämedus tuuma kohalt 5—15 mikronit. Silelihaskiu diferentseerumata tsütoplasmas — sarkoplasmas — asetsevad väga peenikesed (alla 1 mikroni) pikuti paiknevad kontraktiilsed müofibrillid. Kiud seostuvad omavahel silelihaskoeks retikuliinkiudude kui ka kollageense sidekoe kaudu nii, et ühe kiu jämedama (tuuma sisaldava kesk-) osa kohal asetsevad teiste kiudude peenemad osad või otsad; seetõttu on kiududel ristlõikes väga erinev suurus, vastavalt sellele,

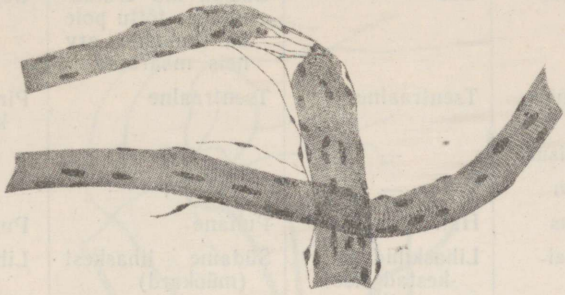
missuguses osas on ristlõik kiude tabanud; tuuma leiame ristlõikes üksnes sellistel kiududel, mis on tabatud keskelt (joonis 22). Kiududevahelises sidekoes paiknevad lihaskiude toitvad verekapillaarid koos närvikiududega. Silelihaskiud regenereeruvad sidekoes asetsevatest diferentseerumata rakkudest.



Joonis 22. Silelihaskiud ristlõikes. Mikrofoto. Suurendus 715 korda. (Orig.)

Punane **vööt-**, somaatiline ehk skeleti **lihaskude** moodustab kindlat algust ja kinnituskohta omavad ja suva kohaselt kontraheeruvad elundid — lihased. Lihaskude koosneb pikkadest (mõnest millimeetrist kuni 12 sm-ni) ja suhteliselt jämedatest (15—60 mikronit) silinderjatest kiududest, mida väljastpoolt ümbritseb õhuke (umbes 1 mikroni paksune) membraan — sarkolemm. Lihaskiu sisemus koosneb kontraktiilsetest vöödilistest müofibrillidest, nende vahel asetsevast sarkoplasmast ja sarkolemmi all asetsevatest tuumadest, millede arv ainsas kius võib ulatuda sadadesse (joonis 23). Vöötlihaskiu ristvöödid on märgatavad niihästi loomulikus kui ka värvustatud preparaadis ning on tingitud neid moodustava aine valguse murdmise võime erinevusest (isotroopne ehk hele ja anisotroopne ehk tume vööt). Verevärvniku- (hemoglobiini-) taolist ainet müoglobiini sisaldavat sarkoplasmat on rohkesti nn. punaseid lihaseid moodustavates kiududes. Kiiretoimelistes, tugevamates, kuid kiiresti väsivates valgetes lihastes seevastu on müofibrille suhteliselt rohkem. Samuti leidub vöötlihaskiududes energiaallikana toimivat glükogeeni ja mõningal määral ka rasva. Vöötlihaskiud seostuvad koeks ja organiteks (lihasteks) samuti kiulise sidekoe varal. Nad kontraheeruvad üksnes impulsi mõjul, mida neisse kannavad

(motoorsed) närvikiud. Motoorse närvi vigastuse või läbilõikamise puhul kaotab lihaskude kontraheerumisvõime, millist seisundit nimetatakse lihaskoe halvatuseks. Tavalistes tingimustes puudub vöötlihaskoel regeneratsioonivõime; vigastunud kohad temas (haavad) asenduvad sidekoelise armkoega.



Joonis 23. Vöötlihaskiud pikuti.

Tumepunase värvusega, talitluse osas tahteliselt mittemõjustatav **südame lihaskude** moodustub samuti ristvöödilistest kiududest, kuid vastandina skeleti lihaskiududele on nad eranditult kõik isekeskis peenemate (anastomoos-) kiudude (harude) kaudu võrkjalt seostunud; nende tuumad paiknevad kiudude teljel (tsentraalselt) ja südame lihaskiudude diameeter on vöötlihaskiudude omast märgatavalt väiksem (10—20 mikronit). Osa südame lihaskiude, mis on kohanenud südamesisese erutuslaine edasikandmiseks, on koondunud iseseisvaks kodasid vatsakestega ühendavaks s ü d a m e e r u t u s j u h t e s ü s t e e m i k s. Erutusjuhtesüsteemi kiud on südamevatsakestes tavalistest südame lihaskiududest jämedamad ning sarkoplasma- ja glükogeenirikkamad ja nad on tuntud siin P u r k i n j e k i u d u d e n a.

Ka südame lihaskoel puudub arvestatav regeneratsioonivõime.

Kirjeldatud lihaskoeliikide erinevusi näitab ülevaatlikult alljärgnev tabel.

Lihaskiuliikide erinevusi

Tunnused	Silelihaskiud	Südame lihaskiud	Skeleti lihaskiud
1. Ehituslikud elemendid	Käävjad rakud	Kiudude võrk (süntsüütium)	Lihaskiud (sümplast)
2. Kiu jämedus	5—10 mikr.	10—20 mikr.	10—100 mikr.
3. Hargnemine	+	+ +	Harva
4. Kiudude rühmitumine	Üksikult või kimpudena	Anastomoseerunud	Kimpudena

Tunnused	Silelihaskiud	Südame lihaskiud	Skeleti lihaskiud
5. Rakutuumade			
a) arv kius	Üks	Üksiku kiu eraldamatuse tõttu pole ka tuumade arv neis määratav	Sajad
b) paigutus	Tsentraalne	Tsentraalne	Pindmine (sarkolemmi all)
6. Ristvöödilisus	—	+	+ +
7. Sarkolemm	—	+	+ +
8. Koe värvus	Hall	Punane	Punane
9. Esinemispaigad	Lihaskihid ja -kestad siseorganites	Südame lihaskest (müokard)	Lihased
10. Funktsionaalne innervatsioon	Vegetatiivne, reguleeriv	Vegetatiivne, reguleeriv	Somaatiline (motoorne), käivitav
11. Talitluse sõltuvus organismi suvast	Tahtele mittealluv	Tahtele mittealluv	Tahtest sõltuv

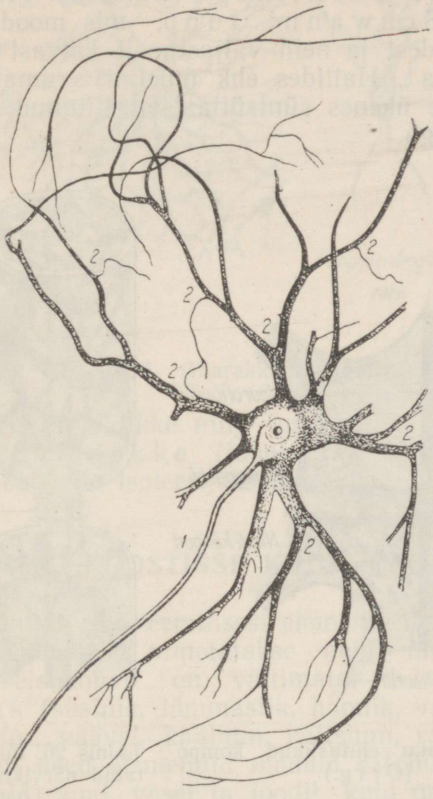
Närvikude

Närvikude esineb närvisüsteemis — pea- ja seljaajus, närvides ning viimaste teedel asetsevates ganglionides. Närvikoe struktuurseks ühikuks on neuron — tuuma sisaldavast tsentraalsest osast, närvirakust, ja viimasest väljuvatest jätketest koosnev moodustis.

Närvi- ehk **ganglionirakud** (joonis 24) paiknevad kesknärvisüsteemi halloluses (*substantia grisea*) ja kehas laiali asetsevates närvirakkude koondistes — ganglionides. Närvirakkude suurus on varieeruv, olles sageli seoses närvikiu pikkusega kui ka üldse jätkete arvu ja mõõtmetega. Kõige väiksemad neist võrduvad suuruselt lümfotsüütidega (5—10 mikronit), enamik neist aga on suuremad ja mõnede (seljaaju motoorsete rakkude) diameeter ulatub kuni 150 mikronini. Samuti mitmekesine on nende kuju (ümar, pirnjas, haruline). Tsütoplasmas (siin nimetatakse teda ka neuroplasmaks) esinevad võrgustunud neurofibrillid. Fibrillide vahel asetseb basofiilselt värvustuv tigroid- ehk kromatofiilne ollus känkude näol. Suures ja heledas (kromatiinivaeses) tuumas asetseb alati selgesti märgatav tuumake.

Närvirakust väljub üks (unipolaarne), kaks (bipolaarne) või mitu haru (multipolaarne närvirakk). Kujult ja talitluselt jaotatakse ganglioniraku harud ehk jätked erutust raku suunas (tsellulipetaalselt) juhtivateks dendriiti-

deks ja tsellulifugaalse juhtesuunaga neuriitideks ehk aksoniteks. Enamasti, kuid mitte alati, algavad dendriidid närvirakust laia baasiga ja hargnevad puuvõrataoliselt. Neuriit väljub rakust kitsa ja tigroidkänkudevaba baasiga (joonis 25). Mõnel juhul pole dendriitide ja neuriitide eraldamine morfoloogi-

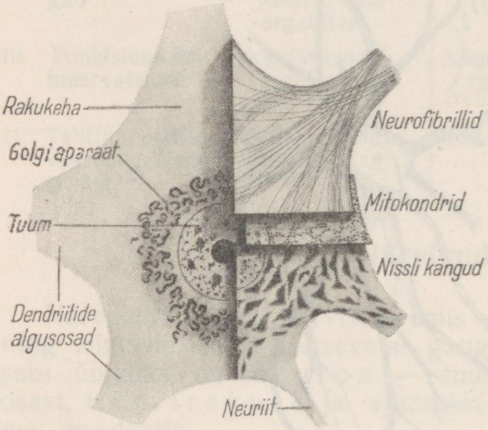


Joonis 24. Motoorne närvirakk seljaajust.
1 — neuriit; *2* — dendriidid.

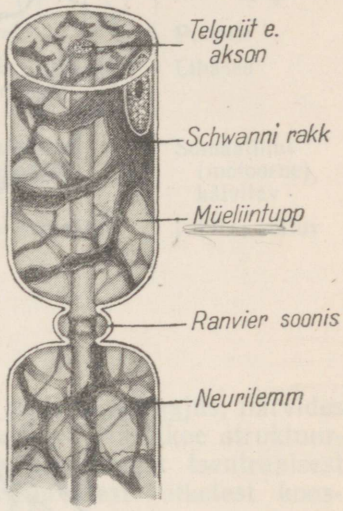
liselt võimalik. Neuriit ehk akson väljub ganglionirakust alati ainsana; tema pikkus ulatub mõnest sentimeetrist kuni üle 1 meetri. Aksonist väljuvad külgharud kannavad kollateraalide nimetust.

Pikemad ja enam-vähem ühtlase jämedusega närviraku jätked kannavad nende erutuse juhtimise suunale vaatamata närvikiudude nimetust (joonis 26). Närvikiud on kesknärvisüsteemis koondunud valgeollusesse (*substantia alba*) ja perifeerses närvisüsteemis moodustavad kiudude koondised närve. Närvikiu tsentraalne osa — telgniit ehk akson — koosneb närvirakust

algavatest neurofibrillidest ja nendevahelisest neuroplasmast. Telgniit on kaetud nn. valgetes ehk müeliniseerunud närvikiududes rasvataolisest ainest moodustuva müeliintupega. Müeliintupp jaguneb perifeersetes närvides erineva pikkusega (interannulaarseteks) segmentideks, mis on üksteisest Ranvier' soonistega eraldatud. Müeliintupest asetseb väljaspool Schwanni tupp, mis moodustub plaatjatest Schwanni rakkudest ja neid väljastpoolt katvast õrnast kilest — neurilemmist. Hallides ehk müeliniseerumata närvikiududes katavad telgniite üksnes süntsütiaalselt liitunud Schwanni rakud koos neurilemmiga.



Joonis 25. Närviraku ehituslikud komponendid. (Orig.)

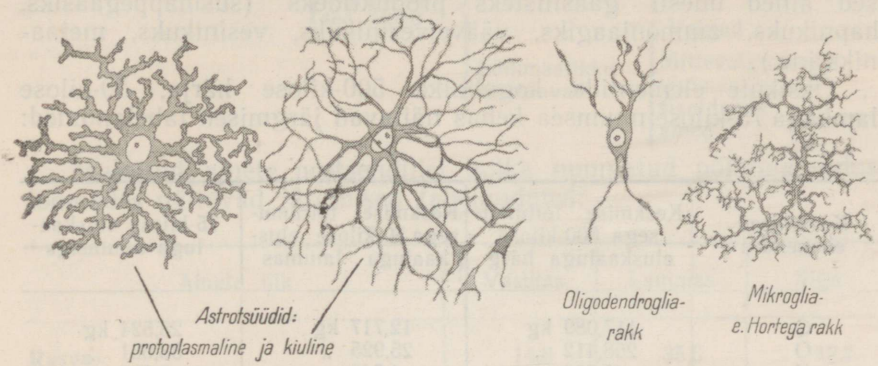


Joonis 26. Müeliintupega varustatud närvikiu ehitus. (Nemilovi järgi.)

Täiskasvanud loomade närvirakkudel puudub regeneratsioonivõime. Vigastuse või surma korral nende asemele uusi närvirakke ei kasva. Naabrid võivad neid asendada vaid talitluslikult. Teistsugune on lugu regeneratsiooni osas närvikiududega või närvidega. Närvikiu läbilõikamise korral tekib närvikiu perifeerses osas Schwanni rakkudest telgniidita tsütoplasmaline rakuväät, millesse närvikiu proksimaalsest (rakuga seoses olevast) osast kasvab regeneratsiooni kestel sisse uus telgniit. Telgniidi välja jõudes närvikiu lõpuni (mis närvikiu pikkusest sõltuvalt kestab nädalaid või kuid) taastub ka vigastatud närvikiu talitlus (erutuse juhtimise võime).

Närvikoega ektodermaalselt päritolult ja esinemispaikadelt sarnanev **neuroglia** koosneb ajuvatsakesi ja seljaajukanalit katvatest

ependüümirakkudest ja kesknärvisüsteemis leiduvatest gliarakkudest. Viimaste hulgas eristatakse jätketerikkaid astrotsüüte, väheste jätkete ja väiksema tuumaga oligo-



Joonis 27. Gliarakkude liigid.

dendrotsüüte ja piklikke ning tugevasti värvustuvaid tuumi omavaid mikrogliarakke (joonis 27). Neuroglia on närvikoe toitjaks ja neuronite isoleerijaks teistest kudedest.

LOOMORGANISMI KOOSTISSE KUULUVAD ELEMENDID

Tänapäeval tuntud 100 keemilisest elemendist on organismidest leitud üle 60. Viimastest nimetatakse neid, millede esinemine loomorganismi seisukohalt on vältimatu, biogeenseteks elementideks (süsinik, lämmastik, hapnik, vesinik, naatrium, magneesium, fosfor, väävel, kaalium, kaltsium, raud, vask, kloor, jood). Üldiselt on need elemendid madala aatomkaaluga. Suurim aatomkaal on vaid raual, vasel ja joodil, kuid neid elemente leidub organismis väga piiratud koguses. Organismides puuduvad hoopis plaatinarühma metallid, mitmed radioaktiivsed elemendid ja väärisgaasid.

Elemente, mida leidub organismis rohkem kui 0,01%, nimetatakse makroelementideks; siia kuulub enamik biogeenseid ehk bioelemente (O, H, C, N, Ca, S, P, Si, K, Mg, Al, Fe, Na ja Cl). Organismides vähem kui 0,01% esinevaid elemente nimetatakse mikroelementideks (Cu, Br, J, Co, Mn, B jt.).

Makroelemendid moodustavad looma kehakaalust umbes 99,0%. Nende hulgas on kaaluliselt kõige suurem osatähtsus gaasilistel elementidel: hapnikule langeb looma kehast keskmiselt 70 kaaluprotsenti ja vesinikule 10%; märgatavalt väiksem on lämmastiku osatähtsus (keskmiselt 0,3%). Samadest gaasilistest elementidest (koos CO_2, S ja P-ga) moodustavad taimed päikeseenergia varal

peamised orgaanilised ühendid — valgud, rasvad ja süsivesikud. Sellelt seisukohalt vaadatuna osutuvad organismid nagu atmosfääri gaaside kontsentraatideks. Organismide surmale järgneva lagunemise puhul kui ka ainevahetuse käigus muutuvad orgaanilised ained uuesti gaasilisteks produktideks (süsihappegaasiks, hapnikuks, ammoniaagiks, väävelvesinikuks, vesinikuks, metaaniks jne.).

Üksikute elementide koguhulka 500-kilose härja, 50-kilose lamba ja 75-kilose nuumsea kehas näitavad järgmised tabelandmed:

Keemilised elemendid	Keskmise toitumusega 500-kilose eluskaaluga härg	Keskmise toitumusega 50-kilose eluskaaluga lammas	75-kilose eluskaaluga nuumsiga
C	117,089 kg	12,717 kg	28,524 kg
O	268,412 „	25,925 „	33,661 „
H	45,700 „	4,640 „	7,690 „
N	13,300 „	1,120 „	1,320 „
S	906 g	77 g	88 g
P	3990 „	264 „	208 „
Cl	294 „	26 „	31 „
Ca	7500 „	487 „	332 „
Mg	254 „	16 „	14 „
K	846 „	71 „	84 „
Na	540 „	38 „	40 „
Fe	139 „	14 „	7 „
Si	30 „	5 „	1 „
Kokku	459,000 kg	45,400 kg	72,000 kg
Seedekanali sisaldise kaal	41,000 „	4,600 „	3,000 „
Kokku	500,000 kg	50,000 kg	75,000 kg

Esitatud tabelist nähtub, et mineraalelementidest esineb loomorganismides kõige rohkem kaltsiumi ja fosforit, vahepealses koguses kaaliumi, väävlit ja naatriumi, ülejäänuid aga vähem kui 0,1%. Tuleb samas tähendada, et elementide osatähtsus ei kajastu mitte alati nende hulgas. Ka nn. mikroelemendid omavad loomorganismi ainevahetuses (fermentsüsteemide koostisosadena) tohutut tähtsust.

Organismi koostisse kuuluvate elementide kaaluline vahekord muutub seoses looma eaga, toitumusega ja organite järgi.

ORGANISMIDE KEEMILINE KOOSTIS

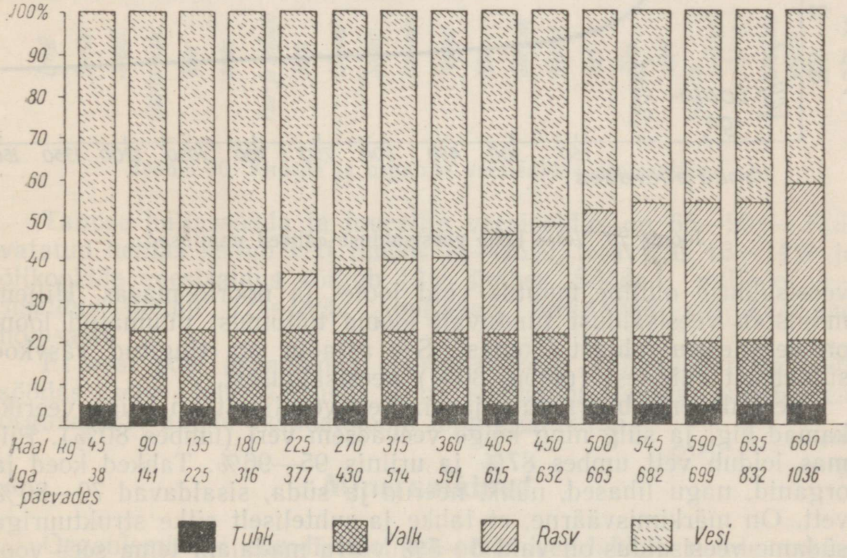
Loom- ja taimorganismi üldjoontes ühtivat keemilist koostist esitab järgmine skeem:

Organism
- Vesi
- Kuivollus
  - Mineraalained
  - Orgaanilised ained
    - Lämmastikuvabad
      - Süsivesikud ehk karbohüdraadid
      - Rasvad
    - Lämmastikku sisaldavad
      - Valgud
      - Mittevalgulised lämmastikku sisaldavad ained

Mainitud ainete protsendilist hulka nuumatud põllumajandusloomades näitavad järgmised tabelandmed:

Ainete liik	Vasikas	Lammas	Siga
Rasva	14,8	35,6	42,2
Lämmastikku sisaldavaid aineid	15,2	12,2	10,9
Mineraalaineid	3,8	2,8	1,6
Vett	63,0	43,4	41,3
Mao ja soolte sisaldist	3,2	6,0	4,0
Kokku	100,0	100,0	100,0

Pulli keha keemilist koostist ja selle ealisi muutusi näitab joonis 28.



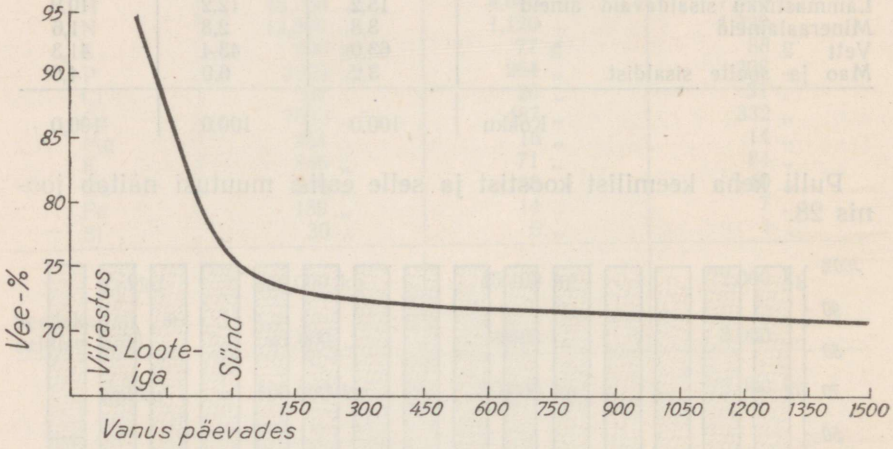
Joonis 28. Pulli keha keemiline koostis ja selle ealised muutused. (Popovi järgi.)

Organismi või selle osade 100° C temperatuuris kuivatamisel tekkiv kaalukadu näitab tema veesisaldust, jääk aga moodustab kuivolluse.

Kuivatamise korral nimetatud temperatuuris võib veega ühes lahkuda ka osa kuivolluse hulka kuuluvaid kergesti lenduvaid aineid, nagu eeterlikke õlisid, piim-, või- ja äädikhapet, ammoniaaki jm., millede osatähtsus on aga tavaliselt hoopis väike loomorganismis ja toidus esinevates taimedes.

Vesi

Vesi moodustab loomorganismi ja noorte taimede olulisema osa. Nii langeb kehakaalust vee arvele täiskasvanud hobusel 60—65%, veisel 70—75% ja vastsündinud vasikal umbes 78%. Veise veesisalduse muutust seoses eaga näitab joonis 29. Selle järgi toimub

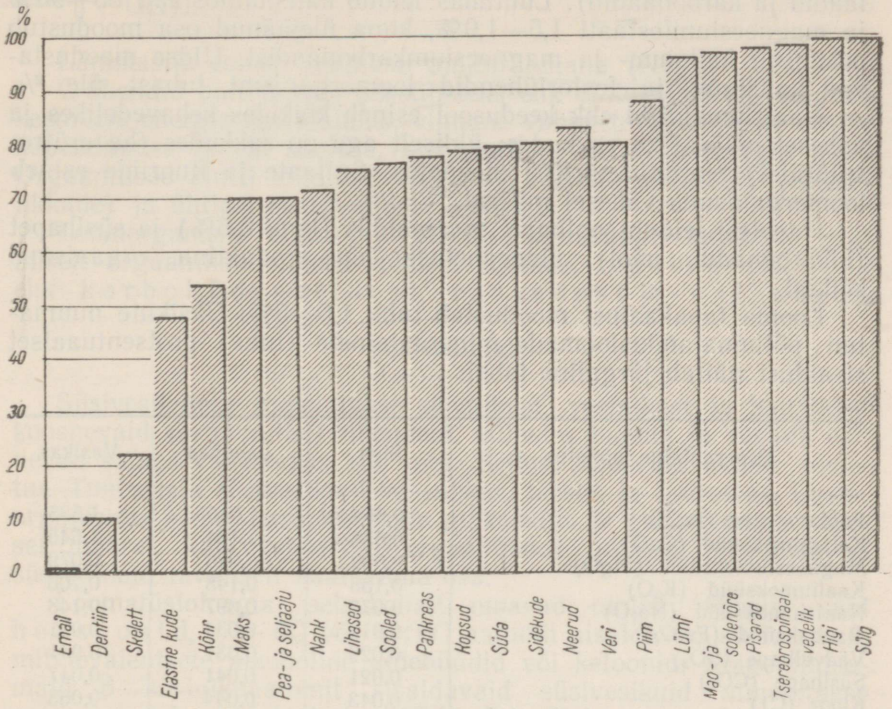


Joonis 29. Veise keha veesisalduse ealised muutused.

veesisalduse oluline muutus vaid loote- ja noorloomaeas. Hiljem mõjustab veesisaldust tunduvalt looma toitumus: nuumatud loom on veevaesem lahjast loomast. See asjaolu on tingitud rasvkoe suhteliselt vähesest (umbes 30%) veesisaldusest.

Veehulk erineb organite järgi. Kehavedelikest on kõige veerikkamad higi ja sülg ning kõige veevaesem veri (umbes 80%). Piimas leidub vett umbes 87% ja uriinis 95—96%. Tahked koed ja organid, nagu lihased, nahk, neerud ja süda, sisaldavad 70—80% vett. On märkimisväärne, et tahke ja suhteliselt sitke struktuuriga südame veesisaldus on vaid 3—5% võrra madalam tema sees voolava vere veesisaldusest. See nähtus on põhjustatud asjaolust, et vesi suurel määral esineb organites ehitusliku komponendina ehk

seotud veena. Vesi seostub mitmesuguste veelembeste ehk hüdrofiilsete kolloidide (eeskätt vees lahustuvate valkude) submikroskoopiliste osakestega — mitsellidega — eraldamatult ja tal puudub sel korral tavaline liikuvus. Organite üksikasjalisemat veesisaldust näitab joonis 30.



Joonis 30. Kudede ja organite veesisaldus protsentides.

Taimse haljassööda ja juurvilja veesisaldus on 65—90%. Kuivatatud heinas leidub vett umbes 14—25%, teraviljas 13—14% ja õlikookide veesisaldus kõigub 12% ümber. Söödad, millede veesisaldus ületab 17—18%, kopitavad, hallitavad või käärivad hõlpsasti.

Et vesi pole organismis energiaallikaks, vähendab tema hulk söödas selle toiteväärtust. Koos süsihappegaasiga esineb vesi orgaaniliste ainete oksüdatsiooni lõpp-produktina.

org aine oksüdatsioon → CO_2

Mineraalained

Organismi või elundi täielikul põlemisel lahkub nende orgaaniline ollus (peamiselt CO_2 ja H_2O näol) ning järele jääb ainult tuhk ehk m i n e r a a l a i n e d. Organismi kuivollusest tuha kaalu

lahutades saame orgaanilise (põlevatest ainetest koosneva) olluse hulga.

Mineraalained esinevad organismis niihästi anorgaaniliste soolade ja hapete või nende ioonide näol kui ka orgaaniliste ainete koostisosadena.

Sooladest on hulgalt esikohal fosfori- ja süsihappesoolad (fosfaadid ja karbonaadid). Luutuhas leidub kaltsiumfosfaati 85—90% ja magneesiumfosfaati 1,5—1,9%, kuna ülejäänud osa moodustub peamiselt kaltsium- ja magneesiumkarbonaadist. Üldse moodustavad kaltsiumi- ja fosforiühendid loomorganismi tuhast üle $^2/_3$.

Naatriumkloriid ehk keedusool esineb kõikides kehavedelikes ja vähesel määral ka rakkudes; üldiselt aga on rakkudes (ka erütrotsüütides) kloriididest KCl ülekaalus. Sulfaate ja fluoriide esineb loomorganismis vähesel määral.

Hapetest leidub soolhapet maomahlas (kuni 0,6%) ja süsihapet (bikarbonaadi näol) ainevahetuse lõpp-produktina organismis kõikjal.

Looma tapakaalust moodustab tuhk 1,6—5%. Üksikute nuumatud põllumajandusloomade mineraalainete (tuha) protsentuaalset sisaldust näitab järgmine tabel:

Mineraalaine nimetus	Siga	Lammas	Vasikas
Fosforoksüüd (P_2O_5)	0,654	1,040	1,535
Kaltsiumoksüüd (CaO)	0,636	1,184	1,646
Magneesiumoksüüd (MgO)	0,032	0,048	0,079
Kaaliumoksüüd (K_2O)	0,138	0,148	0,206
Naatriumoksüüd (Na_2O)	0,073	0,097	0,148
Raudoksüüd (Fe_2O_3)	0,013	0,034	0,021
Väävelhape (SO_3)	0,029	0,031	0,041
Süsihape (CO_2)	0,021	0,041	0,047
Kloor (Cl)	0,043	0,044	0,063
Räniooksüüd (SiO_2)	0,003	0,026	0,005
Kokku	1,642	2,693	3,791

Mineraalainete absoluutse hulga kohta esitasime andmeid eespool.

Taimse päritoluga tuhk erineb loomsest tuhast peamiselt suurema ränisisalduse poolest.

Orgaanilised ühendid

Süsinikku sisaldavaid ühendeid nimetatakse orgaanilisteks. Neljavalentne C moodustab teiste elementidega tohutu arvu (tänapäev tuntud umbes 400 000) ühendeid, mis sisaldavad peale C ka H, O, S ja N. Ühendi keemilise iseloomu määrajaks on eeskätt hapnik. Füsioloogiliselt olulistes orgaanilistes ühendites esineb hapnik peamiselt kolmes vormis:

1) hüdroksüülhapnikuna (—OH) alkaloidides ja fenoolides,

2) karbonüülhapnikuna aldehüüdides (—C=O) ja ketoonides (=C=O),

3) karboksüülhapnikuna hapete karboksüülrühmas $(-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{\underset{\underset{\displaystyle C}{\|}}{}}-OH)$.

Lämmastik esineb enamasti amiinrühmana (NH_2).

C-ühendid pole üksnes plastilisteks ehk ehitusaineteks, vaid ka keemilise energia sisaldajaiks; viimane vabaneb orgaaniliste ainete hapendumise korral soojuse, mehaanilise või elektrienergia näol. Orgaanilised ained toimivad seega organismis plastiliste (ehituslikkude) ja ühtlasi energeetiliste ainetena.

Loomorganismi ehituse ja talitluse seisukohalt huvitume peamiselt orgaaniliste ainete kolmest rühmast: süsivesikutest ehk karbohüdraatidest, rasvadest ja valkudest.

Süsivesikud

Süsivesikuteks nimetatakse süsinikust, vesinikust ja hapnikust koosnevaid (orgaanilisi) ühendeid, milledes hapnik ja vesinik esinevad samas vahekorras kui vees. Sellest tulenebki nende nimetus. Tuntumaid süsivesikuid on suhkur, tärklis ja tselluloos. Loomorganismis leidub karbohüdraate glükoosina ja glükogeenina vähesel määral, kuid taimeriigi orgaanilisest ollusest moodustavad süsivesikud tavaliselt kaaluvama osa.

Loomafüsioloogia seisukohalt omavad olulist tähtsust vaid heksoosid, s. o. 6C või $n \times 6C$ aatomit sisaldavad süsivesikud, mitmevalentsete alkoholide aldehüüdid või ketoonid. Kõige lihtsamaid 6 süsinikuaatomit sisaldavaid süsivesikuid nimetatakse monosahhariidideks ($C_6H_{12}O_6$). Kahe monosahhariidi liitudes tekib disahhariid. Monosahhariidide molekulide liitudes disahhariidiks vabaneb iga disahhariidimolekuli kohta üks veemolekul ($2C_6H_{12}O_6 - H_2O = C_{12}H_{22}O_{11}$). Polüsahhariidide tekke puhul monosahhariididest eraldub vett $n - 1$ molekuli, kusjuures n tähendab liitunud monosahhariidide molekulide arvu. Sama veehulk lisandub vastupidise protsessi — hüdrolüüsi korral, s. o. polü- või disahhariidi lõhustumisel monosahhariidideks.

Mono- ja disahhariide nimetatakse suhkruteks. Nad kõik on kristalsed valged või värvuseta, erineval määral magusamaitselised vees lahustuvad ained, mis lahustatult imenduvad läbi taimsete ja loomsete membraanide.

Monosahhariididest omavad füsioloogilist tähtsust peamiselt glükoos, vähemal määral ka galaktoos ja fruktoos. Nimetatuist on kaks esimest aldehüüdid ja viimane on ketoon. Glükoos ehk kobarsuhkur esineb mainitud monosahhariididest looma kehas kõige levinumalt ja ta on praktiliselt oluliste polüsahhariidide

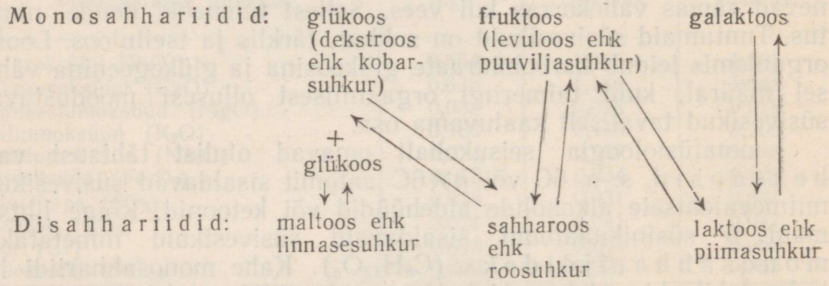
(tärklise, glükogeeni, tselluloosi) ainuke lõhustusprodukt; kehavedelikes ja kudedes leidub teda alati.

Disahhariididest on seedefüsioloogia ja ainevahetuse seisukohast olulised roo-, piima- ja linnasesuhkur. Roosuhkrut ehk sahharoosi valmistatakse suhkrupeedist või suhkrupilliroost. Lõhustudes (ensüümi invertaasi toimel või nõrkade hapetega keetmisel) muutub ta glükoosiks ja fruktoosiks.

Udaras tekkiv valge ja kristalne piimasuhkur ehk laktoos on sahharoosist vähem magus. Teda saadakse juustuvadakust ja kasutatakse peamiselt ravimite valmistamisel kui ka lastele antava lehmapiima lisandina. Lõhustudes muutub ta galaktoosiks ja glükoosiks.

Tselluloosi, tärklise ja glükogeeni lõhustumise vaheproduktina tekkivat linnasesuhkrut ehk maltoosi leidub rikkalikult idanevates kõrsviljaterades (linnastes), millest teda valmistatakse. Maltoosirikast linnasejahu vedelikku (virret) kasutatakse õlle, viski ja teiste alkohoolsete jookide valmistamiseks, lisades talle juurde pärmi. Lõhustudes muutub maltoos glükoosiks.

Loendatud mono- ja disahhariidide keemilist sugulust näitab alljärgnev skeem:



Polüsahhariidid. Tuntuimaks ja taimeriigis peamiseks varuaineks on polüsahhariid tärklis (*amylum*). Vastavate ensüümide või nõrkade hapete toimel tärklis lõhustub, minnes algul üle dekstriinideks (erineva molekulaarsuurusega polüsahhariidide seguks), siis maltoosiks ja lõpuks glükoosiks.

Looma kehas esinevad karbohüdraadid peale vähese glükoosihulga polüsahhariidi glükogeeni ehk loomse tärklisena. Lõhustudes muutub glükogeen dekstriinide ja maltoosi kaudu glükoosiks. Glükogeeni leidub peamiselt maksas ja lihastes, kuid väiksemal määral ka teistes organites.

Polüsahhariidi tselluloosi esineb kõikide taimsete rakkude seintes; puit, puuvill, linakiud ja kanep moodustuvad peamiselt temast. Enam-vähem puhtana esineb ta rasvast vabastatud puuvillas. Looma seedenõredes puudub tselluloosi lõhustav ensüüm (tsellulaas), mille tõttu tema kasutamine võimaldub ainult

seedekanalis (eesmagudes ja jämesooles) leiduvate bakterite talitluse (bakteriaalse tsellulaasi) kaasabil.

Vanemates, puitunud taimedes esineb tselluloos teistest polüsahhariididest, nn. inkrusteerivatest ainetest (ligniin, kutiin jt.) immutatuna; sellisel kujul kannab ta toorkiu nimetust. Noortes taimedes inkrusteerivad ained puuduvad. Nende hulk tõuseb ja nendest ümbritsetud tselluloosi seeditavus langeb taimede puitumisel. Loomsed produktid tselluloosi ei sisalda.

Rasvad ja lipoidid

Rasvad on kolmevalentse alkoholi glütseriini ($CH_2OH-CHOH-CH_2OH$) ja rasvhapete estrid ehk rasvhapete glütseriidid. Rasvhapete üldine valem on $C_nH_{2n}O_2$ või karboksüülrühma eraldi kirjutades $C_nH_{2n-1}COOH$.

Madalad rasvhapped on tavalises temperatuuris vedelad ja torkava lõhnaga, kõrgemad aga tahked, parafiinitaolised ja lõhnata. Rasvhappe keemilist iseloomu määrava hapniku hulk jääb paralleelselt ühendi molekulkaalu kasvuga suhteliselt ikka väiksemaks, sest tema aatomite arv on konstantne.

Füsioloogiliselt tähtsamad rasvhapped on järgmised:

äädikhape $(CH_3 \cdot COOH)$
propioonhape $(CH_3 \cdot CH_2 \cdot COOH)$
võihape $[CH_3 \cdot (CH_2)_2 \cdot COOH]$
palmitiinhape $[CH_3 \cdot (CH_2)_{14} \cdot COOH]$
steariinhape $[CH_3 \cdot (CH_2)_{16} \cdot COOH]$
oleiinhape $[CH_3 \cdot (CH_2)_7 \cdot CH=CH \cdot (CH_2)_7 \cdot COOH]$ (küllastumata rasvhape)

Loomses ainevahetuses esinevad rasvhapped omavad alati paarilist C-d.

Palmitiin- ja steariinhape on toatemperatuuris tahked, oleiinhape aga õlitaoline. Kui esinevad ülekaalus palmitiin- või steariinhape või mõlemad, on vastav rasv tahke; õlihappe esinemine aga vähendab rasva konsistentsi. Peale palmitiin-, steariin- ja õlihappe, millede glütseriidid moodustavad loomarasvast kaaluvama osa, leidub veise piimarasvas veel võihapet, kaproonhapet ja müristiinhapet.

Rasvad, nagu rasvhappedki, on vees lahustumatud. Seebi toimel moodustavad nad vees emulsiooni. Loodus'ikud rasvad on puhtal kujul värvuseta (sea- ja lambarasv) või nõrkkollased (hobuse-, linnu- ja värske rohuga toituva veise rasv), neutraalse reaktsiooniga ja neil puudub lõhn.

Loomsete rasvade sulamistäpid on järgmised:

lambarasval	44—51° C
veiserasval	41—49° C
searasval	36—46° C
hobuserasval	umb. 40° C
kanarasval	33—40° C
hanerasval	26—34° C

TARTU ÜLIKOOLI RAAMATUKOGU

Ühe ja sama looma rasva sulamistäpp muutub teatavais piirides, sõltudes toidust ja keharegioonist.

Vaatamata rasvade keemilise koostise erinevusele on enamiku toiduks kasutatavate rasvade elementaarne koostis ometi üsna lähedane; süsinikku leidub selles umbes 70 kaaluprotsenti ning hapnikku ja vesinikku kumbagi umbes 12 kaaluprotsenti. Põlemise korral moodustuvad rasvast süsihappegaas ja vesi.

Kui enamik taimi salvestab oma keemilise energia süsivesikutena (peamiselt tärklise ja tselluloosina), siis kasutavad loomad selleks eeskätt rasva. Nuumatud härja ja lamba tapakaalust võib rasv moodustada kuni 50%.

Lipoidideks ehk rasvataolisteks aineteks nimetatakse taimse ja loomse päritoluga orgaanilisi aineid, mis võrdselt rasvaga lahustuvad orgaanilistes lahustites (eetris, kloroformis, väävelsüsinikus, kuumas alkoholis jt.), kuid mis peale kõrgemolekulaarsete rasvhapete sisalduse on väga erineva koostisega. Lipoidid esinevad kudedes niihästi vabadena kui ka (valkudega) ebapüsivalt seotud kujul (lipoproteiidide näol). Lipoproteiididel on ainevahetuses väga oluline tähtsus; samuti esinevad nad raku organoidide koostises.

Rasvad koos nendele füüsikalis-keemiliselt lähedaste lipoididega moodustavad lipiidide rühma.

Lipoidides eristatakse alarühmadena: 1) fosforhapet ja lämmastiku aluseid sisaldavaid fosfatiide (letsitiin, kefaliin jt.), 2) tserebrosiide, mis, olles lähedased fosfatiididele, erinevad neist fosforhappe puudumise ja galaktoosi esinemisega, 3) tsükliliste alkoholide (steariinide ehk steroolide) ja rasvhapete liitestreid — steriide (kolesteriin jt.) ja 4) kõrgemolekulaarsete üheaatomiliste alkoholide ja rasvhapete liitestreid — vahasid (meevaha, lanoliinvaha jt.).

Valgud

Valkudeks ehk proteiinideks nimetatakse kõikides organismides esinevaid kõrgemolekulaarseid (tuhandetesse ulatuva molekulkaaluga) lämmastikku sisaldavaid, hüdrolüüsudes (vee liitudes) aminohapeteks lõhustuvaid aineid, milledes alaliselt leiduvad elemendid C, H, O, N ja S esinevad järgmises kaalulises vahekorras:

C — 50—54,5%
H — 6,5—7,3%
O — 21,5—23,5%
N — 15—17,6%
S — 0,3—2,2%

Vaatamata sellele, et loomorganismid sisaldavad valkaineid suhteliselt rohkem kui taimed (taimede orgaanilisest ollusest moodustavad peaosa süsivesikud), on ometi just taimed valkude sünteesijad lihtsamatest ainetest.

Valgu peamise elemendi — lämmastiku — põhiline varu lei-

dub gaasilisena atmosfääris. Biogeensesse ringkäiku satub ta siit kahel teel: esiteks elektrilisel või fotokeemilisel teel taimede poolt omastatavaks NO_2-ks või NO_3-ks hapendudes (mis vihmavees satuvad pinnasesse või veekogudesse) ja teiseks mügarbakterite ning teiste mikroorganismide poolt (bioloogilisel teel) seotuna. Esimese tee varal rikastub maapinna iga 1 m^2 aastas umbes 30 mg NO_3-ga ja teisel teel umbes 100 mg NO_3-ga.

Pinnases leiduvad ammooniumisoolad koos õhust hangitava süsihappegaasiga ongi taimedele valgu sünteesil elementaarseteks lähteaineteks. Taimtoiduga jõuavad valgud looma kehasse, kus nad lõhustatakse seedimise teel imenduvaiks kergesti lahustuvaiks aineiks — amiinhappeiks. Üksnes viimastest suudab loomorganism üles ehitada liigiomaseid valke.

Valgud esinevad puhtal kujul värvuseta, lõhnata, maitseta ja enamasti amorfse ollusena, mis lahustub kolloidselt, s. o. raskesti või üldse mitte difundeeruvana. Kuivalt on valkudel valge pulbri või kollaka sarvja poolläbipaistva massi ilme, mille kuumutamisel eraldub karakteerne põleva sarvolluse lõhn. Liitvalgud ehk proteiidid sisaldavad amiinhapete kõrval veel teisi ühendeid.

Amiinhapped on orgaanilised ühendid, mis iseloomustuvad vähemalt ühe amiin- (NH_2-) rühma ja ühe karboksüül- (COOH-) rühma sisaldusega. Vastavalt sellele toimivad nad osalt hapetena, osalt alustena. Enamik amiinhappeid tuletub madalamatest rasvhapetest, sisaldades hargnemata või hargnevat C-ahelat kuni 6 süsinikuaatomiga. Rasvhapete kõrval võivad ka teised orgaanilised happed olla amiinhapete baasiks.

Tänapäeval tuntakse alljärgnevaid amiinhappeid:

1) glükokoll ehk glütsiin (amiinäädikhape)
2) alaniin (amiinpropioonhape)
3) treoniin (amiinoksüvõihape)
4) metioniin (amiinmetüültiovõihape)
5) norvaliin (amiinpalderjanhape)
6) valiin (amiinisopalderjanhape)
7) leutsiin (amiinisokaproonhape)
8) isoleutsiin (metüületüülamiinpropioonhape)
9) seriin (amiinoksüpropioonhape)
10) lüsiin (diamiinkaproonhape)
11) asparagiinhape (amiinmerevaikhape)
12) glutamiinhape (amiinglutaarhape)
13) arginiin (guanidiinamiinpalderjanhape)
14) tsüsteiin (amiintiopropioonhape)
15) tsüstiin (di-tio-amiindipropioonhape)
16) fenüülalaniin (fenüülamiinpropioonhape)
17) türosiin (oksüfenüülamiinpropioonhape)
18) trüptofaan (indoolamiinpropioonhape)
19) histidiin (amiinimidatsoolpropioonhape)
20) proliin (pürrolidiinkarboonhape)
21) oksüproliin (oksüpürrolidiinkarboonhape)

Amiinhapete ühinemisel liitub ühe amiinhappe karboksüülrühm teise happe amiinrühmaga, kusjuures üks veemolekul vabaneb. Valgud koosnevad väga suurest hulgast selliselt ühinenud amiinhapetest, kusjuures amiinhapete iseloom, nende liitunud molekulide arv ja seostuse järjestus tingivad valkainete äärmist mitmekesisust. Valgud erinevad ehituselt mitte üksnes liigiti, vaid isegi sama organismi eri elundite valgud on üksteisest erinevad.

Proteiinid ehk pärisvalgud. Üksnes amiinhapetest koosnevad proteiinid esinevad järgmiste alarühmadena.

Albumiinid — vees, nõrkades hapetes ja alustes lahustuvad ammooniumsulfaadiga küllastatult sadestuvad glükokollivabad valgud. Nad esinevad näiteks seerumalbumiinina veres ja lümfis, laktalbumiinina piimas ja ovalbumiinina munavalges.

Globuliinid — nõrgalt happelise iseloomuga, nõrkades soola- ja alkalilahustes, mitte aga puhtas vees lahustuvad valgud, mis sadestuvad ammooniumsulfaadiga poolküllastudes (seerumglobuliin, laktoglobuliin, ovoglobuliin, fibrinogeen veres ja müosiin lihastes).

Histoonid ja protamiinid — baasilised arginiinirikkad alkalite ja ammoniaagi toimel (protamiinid) või happelises keskkonnas (histoonid) sadestuvad valgud, mida saadakse lümfoidsetest organitest, munanditest ja kalade spermast.

Albuminoidid, protenoidid ehk skleroproteiinid on enamasti lahustumatud ja raskesti seeditavad (seedeensüümidest vähe mõjustatavad) valgud, mis moodustavad mehaaniliselt toimiva koe (kollageensed, elastsed ja retikuliinkiud jt.). Üksikud amiinhapped neis sageli puuduvad. Siia kuuluvad karvade ja muude sarvestunud nahatekiste peaosa moodustavad keratiinid (sarvained), elastset kude moodustavad elastiinid, kõhres leiduv kondriin, valgetes sidekoelistes kiududes esinev kollageen ja retikuliinkiude moodustav retikuliin. Albuminoidide toiteväärtus on nende raske seeditavuse tõttu väike või puudub (sarvaine puhul) hoopis.

Proteiidid ehk liitvalgud sisaldavad valgu kõrval mittevalgulist komponenti. Liitvalke liigitatakse nende mittevalgulise komponendi järgi. Siia kuuluvad:

Fosforproteiidid — vees lahustumatud ja kuumutamisel mittekoaguleeruvad fosforhapet sisaldavad happelise reaktsiooniga valgud (kaseinogeen piimas ja vitelliin munarebus), mis lahustuvad alkaleis ja koaguleeruvad happeis.

Glükoproteiidid — süsivesikute rühmaga liitunud valgud; esinevad nõrkades alustes ja tugevates hapetes lahustuvate ning nõrkades hapetes kiudjalt sadestuvate mutsiinainetena (süljelima, bronhiaallima jt.) ja kondroitiinväävelhapet sisaldavate, kõhrkoes esinevate kondroproteiididena.

Kromoproteiidid — pigment- (värvaine-) rühma sisaldavad valgud (hemoglobiin, klorofüll).

Nukleoproteiidid — nukleiinidega (valkudest ja nukleiinhapetest koosnevate ainetega) liitunud valgud, mis karakteerselt esinevad kõikides rakutuumades.

Valkude vahepealsed lõhustusproduktid. Valkude lõhustumisel amiinhapeteks tekivad albuminoosidena, peptoonidena ja polüpeptiididena tuntud vaheproduktid. Neist valkudele kõige lähemal seisvad albumoosid sadestuvad ammooniumsulfaadi ja fosforvolframhappe toimel, mitte aga keetmisel. Peptoone ammooniumsulfaat ei sadesta, kuid nagu albuminoosidki annavad nad valkudele omast biureetreaktsiooni (valkude ja peptoonide aluseline lahus muutub värviliseks, kui talle lisatakse mõni tilk nõrka vasksulfaadilahust). Neist veelgi lihtsamad ühendid kannavad liitunud amiinhapete arvule vastavalt polü-, tri- või dipeptiidide nimetust.

Üksikutes valguliikides esinevad amiinhapped protsentuaalselt erinevas vahekorras ning mõned amiinhapped võivad teatavates valguliikides koguni puududa.

LOOMADE VÄLISEID ERINEVUSI INIMESEGA VÕRRELDES

Loomaanatoomiaga tutvumist alustades lähtub õppija tavaliselt nendest teadmistest, mis tal on inimesest. Et aga inimene püstseisu tõttu ja jäsemetippude hargnemise osas põllumajandusloomadest oluliselt erineb, on otstarbekohane iseloomustada lühidalt loomade erinevusi inimesega võrreldes enne, kui asuda loomakeha üksikasjalisele kirjeldamisele.

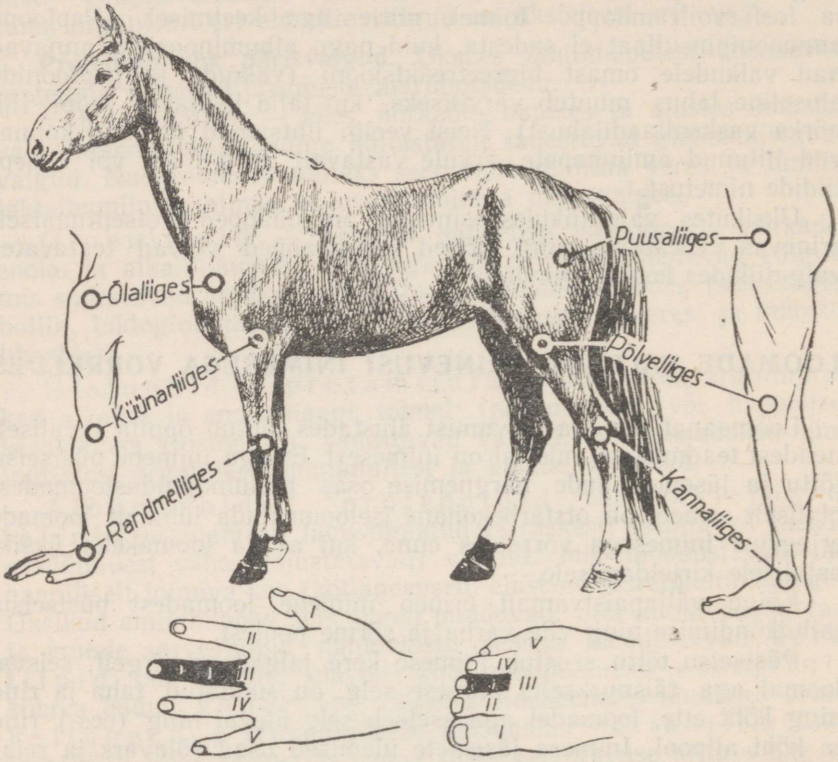
Kõige väljapaistvamalt erineb inimene loomadest püstseisu, tallulkõndimise ning viie varba ja sõrme poolest.

Püstseisu tõttu seostub inimese kere jalgadega sirgelt, seisval loomal aga täisnurkselt; inimese selg on suunatud taha ja rind ning kõht ette, loomadel aga asetseb selg üleval ning (ees-) rind ja kõht allpool. Inimese jäsemete ülemised osad (õlavars ja reis) ulatuvad kerest välja, loomadel aga on nad kerega liitunud. Loomadel algab jäsemete vaba osa alles küünarnukiga (eesjäsemeis) ja põlvega (tagajäsemeis). Tavalisemaks suurusmõõtmeks on inimesel taldadest lagipeani ulatuv pikkus, loomadel eesjäsemete kohalt mõõdetav (turja) kõrgus; järelikult pole tähendatud mõõtmed otseselt võrreldavad. Inimesel on püstseisu tõttu keha kandest vabanenud eesjäsemed muutunud vabalt liikuvaiks haaramiselundeiks — käteks; loomadel seevastu on nii taga- kui ka eesjäsemed jäänud jalgadeks, s. o. keha kandvateks ja edasitoimetavateks organiteks.

Tallulkõndijat inimest jäljendades peaks loom maapinnale toetuma kannast allpool seisva jäsemeosa tagapinnaga; inimene seevastu peaks kassi või koera jäljendades toetuma varvastele ja sõrmedele ning sõralisi või hobust järele aimates üksnes varvaste

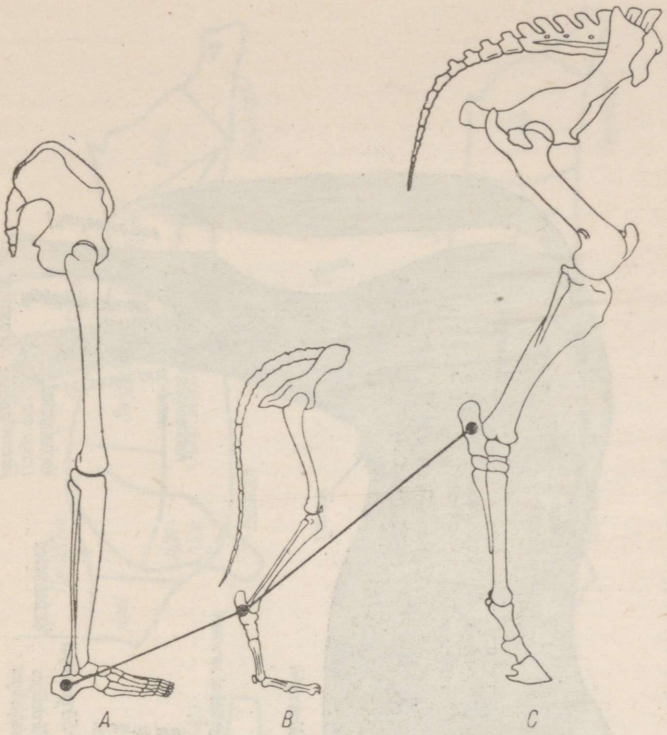
ja sõrmede tippudele. Inimesel maapinnale toetuv kand seisab hobusel maapinnast kõrgel üleval.

Kõik põllumajandusloomade kunagised esivanemad olid viievarbalised. Pika arenemiskäigu kestel on see arv kahanenud, muutudes kõige väiksemaks hobusel. Varbaid märgitakse järjenumbritega



Joonis 31. Hobuse jäsemete üksikosade võrdlus inimese jäsemetega. (O r i g.)

seest väljapoole. Seega on I varbaks meie suurvarvas ja V-ks meie väikevarvas. Pöial on I sõrm ja väike sõrm V-es. Hobusel on varvastest püsinud nii ees- kui ka tagajäsemeis ainult III (kunagistest keskmine), veisel ja lambal III ja IV ning seal II, III, IV ja V varvas. Nagu esitatust nähtub, algab varvaste kadu seest- ja väljastpoolt. Erinevust loomade ja inimese jäsemete lõpposade toetumisviisis ja varvaste arvus näitavad joonised 31 ja 32.



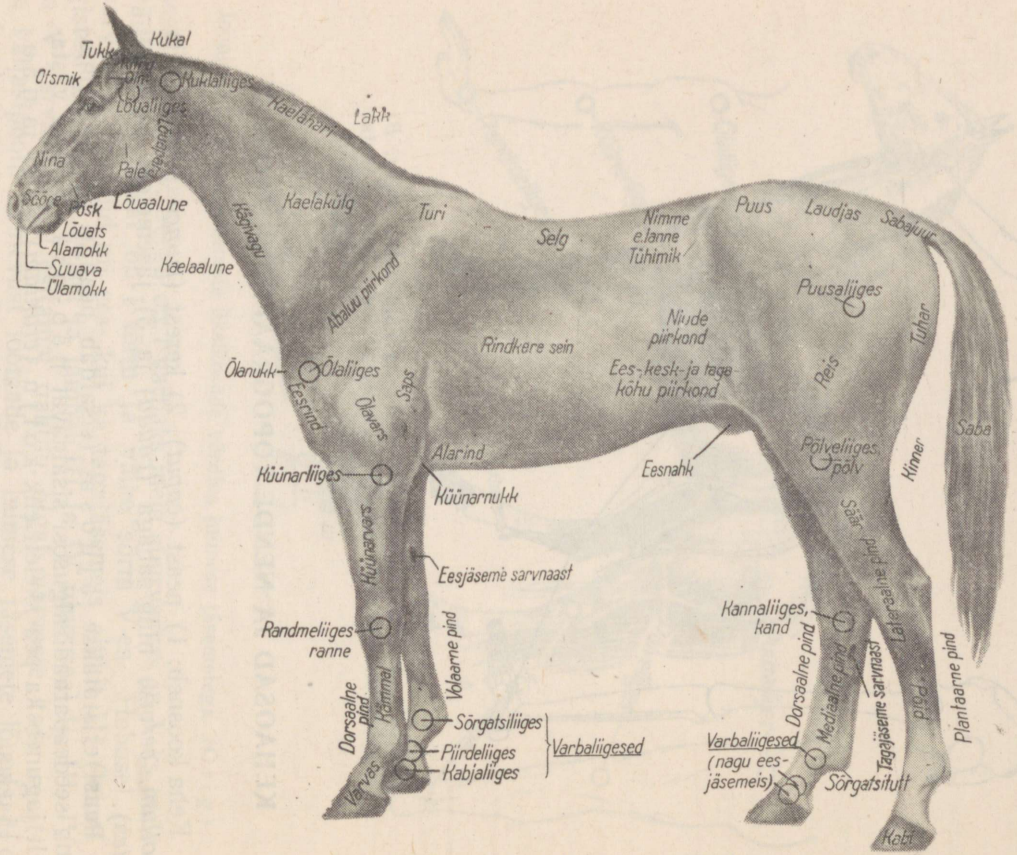
Joonis 32. Tallulkõndija (inimene, *A*), varbailkõndija (koer, *B*) ja kabjulkõndija (hobune, *C*) tagajäseme toes. Joon ühendab kandluid.

KEHAOSAD JA NENDE TOPOGRAAFILINE JAOTUS

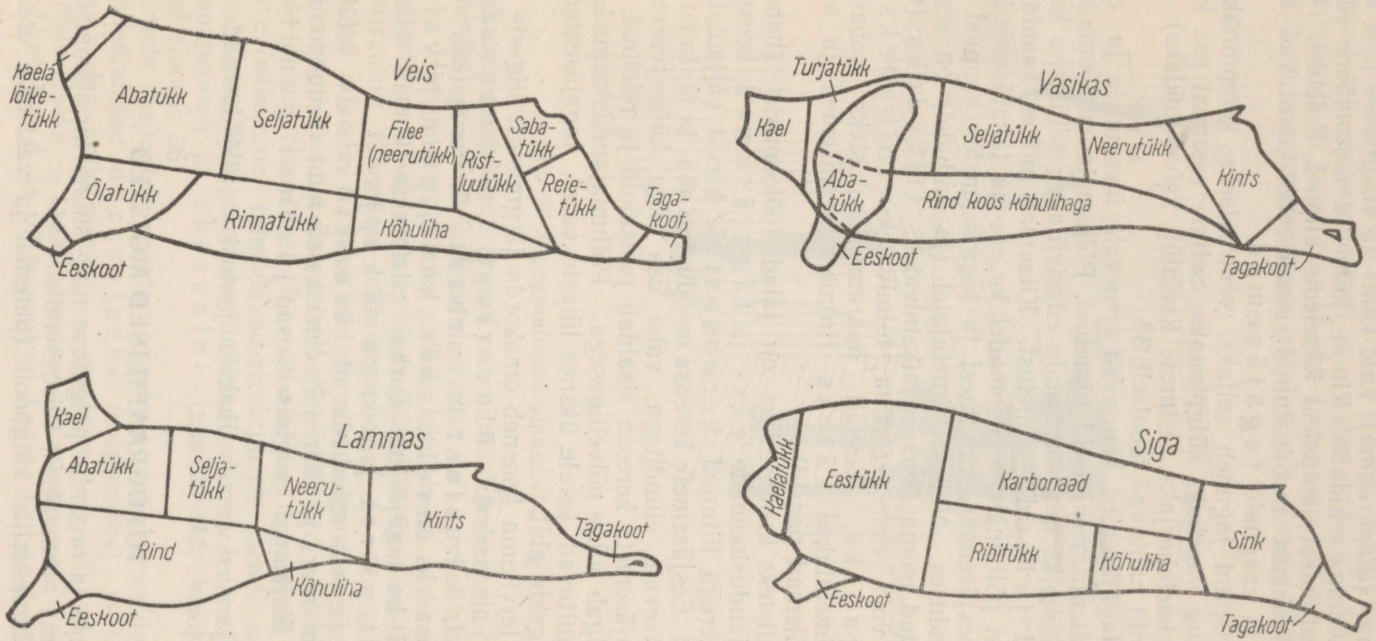
Keha koosneb: 1) peast (*caput*), 2) kerest (*truncus*) ühes kaela (*collum, cervix*) ning sabaga (*cauda*) ja 3) jäsemetest (*extremitates*).

Peas eristatakse a j u o s a (sisaldab peaaju) ja hingamis- ning seedeaparaadi algusosi sisaldavat n ä o - o s a. Sellele vastavalt jaguneb ka pea skelett ehk k o l j u (*cranium*) a j u - ja n ä o - k o l j u k s.

Kehast peamise osa moodustav **kere** jaguneb (välja arvatud kael ja saba) kolme ossa: 1) r i n d (*thorax*), 2) k õ h t (*abdomen, venter*) ja 3) v a a g e n (*pelvis*). Neile jaotustele vastavalt jaguneb nn. s u u r k e r e õ õ s: 1) r i n n a õ õ n e k s (*cavum thoracis*), 2) k õ h u õ õ n e k s (*cavum abdominis*) ja 3) v a a g n a õ õ n e k s (*cavum pelvis*). Kaht esimest õõnt eraldab v a h e l i h a s ehk



Joonis 33. Hobuse keha piirkonnad. (O r i g.)



Joonis 34. Loomade lihakeha kulinaarne jaotus.
(Vahepeal sea osas kehtestatud muudatuste kohaselt jagatakse karbonaad eespoolseks seljatükiks ja tagapoolseks neerutükiks, kusjuures neerutüki juurde kuuluvaks loetakse ka kõhuliha.)

diafragma (*diaphragma*), kuid kõhu- ja vaagnaõõs pole teineteisest vaheseinaga eraldatud. Rinna-, kõhu- ja vaagnaõõne edasistest topograafilistest jaotustest kõneleme allpool. Roietest, rinnalülidest ja rinnakust moodustunud rinnakorvile kinnituvad eesjäsemed ja vaagnale tagajäsemed.

Kere välispind jaguneb seljaks, ventraalseks kerepinnaks ja paremaks ning vasakuks külgpinnaks. Seljale vastavat osa kaelal nimetatakse kaelaharjaks (esimese kaelalüli kohal kuklaks). Edasised regioonid nähtuvad jooniselt 33.

Ees- ja **tagajäsemed** kannavad erinevale ülesandele ja ehitusele vastavalt mitmesuguseid nimetusi. Põllumajandusloomadel on nad keha kandjaiks ja maad kaudu edasiviijaiks; sellistena kannavad jäsemed jalgade nimetust. Kitsamas mõttes kasutatakse jala nimetust põllumajandusloomadel ka ees- ja tagajäseme kaugmise osa (eesjäsemetes randmest ja tagajäsemetes kannast allapoole) tähenduses. Vähestel imetajatel (ja lindudel) on eesjäsemed muutunud looma õhus edasikandvateks tiibadeks (nahkhiirelistel) või vees aerudena toimivateks loibadeks ehk sõudjalgadeks. Eeskätt haaramisliigutusteks kohanenud jäsemeid nimetatakse käteks (inimese eesjäsemed ja ahvide jäsemete mõlemad paarid).

Eriti olulisteks kehaosadeks on jalad tööloomadel (hobusel). Põllumajandusloomade ees- ja tagajäsemed koosnevad ülemisest, kerega liitunud kereosast ja kerest väljaulatuvast vabast osast. Eesjäsemete kereosa moodustub aba- ja õlaluust ühes neid ümbritsevate elunditega, vaba osa aga küünarvarrest ja jalast. Tagajäsemete kereosa sisaldab puusaluid ja reieluud, kuna vaba osa algab alles põlveliigesega. Põllumajandusloomade eesjäsemed kinnituvad kerele üksnes lihaste varal, tagajäsemed aga (puusa-) liigeste abil.

Eesjäse tervikuna koosneb omakorda järgmistest liigeste varal eraldatud alaosadest: õlavarrest, küünarvarrest, randmest, kämblast ja varbast või varvastest. Tagajäseme alaosadeks on reis, säär, kand, põid ja varbad. Nii ees- kui ka tagajäseme varbal eristatakse ülevalt allapoole sõrgatsit, piiret ja sõrga või kapja.

Õlavars ja reis moodustavad jäsemetüvendi (stülopoodiumi), küünarvars ja säär jäsemekesendi (zeugopoodiumi) ja jäsemete ülejäänud kaugmised osad jäsemelõpundi (autopoodiumi).

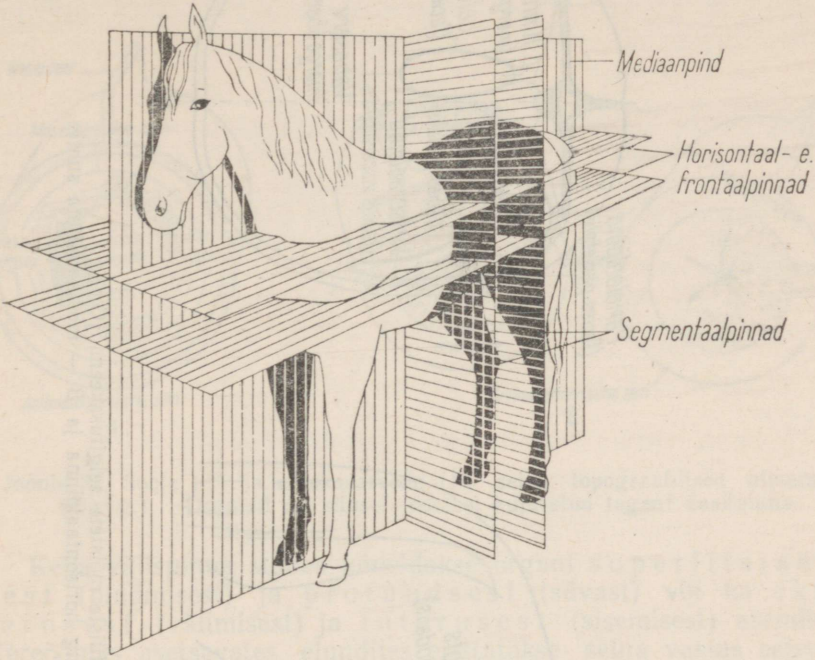
Põllumajandusloomade lihakeha jaotusi ja tükeldusosade nimetusi näitab joonis 34.

TOPOGRAAFILISED MÕISTED

Kehaosade ja organite paigutuse ning suuna kirjeldamisel lähtutakse looma normaalsest seisuasendist.

Keha sümmeetrilisi külgpooli (paremat ja vasakut) eraldavat

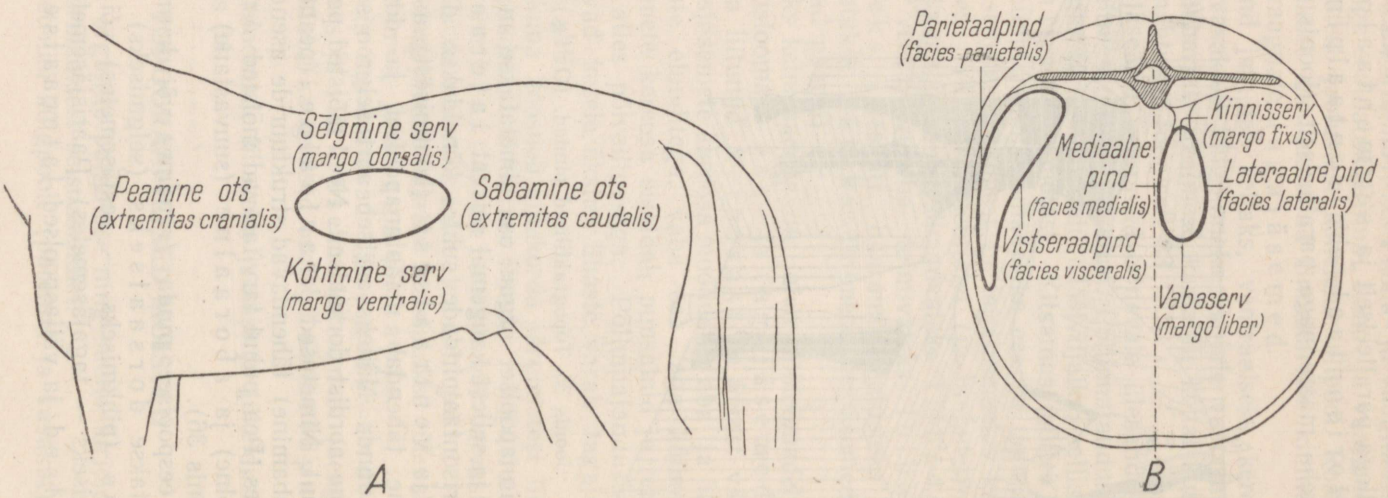
pinda nimetatakse mediaanpinnaks; sagitaalpinnad asetsevad sellega paralleelselt ja segmentaalpinnad transversaalselt. Horisontaal- ehk frontaalpinnad lõikavad neljajalgse keha maapinnaga paralleelselt (joonis 35).



Joonis 35. Topograafilised pinnad. (Orig.)

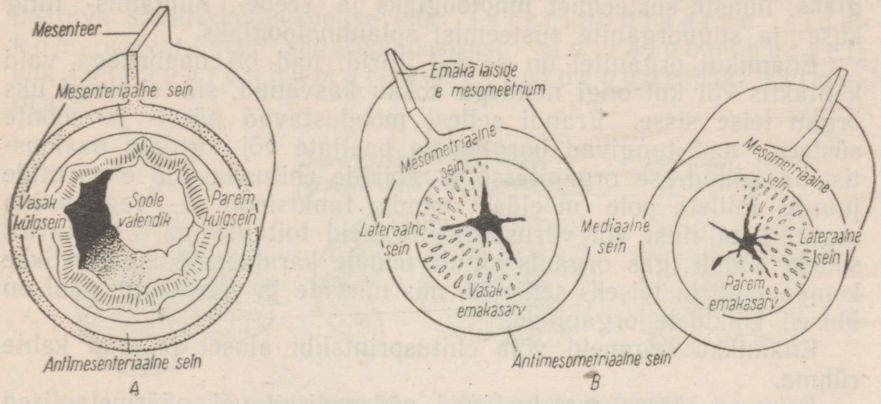
Mediaanpinnapoolset organi osa nimetatakse mediaalseks (keskmiseks) ja sellest kaugemal seisvat lateraalseks (külgmiseks). Horisontaalpindade suhtes kõneldakse dorsaalsest (selgmisest) ja ventraalsest (kõhtmisest) asendist, kusjuures ventraalne tähendab maapinnapoolset ja dorsaalne sellest eemalduvat suunda. Näiteks asetseb aort selgroo suhtes ventraalselt ja viimane aordist dorsaalselt. Need mõisted pole tarvitatavad jäsemete puhul. Nimetused kraniaalne (peamine) ja kaudaalne (sabamine) tähendavad struktuuride asendit segmentaalpindade suhtes. Pea puhul tarvitatavad mõisted oraalne (suumine, suupoolne) ja aboraalne (suuvastane) on samatähenduslikud (joonis 36).

Jäsemete eespoolset pinda (randme- või kannaliigesest allpool) nimetatakse dorsaalseks (selgmiseks) ja tagapoolset volaarseks (pihkmiseks — eesjäsemetes) või plantaarseks (taldmiseks — tagajäsemetes). Paarisjäsemete vastaspinnad on mediaalsed ja väljaspoolsed lateraalsed. Samatähen-



Joonis 36. Topograafiliste mõistete selgitusskeem. (O r i g.)
A — nimetused segmentaal- ning horisontaalpinna ja *B* — mediaanpinna suhtes.

duslikena tarvitatakse eesjäsemete puhul mõisteid radiaalne ja ulnaarne ning tagajäsemete puhul tibiaalne ja fibulaarne. Proksimaalseks (lähimiseks) nimetatakse kerele lähemal seisvat jäseme (või jäsemeluu) osa ja distaalseks (kaugmiseks) kaugemal seisvat osa.



Joonis 37. Soole (*A*) ja emakasarvede (*B*) seina topograafilised nimetused. (Orig.) Organid on siinsel joonisel kujutatud tagant vaadatuna.

Keha välispinna suhtes kõneldakse organi superfitsiaalsest (pindmisest) ja profundsest (süvast) või ka eksternsest (välimisest) ja internsest (sisemisest) asendist. Kereõõntes asetsevates elundites eristatakse seina vastas seisvat parietaal- ja sisusepoolset vistseraalpinda (joonis 36).

Muutuva asendiga elundite (soolte, emaka) puhul kasutatakse topograafilistes mõistetes lähtepunktina nende sideme (keskmete või laisidemete) kinnitusjoont (joonis 37).

ORGANITE EHITUSPRINTSIIP

Karakteerse kuju, asendi ja talitlusega makroskoopilist ehituslikku üksust organismis nimetatakse elundiks ehk organiks. Nii on keel, hambad, magu, maks jt. seedeorganiteks, süda vereringeelundiks, neerud kuseelunditeks jne. Üldisema ülesande teenistuses seisev organite kogu moodustab elundkonna ehk organite süsteemi.

Loomorganismis eristatakse järgmisi organite süsteeme:

1) skeleti- ehk toesesüsteem (*systema sceleti*)
2) lihaste süsteem (*systema musculorum*)
3) seedeorganite süsteem (*systema digestorium*)
4) hingamisorganite süsteem (*systema respiratorium*)
5) kuse- ja suguorganite süsteem (*systema urogenitale*)

6) soonte süsteem (*systema vasorum*)
7) inkreetelundid (*organa endocrinonta*)
8) närvisüsteem (*systema nervorum*)
9) meeleorganid (*organa sensuum*)
10) nahk (*integumentum commune*)

Õpetust skeletisüsteemist ehk luudest nimetatakse **osteoloogiaks**, lihaste süsteemist **müoloogiaks** ja seede-, hingamis- ning kuse- ja suguorganite süsteemist **splanhnoloogiaks.**

Enamikul organitel on selged piirid: nad on naabritega vaid kontaktis või kui ongi nendega kokku kasvanud, siis ei tungi üks organ teise sisse. Erandi sellest moodustavad närvi- ja soonte süsteem: nad tungivad hargnevate paeljate või torujate moodustistena kõikidesse organitesse ja kõikide ehituslikkude elementide juurde, milleta pole mõeldav nende funktsioon — reguleerida organite talitlust või varustada organeid toitainetega. Vastavalt sellele leidub igas organis ainult temale karakteerseid ehituslikke komponente ja teiseks selliseid, mis närvide ja veresoonte näol on ühised kõikidele organitele.

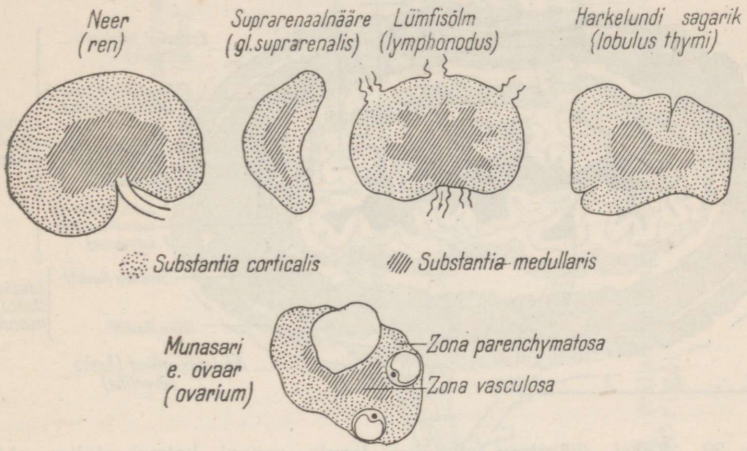
Enamikku organeid võib ehitusprintsiibi alusel jaotada kahte rühma.

Esimese rühma moodustavad näärmelised või näärmetaolised organid. Siia kuuluvad seinavälised seedenäärmed (suured süljenäärmed, maks, pankreas), piimanääre ehk udar, lisasugunäärmed isasloomadel (põisiknäärmed, eesnääre ja kusitisibulanäärmed), neerud, sugunäärmed, kopsud ja ka endokriinelundid (epi- ja hüpofüüs, türeoidea, paratüreoidea, harkelund, suprarenaalnäärmed). Vastandina teisele rühmale võiksime neid nimetada ka kompaktseteks organiteks.

Teise rühma moodustavad torukujulised, õõnsad organid, milledes ehituslikud elemendid on koondunud kontsentriliste kihtide näol telgmise valendiku ümber. Siia kuuluvad seedekanalit ning hingamis-, kuse- ja suguteid moodustavad organid, vere- ja lümfisooned, kere- ja liigeseõõnte sein. Järgnevalt iseloomustame kummagi organite rühma ehitusprintsiipi.

Näärmelistes või näärmetaolistes ja ka paljudes teistes pehme konsistentsiga organites (süljenäärmetes, maksas, neerudes, munandites, endokriinorganites, lümfisõlmedes, põrnas) eristatakse organit väljastpoolt katvat kihnu ehk kapslit (*capsula*) koos organisisese sidekoelise sarra ehk interstitsiaalkoega. Kui organisisese sarra osad jaotavad organi enam-vähem üksteisest isoleeritud ruumideks, siis nimetatakse neid vaheseinteks ehk septideks (*septa*), väätja kuju puhul aga kannavad nad põrkade ehk trabeekulite (*trabeculae*) nimetust. Organisisese sarra vaheruumides (silmades) asetsevad organi talitlust kandvad elemendid mitmekujuliselt rühmitatuina; vastandina interstitsiaalkoele kannab nende talitluslikkude elementide kogum näärmelistes organites tavaliselt parenhüümi nimetust (põrnas nimetatakse põrkadevahelist kude pulbiks).

Organi sidekoeline väliskate koos organisisese sarraga piirab organit väljastpoolt, liidab ta ühtseks ehituslikuks tervikuks ja jaotab ta samal ajal alaosadeks, mida näärmelistes organites nimetatakse sagarikkudeks (*lobuli*) ning närvides, lihastes ja kõõlustes kimpudeks (*fasciculi*). Et sidekude ulatub vaheseintest ja põrkadest ka sagarikkude sisemusse, parenhüümelementide vahele, siis eristatakse plaatidest või põrkadest moodustuva sagarikkudevahelise ehk interlobulaarse sidekoe kõrval veel sagarikkudesisest (intralobulaarset) ehk intraparenhümatoosset sidekude ehk stroomat.



Joonis 38. Organid, milledes eristatakse koor- ehk kortikaal- ja säsi- ehk medullaarollust. (Orig.)

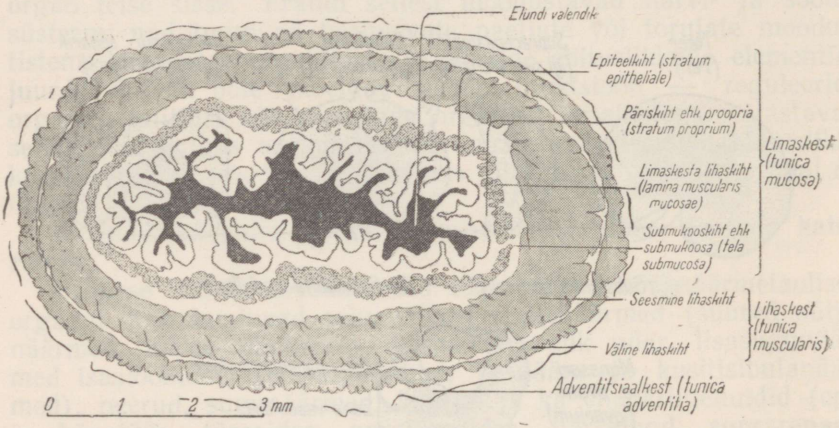
Inter- ja intralobulaarse sidekoelise sarra kaudu kulgevad parenhüümelementide juurde vere- ja lümfisooned ning närvid; need kasutavad peamiselt interlobulaarset sidekude, kuid üksikutes näärmetes (süljenäärmed) paiknevad vere- ja lümfisooned koos näärmejuhaga ka sagarikusiseselt. Paljudes näärmetes sisaldavad kihn ja põrgastik erineval määral silelihaskiude; eriti rikkalikult esineb neid lisasugunäärmetes ja põrna kihnus ning põrkades; siin aitavad nad kaasa näärmenõre või (põrnas) organisisese vere väljutamisele.

Parenhüümelementideks on näärmelistes organites epiteelirakud. Rühmitudes moodustavad nad viimasüsteemiga seostuvaid näärmetuubuleid või alveoole. Üldiselt aga tingib näärmeliste organite ehituslikku mitmekesisust just parenhüümkoe ehitus.

Teatavates organites on pindmised kihid sügavamatest ehituselt ja isegi makropildilt erinevad; sel puhul kõneldakse organi koor- ja säsiollusest (*substantia corticalis* ja *s. medullaris*) või, nagu kesknärvisüsteemis, valge- ja hallollusest

(*substantia alba* ja *s. grisea*); munasarjades kannavad vastavad alad parenhüüm- ja vaskuloostsooni nimetust (joonis 38). Piiratud alaga ja tavaliselt lohustunud paika organi pinnal, mille kaudu organisse tungivad veresooned ja närvid ning mille kaudu väljub näärmejuha, nimetatakse organi väratiks (*hilus*; maksas *porta*).

Torujate organite struktuur on kihiline. Kihistise kõige ulatuslikumaid alajaotusi nimetatakse kestadeks (*tunicae*) ja viimaste alaosi kihtideks (*strata, laminae, telae*) või alakihtideks (*substrata*).

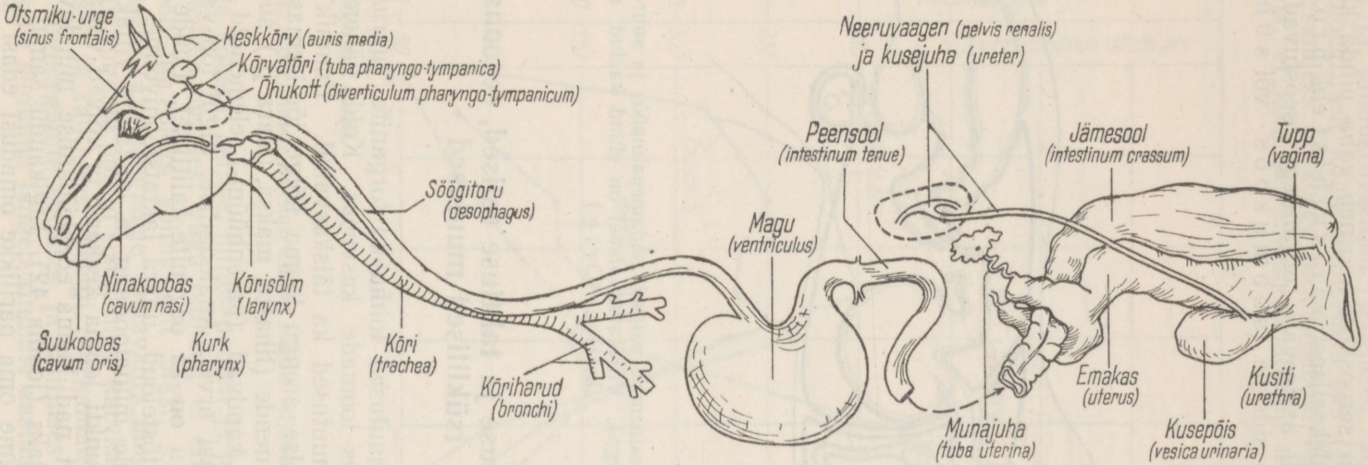


Joonis 39. Kassi söögitoru ristlõige toruja organi kolmekestalise ehituse näitena. (Orig.)

Enamiku torujate organite sein on kolmekestaline (joonis 39). Neist kestadest nimetatakse sisemist, organi valendikku piiravat kesta välismaailmaga ühenduses seisvates õõnesorganites limaskestaks (*tunica mucosa*) ja vere- ning lümfisoontes sisekestaks (*tunica intima*). Keskmine kest kannab lihaskoest koosnedes seede-, hingamis- ja kuse- ning suguorganites lihaskesta (*tunica muscularis*) ja vere- ning lümfisoontes keskkesta (*tunica media*) nimetust. Kereõõnes asetsevad ja vaba pinda omavad organid on väljastpoolt kaetud kelme ehk serooskestaga (*tunica serosa*); väljaspool kereõõnt liituvad nad (näiteks kõri, söögitoru, pärasoole lõpposa jt.) naaberorganitega, samuti nagu vere- ja lümfisoonedki, adventitsiaal- ehk konjunktivaalkesta (*tunica adventitia* ehk *t. conjunctivalis*) kaudu.

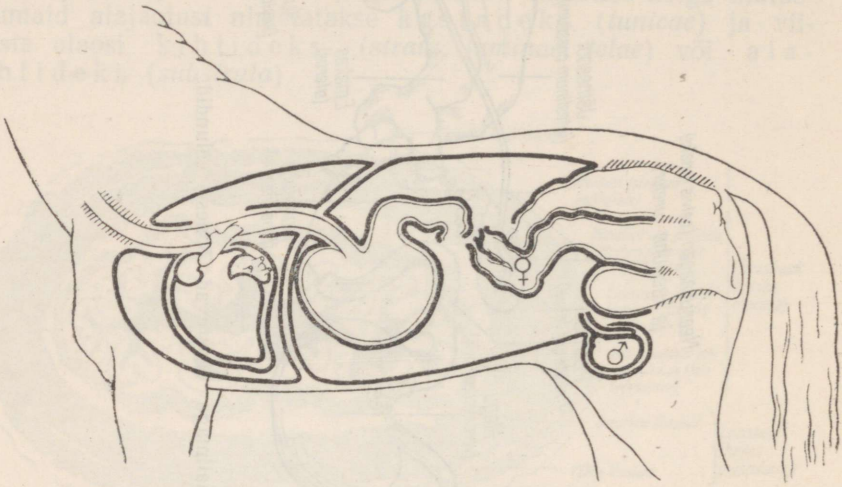
Limaskesta esinemise paiku näitab joonis 40 ja serooskesta esinemise alasid joonis 41.

Serooskest kannab rinnaõõnes pleura (rinnakelme) ja kõhuning vaagnaõõnes peritoneumi (kõhukelme) nimetust.



Joonis 40. Limaskestaga kaetud (välismaailmaga seostuvad õõnes-) elundid. (Orig.)

Nii limas- kui ka serooskest koosneb vaba pinda katva epiteelkihi kõrval sidekoelisest päriskihist ehk proopriast. Lihaskestaga või all asetsevate organitega seostuvad mainitud kestad kohevakiulise sidekoe (submukoos- või subserooskihi) abil.

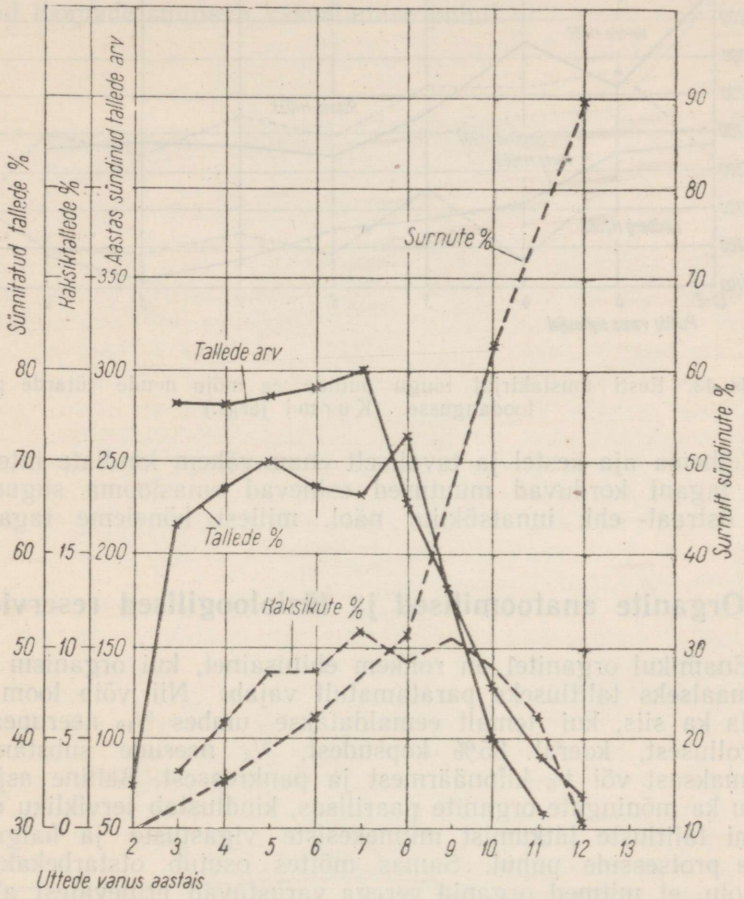


Joonis 41. Serooskesta esinemise paigad: südamepaunaõõs ja suured kereõõned (märgitud jämeda joonega). Viirutatud aladel on elund kaetud adventitsiaalkestaga. (Orig.)

Organite ehituse ja talitluse ealised, sesoonsed ja tsüklilised muutused

Väga olulised muutused toimuvad organite suuruses, kujus, ehituses ja talitluses loomade kasvueas. Kuid vähemal määral jätkuvad sellised muutused ka täiskasvanul. Enamik organitest saavutab maksimaalse arengu looma kõige jõulisemas eas, kuid vanaduses taandub nende (lihaste, maksa, udara jt.) suurus uuesti või nende talitlust kandvad (parenhüüm-) elemendid vähenevad kasvava sidekoemassi arvel. Analoogilise, algul tõusva ja hiljem langeva kõvera kuju on ka organite talitlusel. Luude kandejõud ja tugevus, lihaste tõstejõud, udara laktatsioonivõime, naha villaproduktsioon, lindude munatoodang ja imetajate viljakus — kõik need jõuavad haripunkti looma keskeas ja võivad vanas eas langeda sel määral, et nad looma edasipidamise muudavad majanduslikult mittetasuvaks (joonis 42). Ligikaudu samal viisil muutub ka loomade võime oma pärilikke omadusi edasi anda. Kõige

jõulisemad ja produktiivsemad järglased sünnivad vanematest, kes on bioloogiliselt kõige jõulisemas eas (joonis 43). Loomade aretuse ülesandeks on kõrge produktsiooni taotlemise kõrval saavutada seda, et kõik produktsiooninäitajad moodustaksid suhteli-

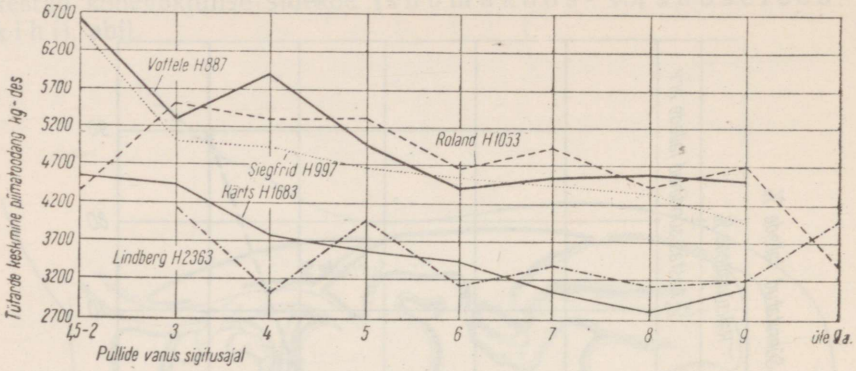


Joonis 42. Ühevanuste meriino uttede rühma viljakuse ealised muutused.

selt lameda kõvera, sellise, milles noorea ja produktsiooni lõpu ea näitajad keskea omadest väga oluliselt ei erineks, ja et loomade produktsiooni-iga oleks võimalikult pikk.

Sesoonseid (aastaaegadele vastavaid) muutusi on kõige üksikasjalisemalt tundma õpitud naha ning karvkatte ja endokriinorganite ehituses ja talitluses. Veelgi ilmekamalt esinevad sesoonsed muutused suguorganite ehituses ja talitluses nendel imetajatel ja lindudel, kelle sigimine langeb kindlale aastaajale. Põllumajandus-

loomadest on selline sesoonsus veel võrdlemisi tugevasti säilinud märal ja utel, kuna aga lehm ja siga on kodustamise tagajärjel sigimises sesoonsuse peaaegu kaotanud.



Joonis 43. Eesti mustakirjut tõugu pullide ea mõju nende tütarde piimatoodangusse. (K u r m i järgi.)

Lühema aja kestel ja tavaliselt enam-vähem kindlate intervallide tagant korduvad muutused esinevad emasloomа suguorganite östraal- ehk innatsüklite näol, millest kõneleme tagapool.

Organite anatoomilised ja füsioloogilised reservid

Enamikul organitel on rohkem ehitusainet, kui organism seda normaalseks talitluseks paratamatult vajab. Nii võib loom ellu jääda ka siis, kui temalt eemaldatakse umbes $^{9}/_{10}$ neerupealiste koorollusest, koeral 85% kopsudest, $^{2}/_{3}$ neerude substantsist, $^{3}/_{4}$ maksast või $^{4}/_{5}$ kilpnäärmest ja pankreasest. Selline asjaolu, nagu ka mõningate organite paarilisus, kindlustab tervikliku organismi talitluste jätkumist mitmekesiste vigastuste ja haiguslikkude protsesside puhul. Samas mõttes osutub otstarbekaks ka asjaolu, et mitmed organid verega varustuvad erinevatest allikatest ja et veresoonte vahel leiduvad rikkalikud seosed ehk anastomoosid. Ka asjaolu, et vigastuse puhul allesjäänud organi osa või säilinud paariselund tavalisest suuremaks kasvab (k o m p e n s a t o o r n e h ü p e r t r o o f i a), on üheks organismi kohanemisvahendiks.

Lisaks anatoomilisele reservile on organid varustatud ka teatava füsioloogilise reserviga, s. o. nende jõudlusvõime on suurem sellest, mida nad ära kasutavad organismi tavalistes olelustingimustes. Normaalsetes tingimustes on see vajalik võimalikkude pingutuste jaoks, kuid organi vigastuse puhuks on see asjaolu edasiseks kompensatsiooni teguriks. Füsioloogilised reservid täie-

nevad organismis veel sel teel, et mitmed organid vajaduse korral üksteist talitluslikult asendavad. Selline talitluslik plastilisus on eriti välja kujunenud kesknärvisüsteemis.

Organite ehituslikud ja talitluslikud reservid on aluseks ja kaasaaitajaiks loomade produktsiooni tõstmisel ja nad suurenevad loomade suunava kasvatamise puhul.

SKELETISÜSTEEM

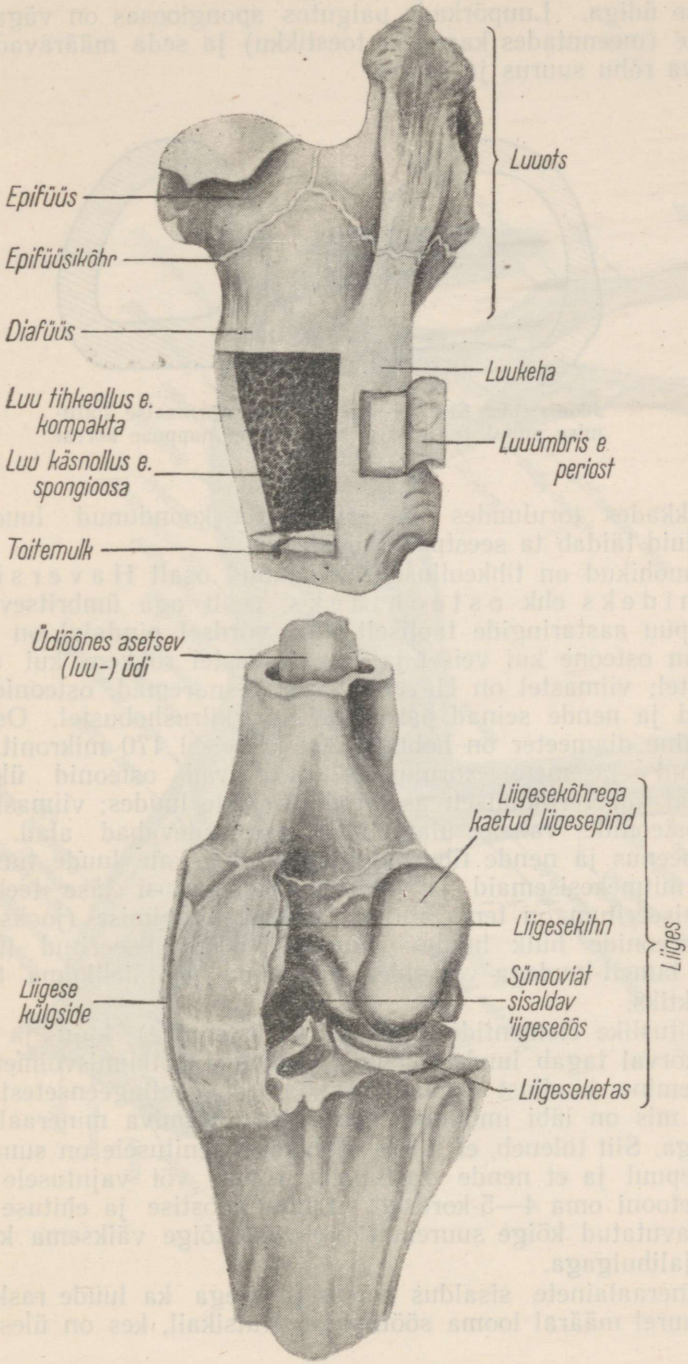
SKELETIST ÜLDISELT

Luu- ja kõhrkoest moodustuv skelett ehk toes on keha toeks ning samal ajal ka keha suuruse ja kuju määrajaks. Mitmed skeleti osad piiravad elutähtsaid organeid, kaitstes neid mehaaniliste vigastuste eest; selliselt toimib rinnakorv südame ja kopsude suhtes, luine vaagen kuse- ja suguorganite suhtes ning ajukolju ja selgroog peaaju ning seljaaju suhtes. Organretseptorid (silm, kõrv ja haistmisorgan) on samuti osaliselt või täielikult luudest ümbritsetud. Skeleti lihastega seostunult toimivad luud kangidena ja moodustavad koos lihastega liikumis- ehk lokomotoorse süsteemi. Samal ajal on skelett mineraalainete (eriti kaltsiumi- ja fosforisoolade) varupaigaks ja temas leiduva luuüdi kaudu vereloomeorganiks.

Kuju alusel jaotatakse skeleti luud pikkadeks (esinevad jäsemetes), lamedateks (paiknevad peamiselt koljus) ja lühikesteks (leiduvad väga erinevates skeleti osades). Silindrikujulistes pikkades luudes eristatakse paksenenud luuotsi ehk epifüüse ja viimaste vahel asetsevat luukeha ehk diafüüsi. Kasvavates luudes on mõned luuotsad kehaga seostunud epifüüskõhre abil. Toruluude sisemuses asetseb üdiga täidetud üdiõõs (joonis 44).

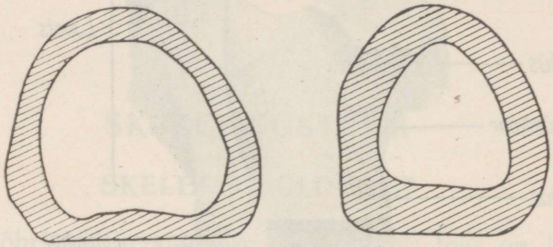
Luud koosnevad väljaspoolsest tihkeollusest ehk kompaktast ja seespoolsest käsnollusest ehk spongioosast. Luu tugevust määrav tihkeollus on pikkades jäsemete luudes koondunud peamiselt diafüüsi kohale ja luuotstele läheb ta üle kord-korralt õhenedes. Suhteliselt õhuke on tihkeollusest moodustunud kiht lamedates ja lühikestes luudes. Tihkeolluse paksus on mitmesugustes luudes erinev ja samal ajal sõltub ta looma kasvatamise tingimustest, toitmisoludest ja looma füsioloogilisest seisundist. Mineraalainete nappuse korral toidus, samuti ka loomade tiinuse ajal ja laktatsiooni kõrgperioodil vähenevad luudes mineraalainete (kaltsiumi- ja fosforisoolade) varud ning koos sellega õheneb ka luude tihkeollus (joonis 45). Neid muutusi jälgitakse elaval loomal röntgenoskoopiliselt.

Käsnollus moodustub õhukestest, käsnataoliselt isekeskis seos-



Joonis 44. Luu ja liigese osad. (Orig.)

tunud luuplaadikestest ja põrkadest, mille vaheruumid on täidetud punase üdiga. Luupõrkade paigutus spongioosas on väga korrapärane (meenutades kaarsilla toestikku) ja seda määravad luusse toimiva rõhu suurus ja suund.



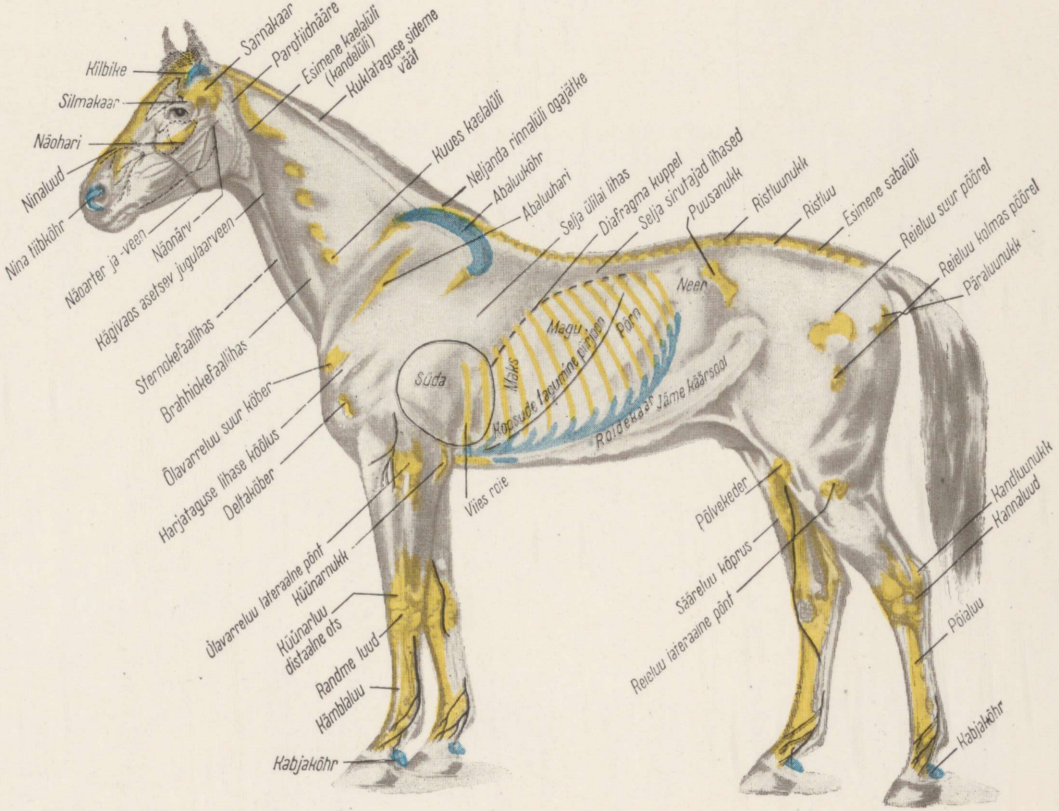
Joonis 45. Sea toruluu ristlõige normaalse toitumise puhul (paremal) ja kaltsiumi nappuse korral (vasakul).

Pikkades toruluudes on spongioosa koondunud luuotstesse, teisi luid täidab ta seestpoolt üleni.

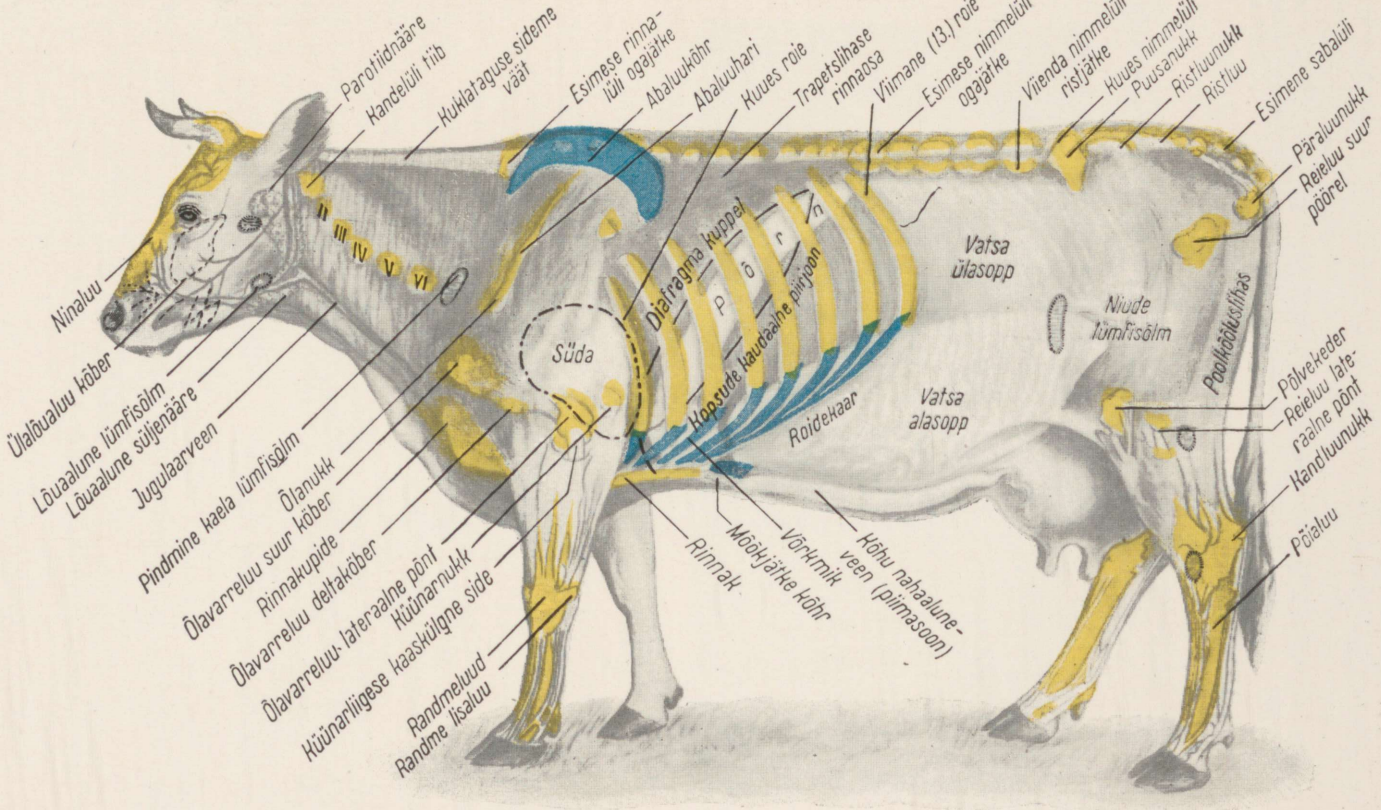
Luuõhikud on tihkeolluses koondunud osalt Haversi süsteemideks ehk osteonideks, osalt aga ümbritsevad nad luud puu aastaringide taoliselt. Luu võrdsel pindalal on hobusel rohkem osteone kui veisel ja kiirushobustel rohkem kui sammuhobustel; viimastel on Haversi kanalid suuremad, osteonid jämedamad ja nende seinad paksemad kui kiirushobustel. Osteonide keskmine diameeter on hobusel 200 ja veisel 170 mikronit. Viltu asetatud jäsemete toruluudes paiknevad osteonid üksteisele lähemal kui vertikaalselt asetatud jäsemete luudes; viimastes jäävad osteonide vahele ulatuslikud osteonidevabad alad. Osteonide peenus ja nende tihe paigutus on tugevate luude tunnuseks. Mida mitmekesisemaid ja jõulisemaid liigutusi jäse teeb, seda osteoniseeritum on tema ehitus. Looma treenimise (jooksu) korral osteonide hulk luudes suureneb. Osteoniseeritud luud on seega lamell-luudega võrreldes tõhusama ja täielikuma talitluse produktiks.

Ehituslike elementide (õhikute ja osteonide) kuju ja paigutuse kõrval tagab luude tugevust ja nende nõtkumisvõimet nende koosnemine kiudjast orgaanilisest ainest (kollageensetest kiududest), mis on läbi imbunud tsemendina toimiva mineraalsoolade massiga. Siit tuleneb, et luude vastupanu venitusele on suurem kui tammepuul ja et nende vastupanu rõhule või vajutusele ületab raudbetooni oma 4—5-kordselt. Luude koostise ja ehituse kaudu on saavutatud kõige suuremat tugevust kõige väiksema kaalu ja materjalihulgaga.

Mineraalainete sisaldus luudes ja seega ka luude raskus sõltub suurel määral looma söötmisest. Kutsikail, kes on üles kasva-



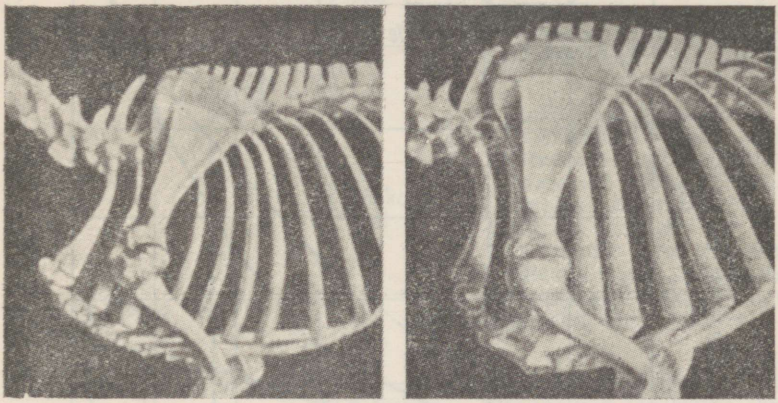
Hobuse väljastpoolt (naha kaudu) palpeeritavad skeleti osad ja mõnede siseorganite asend.



Veise väljastpoolt palpeeritavad skeleti osad ja mõnede siseorganite asend.

tatud piimaga või lihatoiduga, on anorgaanilisi aineid luus keskmiselt 50%, taimtoiduga üleskasvatatuil aga umbes 30%. Päikesevalgus ja D-vitamiin soodustavad mineraalainete ladestumist luudes. Nii on laudas üleskasvatatud põrsaste luude tuhasisaldus 3—5% võrra madalam kui sigadel, kes on üles kasvatamisel põrsastena iga päev saanud mitme tunni kestel väljas päikese käes viibida.

Söötmise osatähtsust areneva luustiku kuju ja suuruse suhtes näitab joonis 46. Ka luustikule kinnituvate lihaste intensiivne töö soodustab luude kasvu. Näiteks on ulukpardi tiivaluud kodupardi omadest umbes 25% võrra raskemad.



Joonis 46. Neljakuuste tallede rinnakorv tavalise (vasakul) ja tugeva (paremal) söötmise korral. (Možajeva järgi.)

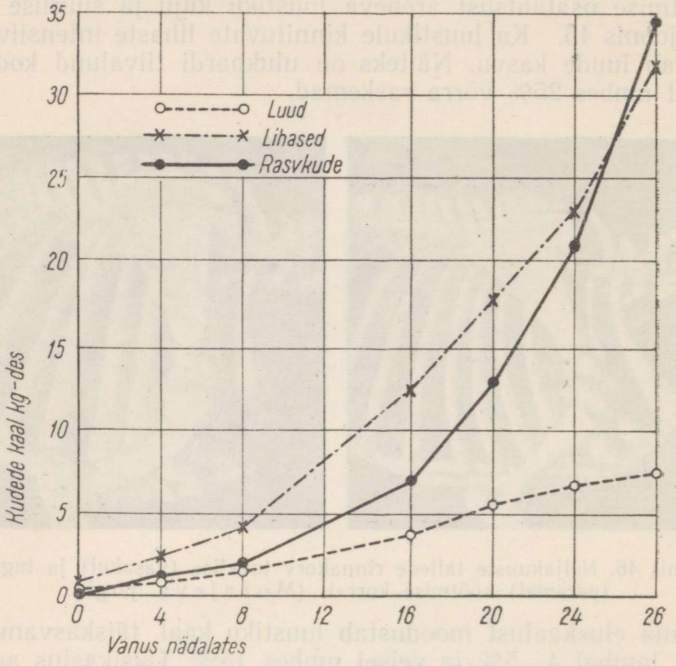
Looma eluskaalust moodustab luustiku kaal täiskasvanud seal 5—8%, lambal 4—5% ja veisel umbes 15%. Üksikasjus aga kõigub luustiku kaal, sõltudes luustiku mineraalainete sisalduse kõrval ka teiste kudede (eriti rasvkoe) arengust. Kõige väiksem on luustiku suhteline kaal nuumloomadel. Koos noorlooma kasvuga väheneb pidevalt luustiku kaalu osatähtsus, võrreldes lihaste ja rasvkoe kaaluga (joonis 47), millist asjaolu tuleb arvestada loomade tapaea määramisel.

Enamik toesest on lihastega kaetud, kusjuures kõige massiivsemad lihasemassid ümbritsevad selgroogu ja jäsemete vöötmeosi. Siin on väljastpoolt kombeldavad üksnes vähesed luujätked. Hoopis lihastevabad on seevastu hobuse ja mäletsejaliste jäsemete distaalsed luud randmest ja kannast alates; nende juurde ulatuvad ainult lihaste sidekoelised paelad — kõõlused.

Toese väljastpoolt kombeldavaid osi ja nende paigutuslikke suhteid mõningate siseorganitega näitavad hobusel ja veisel tahvlid II ja III.

Looteeas esineb toes kõhrelisena (primordiaalne skelett). Luukude tekib tema kohal algul üksikute luustumis-

ehk ossifikatsioonitsentrite näol, mis vastava kõhre pikitelje suunas kord-korralt kasvavad, kuni luukehast ja luuotstest alanud kasvukolded lõpuks nn. epifüüsikõhre kohal ühinevad. Epifüüsikõhre säilimiseni kestab ka toruluude kasv (seal keskmiselt 2,5, veisel 4,5 ja hobusel 5 aastani). Luude kasv jämeduses toimub neid ümbritseva periosti ehk luuümbrise varal. Luu-



Joonis 47. Lihakeha koostise ealised muutused suurt valget tõugu seal.

ümbris jätkab korduva mehaanilise ärrituse või vigastuse korral luukoe (luumuhkude ehk kooljaluude) kasvatamist ka peale luustiku kasvu lõppu. Üksnes ajukolju lage ja külgi katvad luud arenevad otseselt lootelisest sidekoest, ilma kõhrelise eelastmeta.

Täiskasvanud loomal on skeletis kõhre säilinud üksnes liigeste pindadel (liigesekõhr), roiete rinnakupoolsetes (sternaalsetes) otstes (roidekõhred); abaluu dorsaalses osas (abaluukõhr), rinnaku mõõkjätke otsal (mõõkjätkekõhr), nina vaheseinas (nina vaheseina kõhr) ja vähestes paikades mujal (tahvel I).

Luude arv täiskasvanud loomal on järgmine:

hobusel	197,	neist	57	paaritut (sümmeetrilist)
veisel	197,	„	55	„
seal	271,	„	61	„

Siia hulka pole arvatud kuulme-, südame-, peenise- ja seesamluid ning hambaid. Rinnak, ristluu ja puusaluud on arvestatud igaüks ainsa luuni. Skeleti jaotus ja luude nimed on esitatud järgnevas tabelis ja joonisel 48.

Skeleti jaotus. Skeletti ja selle alaosi moodustavad luud

- **Skelett ehk toes**
  - Telgskelett
    - Kolju luud
      - Ajukolju luud
        - Kuklaluu (*os occipitale*)
        - Vahekiiruluu (*os interparietale*)
        - Kiilluu (*os sphenoidale*)
        - Sõelluu (*os ethmoidale*)
        - Kiiruluud (*ossa parietalia*)
        - Oimuluud (*ossa temporalia*)
        - Otsmikuluud (*ossa frontalia*)
      - Näokolju luud
        - Ülalõualuud (*maxillae*)
        - Vahelõualuud (*ossa incisiva*)
        - Sarnaluud (*ossa zygomatica*)
        - Pisaraluud (*ossa lacrimalia*)
        - Ninaluud (*ossa nasalia*)
        - Sahkluu (*vomer*)
        - Suulaeluud (*ossa palatina*)
        - Tiibluud (*ossa pterygoidea*)
        - Alalõualuud (*mandibulae*)
        - Keeleluu (*os hyoideum*)
    - Kere luud
      - Selgroog ehk lülisammas
        - Kaelalülid (*vertebrae cervicales*)
        - Rinnalülid (*vertebrae thoracales*)
        - Nimmelülid (*vertebrae lumbales*)
        - Ristluulülid (*vertebrae sacrales*)
        - Sabalülid (*vertebrae caudales*)
      - Rinnakorv
        - Roided (*costae*)
        - Rinnak (*sternum*)
        - (Rinnalülid)
  - Võötme luud
    - Eesjäseme võötme luud
      - Abaluu (*scapula*)
      - Rangluu (*clavicula*) — Puuduvad põllumajandusloomadel
      - Kaarnaluu (*os coracoideum*) — Puuduvad põllumajandusloomadel
    - Tagajäseme võötme luud
      - Puusaluud (*ossa coxae*):
        - Niudeluu (*os ilium*)
        - Häbemeluu (*os pubis*)
        - Päraluu (*os ischii*)
    - Õlavarreluu (*os humeri s. brachii*)
    - Küünarvarre luud (*ossa antebrachii*):
      - Kodarluu (*radius*)
      - Küünarluu (*ulna*)
    - Randme luud (*ossa carpi*):
      - Randme proksimaalluud (*ossa c. proximalia*)

- Jäsemete skelett
  - Jäsemete vabade osade luud
    - Eesjäseme vaba osa luud
      - Randme radiaalluu (*os carpi radiale*)
      - Randme vaheluu (*os. c. intermedium*)
      - Randme ulnaarluu (*os c. ulnare*)
      - Randme lisaluu (*os c. occessorium*)
      - Randme distaalluud (*ossa c. distalia*):
        - 1., 2., 3., 4. ja 5. randmeluu (*os carpale* I, II, III et IV)
      - Kämblaluud (*ossa metacarpi*) 1.—5.
      - Varbaluud (*ossa digitorum*):
        - Esimene e. proksimaalne varbalüli (*phalanx prima seu proximalis*)
        - Teine e. keskne varbalüli (*phalanx secunda seu media*)
        - Kolmas e. distaalne varbalüli (*phalanx tertia seu distalis*)
    - Tagajäseme vaba osa luud
      - Reieluu (*os femoris*)
      - Sääre luud (*ossa cruris*):
        - Sääreluu (*tibia*)
        - Pindluu (*fibula*)
        - Põlvekeder (*patella*)
      - Kanna luud (*ossa tarsi*):
        - Proksimaalsed kannaluud (*ossa t. proximalia*):
          - Kontsluu (*os tarsi tibiale s. talus*)
          - Kandluu (*os tarsi fibulare s. calcaneus*)
          - Kanna keskluu (*os tarsi centrale*)
        - Distaalsed kannaluud (*ossa t. distalia*):
          - 1., 2., 3., 4. ja 5. kannaluu (*os tarsale* I—V)
      - Põialuud (*ossa metatarsi*) 1.—5.
      - Varbaluud (*ossa digitorum*) (nagu eesjäseme toeses)

Luudel esinevad kõrgendid ja süvendid kannavad kuju järgi mitmesuguseid nimetusi, nagu:

j ä t k e (*processus*) — üldine nimetus väljaulatuvale ja selgesti piiratud luuosale;

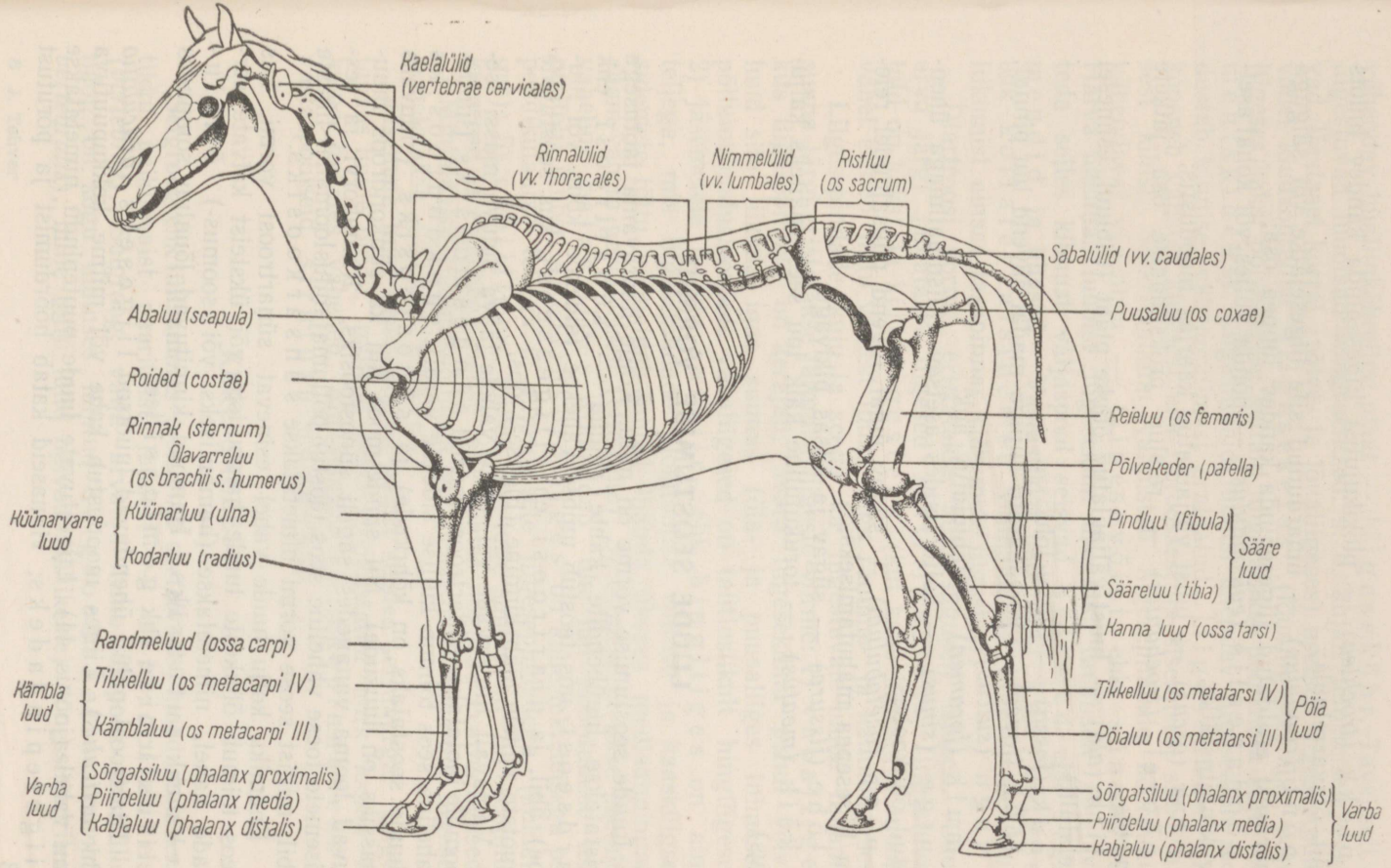
k ö b e r (*tuber*) ja k ö b r u k e (*tuberculum*) — suuremad või väiksemad laia baasiga ümardunud kõrgendid luul; meie zootehnilises kirjanduses kannavad mitmed köbrud n u k k i d e nimetust (puusanukk, päraluunukk jne.);

k ö p r u s ehk k r o b e d i k (*tuberositas*) — köbrukesterikas kare koht;

h a r i (*crista*) — väljaulatuv luuliist (näit. abaluul);

p e a (*caput*) — luu liigesepinda kandev ots, mis ühineb luukehaga mõnikord kitsama osa — k a e l a (*collum*) kaudu;

p e a k e (*capitulum*) — väike pea;



Joonis 48. Hobuse skelett.

p l o k k (*trochlea*) — plokikujulist liigesepinda kandev luuots (näit. õlavarreluul);
p õ n t (*condylus*) — ümardunud sile liigesejätke või sälguga ümbrusest eraldatud liigesepinda kandev luupea osa;
p õ n d a p e a l i s (*epicondylus*) — põnda küljes või kohal asetsev kinnitusjätke;
k a a r (*arcus*) — luust väljaulatuv kaarjas moodustis;
p ö ö r e l (*trochanter*) — reieluu proksimaalse osa jätkete nimetus;
t i i b (*ala*) — luust väljaulatuv õhuke plaat (tiibluul, esimesel kaelalülil);
a u k (*fossa*) — sügav lohk;
l o h k (*fovea*) — korrapäratu kujuga madal süvend luu pinnal;
v a g u (*sulcus*);
m u l k (*foramen*) — läbiulatuv auk;
u r g e (*sinus*) — kolju luudes asetsev välismaailmaga ühendatud õhukoobas;
n a p p (*acetabulum*) — sügav ümar süvend puusaluudel reieluu liigesepea mahutamiseks;
l õ h e (*fissura*) — sügav ja kitsas pikivagu;
k ä i k (*meatus*) — torukujuline käik luu sees (näiteks kaljuluus).

LUUDE SEOSTUMISE VORMID

Luude seostumise vorme on mitu. Kõige haaravama jaotusega eristatakse luuühendite kahte rühma — s ü n a r t r o o s i ehk t a r d s e o s t, mis teostub umbse vahekoe (sidekoe, kõhr- või luukoe) abil, ja d i a r t r o o s i ehk l i i g e s s e o s t, kus seostuvate luuotste vahele jääb kinnine (liigese-) õõs.

Vastavalt luuservade või -otste vahele jääva siduva massi iseloomule jaotatakse sünartroosi vormid s ü n d e s m o o s i k s (luudevaheline seos toimub kiulise sidekoe varal), s ü n k o n d r o o s i k s (luude seostajaks on kõhrkude) ja s ü n o s t o o s i k s (siduvaks massiks on luukude). Nii sündesmoos kui ka sünkondroos muutuvad looma vananedes sageli sünostoosiks. Rinnakorvi ja eesjäsemete toese vaheline seos teostub põllumajandusloomadel lihaste abil, millist seose vormi nimetatakse s ü n s a r k o o s i k s.

Enamiku kolju luude vahel esinevat sünartroosi vormi, kus seos toimub õhukeste luude hambuliste või üksteist katvate servade vahel, nimetatakse (hambuliseks või soomus-) õ m b l u s e k s ehk s u t u u r i k s. Hambad kinnituvad lõualuu sompudes k i i l u s t u m i s e ehk g o m f o o s i teel.

Diartroosi puhul ühenduvad luuotsad l i i g e s e k s (*articulatio* ehk *articulus*). Liiges moodustub kahe või mitme kokkupuutuva luu vahel (joonis 44). Liigestuvate luude puutepindu nimetatakse l i i g e s e p i n d a d e k s; viimaseid katab hõõrdumist ja põrutust

vähendav hüaliinkõhreline plaat — liigesekõhr. Tavaliselt on liigestuvad luuotsad kongruentsed, s. o. kujult teineteisele vastavad. Vastasel korral (põlve- ja lõualiigeses) asetseb liigesepindade vahel kiudkõhreline liigeseketas (lõualiigestes üks, põlveliigeses kaks; põlveliigese kettaid nimetatakse poolkuuja kuju tõttu meniskideks). Liigestuvaid luuotsi ühendav liigesekihn moodustab kinnise, välismaailmast eraldatud liigeseõõne. Kihn koosneb välisest kiulisest ehk fibroossest ja sisemisest sünoviaalsest kihist. Sünoviaalkihn valmistab liigesepindade hõõrdumist vähendavat vedelikku — liigesevõiet ehk sünooviat. Harva ühendab luuotsi liigesekihn üksinda; tavaliselt abistavad teda selles kihnust väljaspool seisvad sidemed ehk ligamendid ja lihased. Vastastikku paiknevad kaaskülgsed ehk kollateraalsidemed võimaldavad liigestuvate luude liikumist ainsas tasapinnas (jäsemete liigestes).

Diartroosi vorme eristatakse mitmesuguseil aluseil. Luude arvu järgi jaotatakse liigesed lihtliigesteks (liigestuvaid luid on kaks) ja liitliigesteks (kui kahe liigestuva luuotsa vahel esineb mitu väikest luud, nagu randme- ja kannaliigeses).

Liigesepindade kuju ja seega ka liigestuvate luude liikumissuuna järgi eristatakse järgmisi liigeste vorme: 1) vabaliiges, kus liigesepinnad on kerajad; avara liigesekihnu puhul võivad luud siin liikuda igas suunas (õla- ja puusaliiges inimesel); põllumajandusloomade vabaliigesed on talitluslikult hingliigesed; 2) jäsemetele omane šarniir- ehk hingliiges on ainsa teljega, mis liigesepindade plokitaolise ehituse ja kaaskülgsete sidemete tõttu võimaldab luudel liikuda üksnes mediaanpinnaga enam-vähem paralleelselt (ette-taha); 3) esimese ja teise kaelalüli vaheline ratasliiges võimaldab ühe luu pöördumist teise pikitelje ümber; 4) ellipsoidliiges on kahe teineteisega perpendikulaarse teljega ja ellipsoidsete liigesepindadega (kuklaliiges); 5) rübiliiges, milles ühe telje suhtes on liigesepinnad kumerad ja eelmisega ristise telje suhtes nõgusad (varbaliigesed).

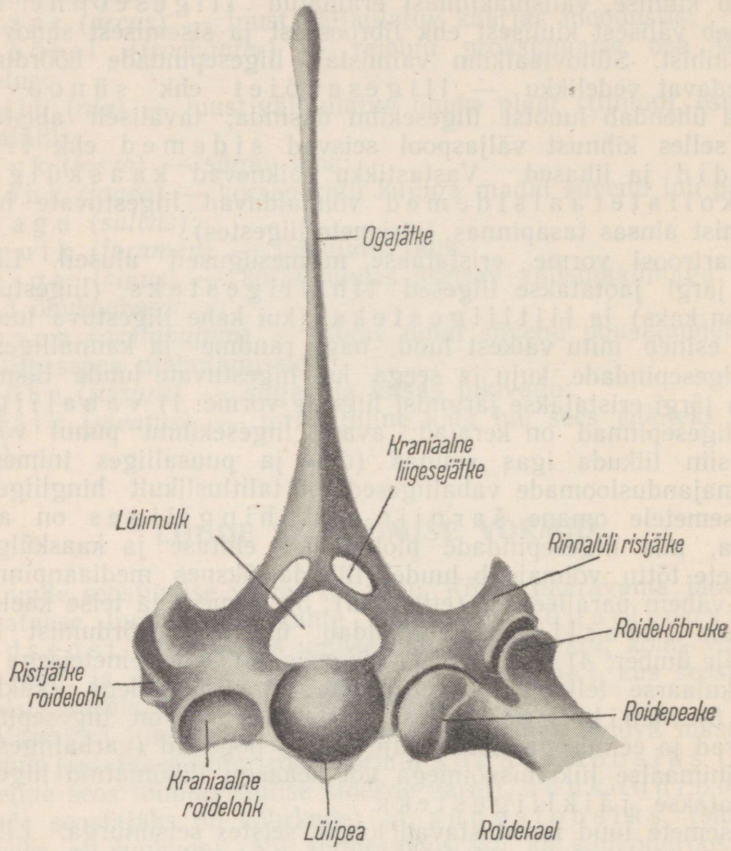
Minimaalse liikumisvõimega või peaaegu liikumatuid liigeseid nimetatakse jäikliigesteks.

Jäsemete luud moodustavad looma seistes seisunurga. Liigestuvate luude pindu, millede poolt moodustatud nurk looma liikuma hakates väheneb, nimetatakse paindepindadeks ja vastaspoolseid sirutuspindadeks.

KERE SKELETT

Selgroog ehk **lülisammas** (*columna vertebralis*) moodustub reastikku paiknevaist paarituist luudest — selgroolülidest (*vertebrae*). Selgroog, välja arvatud tema lõpposa sabalülide näol, on kogu ulatuses läbitud selgrookanalist (*canalis vertebralis*), mille tõttu lülid näivad (lühikeste) õõnessilindritena

või luurõngastena. Tüüpiline selgroolüli koosneb kehast, kaarest ja jätketest. Keha, lüli peaosal, on korrapäratu silindri või kolmekandilise prisma kuju. Tema kraniaalsel otsal asetseb ettepoole kummunud lülipea, mille kumerus vastab eelneva lüli kaudaalsel otsal paiknevale ümardunud lohule. Keha



Joonis 49. Hobuse kolmas rinnalüli ühes vasaku roide dorsaalse otsaga. Eestvaade. (Orig.)

peale kinnitub lülikaar ja mõlema vahele jääb lülikanalit moodustav lülimulk. Kaare väljumise kohal, nii ees- kui ka tagapool, asetsevad kaks väljalõiget ehk sälku. Igaüks neist moodustab samasugusega eelnevas või järgnevas lülis lülidevahelise mulgu. Viimased võimaldavad veresoonte ja närvide läbipääsu (joonis 49).

Lülide küljest väljuvad jätked on kas lihaste ja sidemete kinnituskohtadeks või nad moodustavad liigeseid. Liigese-

jätkeid on igal tüüpilisel ehk pärislülil 4, kaks ees ja kaks lülikaare tagaküljel. Mainitud jätkeid katavad liigesepinnad. Kinnitusjätketeks on oga- ja ristjätked. Esimene neist on paaritu, algab lülikaare harjalt ja suundub üles. Ristjätked on paarilised, algavad kaare ja lülikehaga ühendumise kohalt ning suunduvad külgedele. Lisaks mainituile leiduvad nimmelülidel ja viimastel rinnalülidel eesmiste liigese- ja ristjätkete vahel (osalt ka nende küljes) ettepoole suunduvad nibujätked.

Lülid jaotatakse asukoha järgi kaela-, rinna-, nimme-, ristluu- ja sabalülideks. Konstantset arvu kõikidel põllumajandusloomadel leiame ainult kaelalülides. Vaatamata kaela pikkusele (vrd. siga kaelkirjakuga) on kaelalülide tüüpiline arv imetajail 7. Teiste lülide arv on liigiti erinev ja sageli (eriti rinna- ja sabalülide osas) varieerub ta ühes ja samas loomaliigis. Alljärgnevalt on põllumajandusloomade lülide arvud esitatud tabelina.

Lülide ja roiete arv põllumajandusloomadel

Loomaliik	Kaelalülid	Rinnalülid	Nimmelülid	Ristluulülid	Sabalülid
Hobune	7	18 (harva 17 või 19)	6 (harva 5)	5	15—21
Veis	7	13	6	5	18—20
Lammas	7	13	6	4 (sageli 5)	3—24
Siga	7	14—15	6 (harva 5 või 7)	4	

Selgroog pole sirge, vaid moodustab kolm mediaanpinnas asetsevat kõverikku. Kaks esimest kaelalüli ühes peaga moodustavad ülespoole kummunud kõveriku, viimased kaela- ja esimesed rinnalülid lohkunud kaela-turja-rinna kõveriku ja sellele järgneb ülespoole veidi kumer selja-nimme kõverik.

Kaelalülid (*vertebrae cervicales*). Tüüpiline kaelalüli (3., 4., 5. ja 6.) koosneb kehast, ühest oga-, kahest rist- ja neljast liigesejätkest. Keha ja ristjätketega ühineb veel jädemeline roie, jättes enese ja lülikeha ning ristjätke vahele ristjätkemulgu. Koos moodustavad ristjätkemulgud ristjätkekanali, milles kulgevad veresooned ja närvid. Kaelalülide ogajätked on (eriti hobusel) võrdlemisi madalad. Viimasel lülil on keha tagaserval liigeselohk esimese roide pea jaoks, kusjuures ristjätkemulk temas puudub.

Esimesel kaelalülil (*atlas*) puudub keha. Ta näib ülemisest ja alumisest kaarest moodustunud rõngana. Kumbki kaar omab keskjoonel (mediaanpinnas) vähe arenenud lihaseköbrukest.

Tema ristjätked on tiibjad, veresoonte ja närvide läbiminekuks kahe või kolme mulguga. Atlase eesküljel asetsevad kaks nõgusat teineteisest eraldunud liigesepinda kuklaluu liigesepõntadega liigestumiseks. Tagumiste lamedate liigesepindade varal liigestub atlas teise kaelalüliga.

Teise, kõige pikema kaelalüli (*epistropheus*) keha eesosale kinnitub erineva kujuga hammasjätke. Liigese jätkeid asendavad kummalgi pool hammast paiknevad liigesepinnad. Liigesejätked esinevad vaid tagaküljel. Ogajätke on harjataoline.

Rinnalülid (*vertebrae thoracales*) moodustavad ühes roiete ja rinnakuga rinnakorvi (*thorax*). Teistest lülidest eralduvad rinnalülid roietele määratud liigesepindade varal. Roideköbruke liigestub lüli ristjätkega ja roidepeake asetseb lülidevahelises liigeselohus. Liigesejätked on hästi arenenud ainult kahel esimesel lülil; ülejäänutel on nad muutunud lamestunud liigesepindadeks. Lüli pea ja lohk on madalamad ja sellele vastavalt on lülidevaheline liikuvus piiratud. Rinnalülide ogajätked on pikad ja, välja arvatud viimased, taha kaldunud. Otse üles suunduva ogajätkega rinnalüli (hobusel 16., veisel 13., seal 12. ja lambal 10.) nimetatakse diafragma- ehk vahelihaselüliks. Ogajätkete pikkus tõuseb hobusel 3.—6. lülini ja alaneb sealt tahapoole minnes nimmelülide ogajätkete tasemele. Rinnalülide ogajätketest põhjustatud kõrgendit kaela ja selja vahekohal nimetatakse turjaks.

Roided (*costae*) on lamedad ja pikad paarisluud, millede arv võrdub rinnalülide kahekordse arvuga. Nende eesserv on tavaliselt nõgus ja tagaserv kumer. Roide ülaots omab kahte jätket (joonis 49): ees kerajat roidepeakest ja taga lamedapinnalist roideköbrukest. Ventraalses osas liitub iga roie vastava roidekõhrega. Roideid, mis kõhre abil ühenduvad rinnakuga, nimetatakse päris- ehk rinnakuroieteks, ülejäänud eba- ehk kaareroieteks. Viimaste kõhred ühenduvad kas omavahel roiete kaareks või nad polegi seoses eelnevatega (ripproided). Vallasroideil puudub luine seos ka rinnalülidega.

Rinnak (*sternum*) koosneb kolmest osast. 1) Eesosa, rinnakupide, ulatub 2. roide kinnituskohani ja ta tipmine osa püsib kõhrelisena. 2) Keskosa, rinnakukeha, asetseb 2. ja viimase pärisroide kinnituskoha vahel. Algul koosneb ta kõhre abil ühendunud segmentidest (lülidest), kuid hiljem liitub üheks luuks. 3) Tagaosa, mõõkjätke ühes kõhrelise rinnakulehega, roietega ei ühine.

Hobuse rinnak on laevakiilutaoline, kõrge ventraalse harjaga (mis pakub lihastele ulatuslikku kinnituspinda), teistel põllumajandusloomadel lame. Mäletsejalistel rinnakupideme väljaulatuv osa puudub.

Nimmelülid (*vertebrae lumbales*) asetsevad rinnalülide ja ristluu vahel. Teistest lülidest erinevad nad peamiselt pikkade

ja lamedate roideristjätkete poolest. Pisut ette kaldunud ogajätked on ligikaudu ühepikkused, võrdudes viimaste rinnalülide ogajätketega. Küljelt vaadates on ogajätked mäletsejalistel neljakandilised, teistel loomadel ületab nende pikkus laiust. Nibujätked on liitunud eesmiste liigesejätketega liigesenibujätketeks. Lülipea ja lohk on lamedad.

Ristluu (*os sacrum*) asetseb kiilutaoliselt niudeluude vahel. Täiskasvanud loomal on teda moodustavad lülid ühiseks luuks kokku kasvanud. Ristluu eesosa on varustatud lameda peaga viimase nimmelüli kehaga ühinemiseks ja kahe liigesejätkega. Esimese kahe (kokkukasvanud) lüli pikad ristjätked moodustavad ristluutiivad; nende kaudu liigestub ristluu niudeluudega. Tahakaldunud ogajätked on mäletsejalistel kokku kasvanud. Seal ogajätked puuduvad.

Sabalülidel (*vertebrae caudales*) on tüüpilise lüli elemendid ainult algusosas. Kaugemal kaovad vähehaaval kaar ja jätked, nii et viimastes lülides jääb püsima ainult lülikeha väikeste silindriliste, otstel jämenenud luukeste näol.

Kereskeleti liigesed ja sidemed

Selgroo painduvust võimaldavad lülikaartevahelised liigesed ja lülikehadevahelised kiudkõhrelised kettad. Mida paksemad on lülidevahelised ehk intervertebraalsed fibrookõhrelised kettad ja mida nõtkemad liigesekihnud, seda suurem on selgroo painduvus (kaela- ja sabaosas). Ellipsoidses kuklaliigeses toimub pea liigutamine üles-alla ning kallutamine külgedele. Esimese ja teise kaelalüli vahelise ratasliigese abil toimub pea pööramine. Liigutused nimetatud kahes liigeses on vabamad kui mujal selja toeses. Puusaluudega seostub selgroog niuderistluu liigese kaudu.

Selgroo sidemed jaotatakse üldisteks ja kohalikeks. Üldisi sidemeid on kolm: 1) kuklaside (*lig. nuchae*), mis turja kohal läheb üle ogalüliseks ehk supraspinaalsidemeks, ja 2) ning 3) selgroo selgmine ja kõhtmine piki- ehk longitudinaalside.

Elastne kollaka värvusega kuklaside on eriti tugev hobusel ja mäletsejalistel, olles pea ja kaela kandjaks. Kuklaside jaguneb plaat- ja väätosaks. Viimane algab kolju kuklapinnalt paarisväädina ja ühineb kaela keskkohal plaatosaga. Kinnitudes kolmandast rinnalülist alates ogajätkete otstele, läheb ta üle supraspinaal- (ogajätketeüliseks) sidemeks. Kahest teineteise vastas seisvast lehest koosnev plaatosa kinnitub kaela- ja esimese rinnalüli ogajätkele.

Selgmine longitudinaalside asetseb selgrookanalis seljaaju all. Ta algab teise kaelalüli (epistroofeuse) hambalt ja lõpeb ristluu

kohal. Kõhtmine longitudinaalside kinnitub lülikehale ventraalselt, alates hobusel 8. rinnalülist ja ulatudes ristluuni.

Kohalikud sidemed seovad naaberlülisid ja nende osi. Asukohtade järgi kannavad nad kaarte-, ogajätkete- ja ristjätketevaheliste (viimased nimmeosas) sidemete nimetust. Kuklaliigeses lisanduvad kaartevahelistele sidemetele külgsidemed ja atlase ning epistroofeuse vahelises liigeses dorsaalne ja ventraalne hambaside.

Selgroo kandejõudu tingivad peamiselt ogajätked ühes nende tippudele ja vahele kinnituvate sidemetega. Lihastest vabastatud selgroog kannab hobusel 50—80 kg, kuid ogajätkete, seega ka nendega ühenduvate sidemete kõrvaldamise järel murdub selgroog juba 8—10-kilogrammisel koormusel.

Roided liigestuvad rinnalülidega peakese ja kõbrukese varal (roidepeakese ja roidekõbrukese liigesed). Peale liigesekihnu seovad roideid lülidega sidemed, mis algavad roide kõbrukeselt, kaelalt ja peakeselt. Roidekõhrede alumised otsad liigestuvad rinnakuga roide-rinnaku liigeste varal.

Rinnakulülid seostuvad isekeskis kõhrplaatide kaudu ja hobusel peale selle veel rinnaku sisesideme abil.

PEA SKELETT EHK KOLJU

Pea skelett jaotatakse aju- ja näokoljuks. Esimene neist ümbritseb peaaju-, teine nina- ja suukoobast. Aju- ja näokolju suuruse vahekorras erineb loom inimesest põhiliselt. Loomadel võtab ajukolju enda alla ainult pea skeleti kaudodorsaalse neljandiku.

Enamik kolju luid on lamedad. Välja arvatud sõel- ja kaljuluu, koosneb kolju iga luu kahest tihedast lehest, mis on teineteisest eraldatud luu käsnja kihiga (*diploë*). Mõnes luus (ülalõualuus, otsmikuluus ja mujal) eralduvad lehed teineteisest, moodustades õhuga täitunud kolju-urkeid ehk siinuseid. Paljudes kohtades läbivad kolju luid mulgud ja kanalid, millede kaudu leiavad läbipääsu veresooned ja närvid. Kolju luude urke- ehk koopapoolset pinda nimetatakse seesmiseks ja vastaskülgset välimiseks.

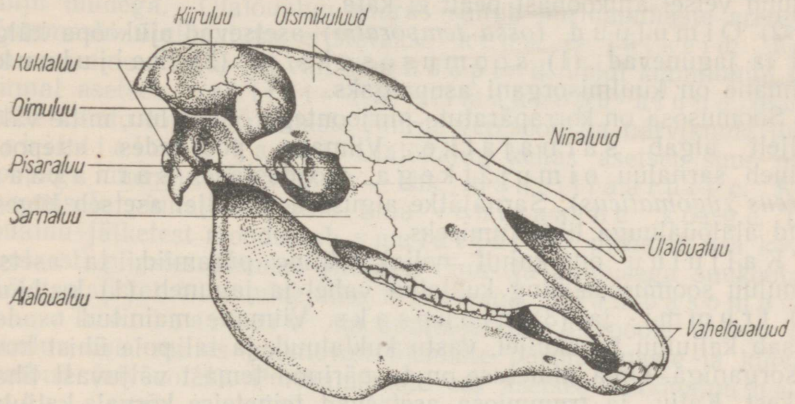
Ajukolju luud

Ajukolju luid on 10. Siia kuuluvad neli paaritut luud: kukla-, vahekiiru-, kiil- ja sõelluu ja kolm paarisluud: kiiru-, oimu- ja otsmikuluud (joonis 50).

I. Paaritud ajukolju luud. 1) Kuklaluus (*os occipitale*) eristatakse: a) alumist, basaalset osa, mis sünkondroosi teel ühendub kiilluuga, b) paremat ning vasakut kõrvalosa ja c) ülemist osa. Mainitud osade keskel asetseb suur kuklamulk (*foramen occipitale magnum*), mille kaudu ühinevad koljuõõs ja lüli-

kanal. Basaalse osa siseküljel asetsevad ajusild ja piklik aju. Kõrvalosadele kinnituvad kaks kuklapõnta, mis liigestuvad atlasega, ning kaks jugulaar- ehk kägijätket lihaste kinnitumiseks. Viimased asetsevad eelmiste kõrval.

2) Vahekiiruluu (*os interparietale*) omab varajases looteeas paaris-alget; hiljem liituvad nad isekeskis kui ka (peale hobuse) naabritega. Vahekiiruluu paikneb pea keskjoonel mõlema kiiruluu ja kuklaluu ülemise osa vahel ning tal on piklik nelinurkne kuju. Tema siseküljel asetseb hobusel sügavale ajukoopasse ulatuv, suuraju poolkerasid ajukesest eraldav luuplaat — luutelk.



Joonis 50. Noore hobuse kolju.

3) Kiilluu (*os sphenoidale*) asetseb ajukolju all, ulatudes tiibadega ka külgseintesse. Kiilluu jaguneb keskseks osaks ehk kehaks ja külgedele väljuvateks paarilisteks (oimu- ehk temporaal- ja silmakoopa- ehk orbitaal-) tiibadeks. Mõlemapoolsete tiibade vahekohal asetsevad ette ja alla suunduvad tiibjätked. Keha tagaosa seesmisel pinnal asetseb lohk hüpofüüsi asukohana. Kõrgemas eesosas peitub nägemisnärvi ristrenn, mis avaneb silmakoopasse kahe nägemisnärvimulguna. Orbitaaltiivad moodustuvad silmakoopa luisest seinast ja neid läbistavad mitmed mulgud. Mulkudest tagapool, orbitaaltiibade välisküljel, eendub luuplaat silmalihaste kinnitumiseks. Luu keha eesosas asetseb vaheseinaga kahestunud kiilluu-urge.

4) Sõelluu (*os ethmoidale*) on aju- ja ninakoopa vaheseinaks. Kirjeldatava luu kaudaalne osa kannab sõelplaadi nimetust; ajukoopapoolsel küljel asetsevad samas kaks sõellohku, mis on teineteisest eraldatud sissepoole ulatuva vaheplaadi — kukeharjaga. Sõelplaadi keskosast väljub kesk- ehk perpendikulaarplaat, mis seostub nina kõhrelise vaheseinaga. Kummalgi pool keskplaati asetseb sõelplaadile

kinnitunult labürint. Labürindi välissein koosneb lainelisest paberõhukesest luulehest, mis sarnaneb eest avatud käävja paberist torbikuga. Sõelluu sisepinnalt algavad arvukad samal kujul enesesse rullunud luulehed. Sel viisil tekib kogu sisemust täitvate ruumide — sõelluukambrikeste labürint. Sõelluu on haistmisretseptori asukoht.

II. Paarilised ajukolju luud. 1) Kiiruluud (*ossa parietalia*) on lamedad korrapäratult nelinurksed luud, mis piiravad ajukoobast pealt ja osalt külgedelt. Veistel on need luud niihästi isekeskis kui ka vahekiiruluuga ühiseks hobuserauakujuliseks kukla pinnal ja oimulohus asetsevaks luuks kokku kasvanud. Kiiruluud veisel ajukoobast pealt ei kata.

2) Oimuluud (*ossa temporalia*) asetsevad ajukoopa külgedel ja jagunevad (1) soomusosaks ja (2) kaljuluuks. Viimane on kuulmisorgani asupaigaks.

Soomusosa on korrapäratute piirjoontega õhuke luu, mille välisküljelt algab sarnajätke. Viimane, pöördudes ettepoole, ühineb sarnaluu oimujätkega, moodustades sarnakaare (*arcus zygomaticus*). Sarnajätke algusosa allküljel asetseb liigesepind alalõualuuga liigestumiseks.

Kaljuluu on kujult neljakandiline püramiid; ta asetseb oimuluu soomusosa ning kuklaluu vahel ja jaguneb (1) kalju-, (2) trummi- ja (3) nibuosaks. Viimane mainitud osadest seisab kaljuluu tagaküljel, vastu kuklaluud, ja tal pole ühist kuulmisorganiga. Oma nimetuse on ta pärinud temast väljuvast lihasjätkest. Kalju- ja trummiosa asetsevad teineteise kõrval, kaljuluu eesosas. Kaljuosa peidab endas luist sisekõrva (esik, tigu ja luised poolringkanalid); ta asetseb aju vastas ja on ajukoopaga ühendatud mitme kanali kaudu. Trummiosa seisab eelmisest väljaspool; ta sisaldab endas trummikoobast — keskkõrva asukohta. Tema eesosast väljub ette ja alla suunduv lihasjätke, mille kõrval asetseb keskkõrva kurguga ühendava luise toru algusosa. Silindriline väline kuulmekäik suundub ülespoole (lambal, seal) või küljele (veisel). Trummikoopas asetsevad kolm üksteisega liigestunud kuulmeluukest: (1) vasar, (2) alasi ja (3) jalus.

3) Otsmikuluud (*ossa frontalia*) piiravad ajukoobast pealt ja eest; ühtlasi aitavad nad kaasa ninakoopa ja silmakoopa ehk orbiidi seina moodustamisel. Otsmikuluul eristatakse (1) otsmiku-, (2) nina- ja (3) silmakoopaosa. Otsmikuosa piirab ajukoobast ja tema lehtede vahel asetseb otsmiku-urge. Samast osast väljuvad mäletsejalistel sarvjätked. Ninaosa moodustab otsmikuluu eesosa, kuid silmakoopaosa asetseb silmakoopa siseseinal. Otsmiku- ja silmakoopaosa piiril algab sarnajätke, mis hobusel ja mäletsejalistel ühineb sarnakaarega, moodustades silmakoopa ava ümbritseva luise rõnga. Seal ei ulatu sarnajätke sarnakaareni, vaid ühendub sellega ainult sideme abil.

Näokolju luud

Näokolju luud piiravad nina- ja suukoobast. Välja arvatud alalõualuu (samuti ka keeleluu), on kõik näokolju luud isekeskis ajukoljuga liikumatuks tervikuks seostunud. Vastandina alalõuale moodustavad ülejäänud näokolju luud ülalõua toese. Näokolju luud on peale sahkluu paarilised (üldarv 17); siia kuuluvad: ülalõua-, vahelõua-, sarna-, pisara-, nina-, sahk-, suulae-, tiib- ja alalõualuud. Koljuluude juurde kuuluvaks loetakse ka keeleluud.

1) Ülalõualuud (*maxillae*) moodustavad enamiku näokolju külgedest, olles seejuures seostunud peaaegu kõikide näokolju luudega. Ülalõualuu suurus sõltub purihammaste arengust. Kummaski ülalõualuus eristatakse keha ja jätkeid. Kehal on seesmine nina- ja välimine näopind. Veidi kummunud näopinnal asetseb orbiidi- ehk silmakoopa-alune mulk, mille kaudu lõpeb hammaste juurde veresooni ja närvikiude juhtiv orbiidialune kanal. Ülalõualuu kehas asetseb suur ninakoopaga ühenduv ülalõua- ehk maksillaarurge. Keha seesmisele pinnale kinnitub nina ventraalne kõrge. Ülalõualuu jätketest moodustab suulaejätke peamise osa kõvast suulaest, piirates ülemise pinnaga nina- ja alumisega suukoobast. Mäletsejalistel on suulaejätke urgestunud. Hambasompude ehk alveolaarserv on suulaejätkest allapoole ulatuv ülalõualuu osa, milles paiknevad ülemiste purihammaste ja kihvade sombud (alveoolid). Purihammaste ees asetseb ülalõualuu hambutu serv.

2) Vahelõualuud (*ossa intermaxillaria* ehk *ossa incisiva*) esinevad loomadel, vastandina inimesele, iseseisvate luudena. Vahelõualuu keha (luude liitunud osa) on ülemiste lõikehammaste kinnituskohaks. Mäletsejalistel on ta lõikehammaste puudumise tõttu lame. Kehast väljuvad nina- ja suulaejätke. Esimene neist (paariline) paikneb nina ja ülalõualuu vahel, teine täiendab luist suulage eest.

3) Sarnaluud (*ossa zygomatica*) aitavad kaasa näokülgede ja orbiidi moodustamiseks. Sarnaluu tgaosast väljub oimujätke, mis vastava jätkega oimuluust sarnakaareks ühineb. Sarnaluu välisküljel asetseb ülalõualuule üle minev näohari, millele kinnitub tugev mälumislihas.

4) Pisaraluud (*ossa lacrimalia*) paiknevad silma ninanmise (nasaalse) nurga kohal. Neil eristatakse näo- ja silmakoopapindu. Viimaselt algab nina-pisara kanal. Hästi arenenud on pisaraluud hobusel ja mäletsejalistel.

5) Ninaluud (*ossa nasalia*) katavad ninakoobast ülevalt. Hobuse ninaluud on piklikud, eest ahenevad, veisel on nende eesots kahestunud. Kummalegi luule kinnitub seesküljel dorsaalne kõrge.

6) Sahkluu (*vomer*) asetseb kiilluu keha ja kõva suulae vahel. Ühes sõelluu vertikaalse plaadiga moodustab ta nina luise

vaheseina. Sahkluu on eesosas kahestunud, võttes oma soonde nina vaheseina kõhre ventraalse serva.

7) Suulaeluud (*ossa palatina*) piiravad ninakoobast (perpendikulaarplaat) ja moodustavad kõva suulae tagumise osa (horisontaalne plaat).

8) Tiibluud (*ossa pterygoidea*) on õhukesed, pikad ja kitsad luukesed, mis paiknevad suulaeluude perpendikulaarse osa taga.

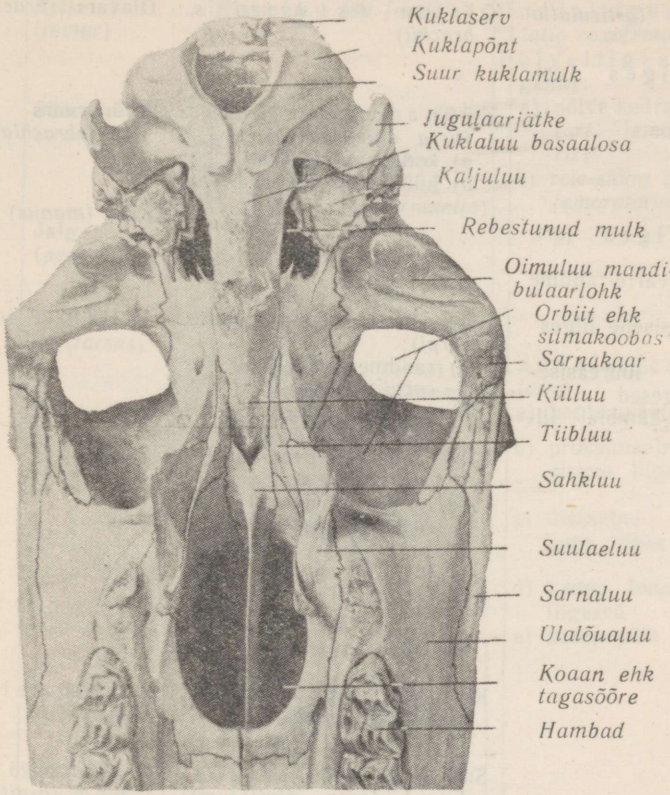
9) Alalõualuu (*mandibula*) koosneb kahest poolest, mis eesosas on ühendunud kõhrega. Hobusel ja seal luustub nimetatud kõhr varsti peale sündi, mille tõttu luu näib paarituna. Alalõualuul eristatakse keha, kahte haru ja jätkeid. Kehaks nimetatakse eesosa, milles paiknevad lõike-, kihv- ja purihammaste sombud (alveoolid). Harude ülemised otsad kannavad (varese-) nokk- ja liigesejätket. Kumbki alalõualuu pool sisaldab piki luud kulgevat alalõualuukanalit, mis algab haru seespinnal ja väljub keha välispinnal. Alalõualuu liigestub oimuluudega lõualiigese abil. Liigesepindade mittevastavust korrigeerib nende vahel asetsev kiudkõhreline ketas.

Keeleluu (*os hyoideum*) paikneb alalõualuu harude vahel, lihaste keskel. Ta on luiseks toeks keelele, kurgule ja kõrisõlmele. Keeleluul eristatakse keskosa ning eesmisi väikesi ja tagumisi suuri harusid. Keskosast väljub ette suunduv (seal puuduv) keelejätke. Pikkade tikkeljätkete varal ühinevad väikesed harud kaljuluuga.

Kolju tervikuna

Põllumajandusloomade koljul on neljakandiline, alusega taha suunduva püramiidi kuju. Välja arvatud alalõua- ja keeleluu, mis ühinevad oimuluuga, moodustab kolju liikumatult liitunud luise kapsli, mis sisaldab koljuõõnt ja ninakoobast ning viimasega ühinevaid kolju-urkeid. Kolju kuklaosa (püramiidi baas) paikneb kuklaserva taga, olles moodustunud kuklaluust ja mäletsejalistel ka kiiruluust. Peale kuklapinna eristatakse kolju dorsaalset, ventraalset ja kahte külgpinda. Selgmine pind omakorda jaguneb kiiru-, otsmiku- ja ninaregiooniks. Mäletsejaliste kolju dorsaalsele pinnale ulatuvad ainult otsmiku- ja ninaluud, teistel ka kiiru- ja vahekiiruluud. Ventraalne pind jaguneb kolmeks osaks: 1) koljubaas — kuklamulgust sahkluuni, 2) tagasõõrmete ehk koaanide piirkond — sahkluu algusosast luise suulaeni, ja 3) suulagi, mis on moodustunud suulae-, ülalõua- ja vahelõualuudest (joonis 51). Külgpinnad jagunevad: 1) oimulohu-, 2) silmakoopa- ja 3) lõuaregiooniks. Oimulohk asetseb ajukolju külje ja sarnakaare oimujuure vahel. Temas paikneb alalõualuu nokkjätkele kinnituv oimu- ehk temporaallihas. Eesosas ühineb oimulohk silmakoopaga.

K o l j u õ õ s asetseb kolju kaudodorsaalses osas. Oma kujult ja suuruselt vastab ta aju välispinnale. Suur- ja väikeaju luiseks piiriks on koljuõõnde ulatuv luu ristplaat — l u u t e l k. Ajukäärudele vastavad süvendid kolju luudes kannavad sõrmejäljendite nimetust. Ajukoobast eest piirava sõelluu lohkudesse ulatuvad peaaju h a i s t m i s s i b u l a d. Kukeharjale kinnitub hemisfääride-



Joonis 51. Hobuse kolju ventraalne pind.

vaheline aju kõvakesta kaksikleht — a j u s i r p. Selgrookanaliga ühendub koljuõõs s u u r e k u k l a m u l g u kaudu. Ajubaasist väljuvate närvide (arvult 12) kui ka veresoonte jaoks on koljubaasil ja -külgedel vastavad mulgud. Kõige suurem neist kannab n a r u s t u n u d m u l g u nimetust.

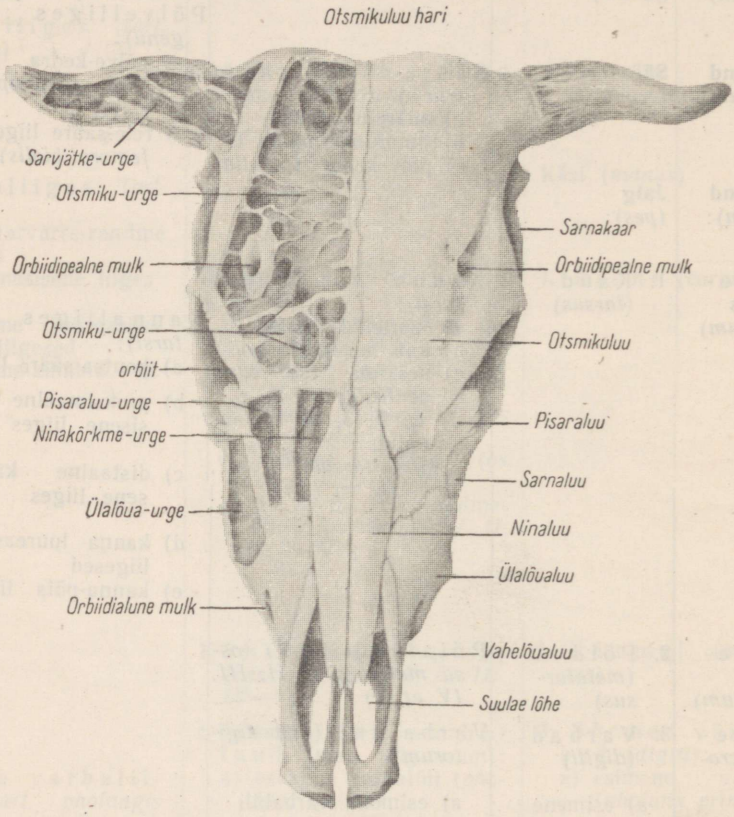
Ninakoobas (*cavum nasi*) läbib kogu näokoljut, ulatudes tagaosas vastu koljuõõnt. Kummagi vaheseinaks on sõelplaat. Luise ja kõhrelise vaheseina ehk septi kaudu jaguneb ninakoobas kaheks pooleks. Enamikku ninakoopa siseruumist täidavad kaks paari n i n a k õ r k m e i d. Kõrkmed (konhid) koosnevad väga õhukes-

Eesjäseme liigeste nimetused	Eesjäseme luude nimetused	Eesjäseme alaosade nimetused
Õlaliiges (*articulatio brachialis*)	Õlaluu (*os humeri s. brachii*)	**Õlavars** (*brachium*)
Küünarliiges (*art. cubitalis*)		
	Küünarvarre luud (*ossa antebrachii*): a) kodarluu (*radius*) b) küünarluu (*ulna*)	**Küünarvars** (*antebrachium*)
Randmeliiges (*art. carpi*): a) küünarvarre-randme liiges b) randmesisene liiges c) randme luureasisesed liigesed d) randme-kämbla liiges	Randme luud (*ossa carpi*): a) randme radiaalluu (*os carpi radiale*) b) randme vaheluu (*os carpi intermedium*) c) randme ulnaarluu (*os carpi ulnare*) d) randme lisaluu (*os carpi accessorium*) e) 1., 2., 3. ja 4. randmeluu (*os carpale I, II, III et IV*)	**Käsi** (*manus*) 1. Ranne (*carpus*)
	Kämblaluud (1.—5.) (*ossa metacarpi I, II, III, IV—V*)	2. Kämmal (*metacarpus*)
Esimene varbaliiges (*art. phalangis primae*)	Sõrme- või varbaluud (*ossa digitorum*): a) esimene varbalüli (*phalanx prima*)	3. Sõrmed või varbad (*digiti*): a) esimene varbalüli (*phalanx prima*)
Teine varbaliiges (*art. phalangis secundae*)	b) teine varbalüli (*phalanx secunda*)	b) teine varbalüli (*phalanx secunda*)
Kolmas varbaliiges (*art. phalangis tertiae*)	c) kolmas varbalüli (*phalanx tertia*)	c) kolmas varbalüli (*phalanx tertia*)

Ees- ja tagajäseme alaosade ühisnimetused	Tagajäseme alaosade nimetused	Tagajäseme luude nimetused	Tagajäseme liigeste nimetused
Jäsemetüvend (*stylopodium*)	**Reis** (*femur*)	Reieluu (*os femoris*)	Puusaliiges (*articulatio coxofemoralis*) Põlveliiges (*art. genu*): a) põlve-kedra liiges (*art. femoropatellaris*) b) reie-sääre liiges (*art femorotibialis*)
Jäsemekesend (*zeugopodium*)	**Säär** (*crus*)	Sääre luud (*ossa cruris*): a) sääreluu (*tibia*) b) pindluu (*fibula*) c) põlvekeder (*patella*)	
Jäsemelõpund (*autopodium*):	**Jalg** (*pes*):		
1. Jäsemepainis (*basipodium*)	1. Kand (*tarsus*)	Kanna luud (*ossa tarsi*): a) kontsluu (*talus*) b) kandluu (*calcaneus*) c) keskluu (*os tarsi centrale*) d) 1., 2., 3. ja 4. kannaluu (*os tarsale I, II, III et IV*)	Kannaliiges (*art. tarsi*): a) kontsa-sääre liiges b) proksimaalne kannasisene liiges c) distaalne kannasisene liiges d) kanna luureasisesed liigesed e) kanna-põia liiges
2. Jäsemelaba (*metapodium*)	2. Põid (*metatarsus*)	Põialuud (1.—5.) (*ossa metatarsi I, II, III, IV et V*)	
3. Jäsemetipp (*acropodium*)	3. Varbad (*digiti*) a) esimene varbalüli (*phalanx prima*) b) teine varbalüli (*phalanx secunda*) c) kolmas varbalüli (*phalanx tertia*)	Varbaluud (*ossa digitorum*) a) esimene varbalüli (*phalanx prima*) b) teine varbalüli (*phalanx secunda*) c) kolmas varbalüli (*phalanx tertia*)	Esimene varbaliiges (*art. phalangis primae*) Teine varbaliiges (*art. phalangis secundae*) Kolmas varbaliiges (*art. phalangis tertiae*)

test mulgustunud, enesesse rullunud luulehekestest, mis kinnituvad ninakoopa külgseintele (dorsaalne paar ninaluule, ventraalne lõualuule).

Ninakoopaga ühenduvad kõik kolju luude urked: ülalõua-, otsmiku- ja kiilluu-urge. Urgete areng sõltub purihammaste ja sarvjätkete arengust. Ühenduses sellega noortel loomadel



Joonis 52. Veise kolju avatud kolju-urgetega.

kolju-urked kas alles puuduvad või on vähe arenenud. Hobusel on urgetest hästi arenenud kaks — ülalõua- ja otsmiku-urge. Mäletsejalistel on kõige arenenum otsmiku-urge, mis ulatub ka sarvjätketesse ja veisel kuklas asetsevatesse kiiruluudesse (joonis 52). Kiilluu-urge tungib mäletsejalistel ka kõvasse suulakke. Seal on märgatavalt arenenud üksnes otsmiku-urge.

Jäsemete skelett jaguneb: 1) ühendusosaks ehk võötmeks ja 2) vabaks osaks. Laiade võötme luude abil kinnituvad jäsemed kerele.

Ees- ehk rinnavöötme luudest, mida madalamatel selgroogsetel on kolm (aba-, rang- ja kaarnaluu), on põllumajandusloomadel püsinud ainult abaluu. Seoses sellega on eesjäsemed kaotanud otsese ühenduse kerega ja liituvad viimasega ainult lihaste abil. Taga- ehk vaagnavööde koosneb imetajail kolmest paarisluust: niude-, häbeme- ja päraluust. Vanematel loomadel liituvad nad ainsaks puusaluuks.

Jäsemete vabade osade luud on enamikus pikad ja torujad. Ees- ja tagajäsemed koosnevad ühesugusest arvust üksteisele vastavatest liikmetest. Kummagi paari jäsemete vastavate luude sarnasus on eriti suur kaugmistes ehk distaalsetes segmentides. Üldiselt on tagajäsemete luud tugevamad ja pikemad eesjäsemete luudest. Et aga üksikud segmendid tagajäsemetes peaaegu eranditult liigestuvad nurgi, siis näivad seisval loomal mõlemad jäsemepaarid pikkuses võrdsetena. Välja arvatud varbaliigesed, on ees- ja tagajäsemete naabersegmentide paindepindadest moodustunud vastavad nurgad (õlanurk ja puusanurk, küünarnurk ja põlvenurk, randmenurk ja kannanurk) vastassuunalised.

Ees- ja tagajäsemetes viltu asetsevad toruluud erinevad kujult ja ehituselt vertikaalselt paiknevatest toruluudest. Viltused luud on külgedelt kokkulitsutud kujuga, nad on rohkem arenenud sagitaalsuunas ning nende paindepind on rikkalikumalt varustatud kõrgenditega lihaste kinnitumiseks. Vertikaalsetel luudel on ristovaalne kuju ja osteonid paiknevad neis hõredamalt.

Jäsemete luude ja liigeste vastavus ning nende nimetused on esitatud tabelis lk. 92 ja 93.

Eesjäsemete luud

Abaluu (*scapula*) on rinnakorvi küljel paiknev lame kolmnurkne luu. Üles-taha suundunud õhukesele baasile kinnitub hobusel ja veisel käelaiune abaluukõhr. Allotsas asetseb liigeselohk ja selle ees kahepealise ehk biitsepslihase kinnitumiseks abaluuköprus. Abaluu välispinda poolitav väljastpoolt kombeldav pikuti kulgev hari jagab abaluu eesmiseks harjaüliseks ja tagumiseks harjaaluseks lohuks. Abaluu alumine, ahenenud osa kannab kaela nimetust. Kerega ühendub abaluu lihaste ja õlaluuga õlaliigese abil.

Õlaluu (*humerus*) asetseb samuti rinnakorvi küljel. Kerest väljaulatuvad eesjäsemed algavad põllumajandusloomadel alles küünarnukist. Abaluule vastupidi kallak õlaluu ühineb abaluuga vabaliigese ja kodarluuga hingliigese abil. Vaatamata liigesepin-

dade kerajale ehitusele õlaliigeses on see põllumajandusloomadel talitluslikult samuti hingliiges.

Nagu teisteski pikkades toruluudes, eristatakse õlaluus kahte (proksimaalset ja distaalset) otsa ja keskosa ehk keha.

Õlaluu proksimaalsel otsal asetseb lamekerajas õlaluupea ja selle ees paiknevad kaks (hobusel kolm) köbrukest ühes vahevaoga biitsepslihasele. Lateraalne köbruke on väljastpoolt kombeldav. Spiraalselt käändunud õlaluukeha välispinnal asetseb õlaluuköprus deltalihase kinnitumiseks. Õlaluu distaalne ots kannab risti paigutunud liigeseplokki ja selle taga kahte (lateraalset ja mediaalset) põndapealist. Viimastele kinnituvad jäsemete distaalseid osi liigutavad lihased. Põndapealiste vahel asetseb sügav küünarnukiauk küünarluu haakjätke paigutumiseks.

Küünarvarre luud (*ossa antebrachii*) moodustavad kerest väljaulatuvate jäsemete ülemise, vertikaalse osa. Ees-seespool asetsev kodar- ja taga-väljaspool paiknev küünarluu on teineteisega liikumatult ühendunud, hobusel ja mäletsejalistel koguni kokku kasvanud. Küünarvarre luud on eesjäsemete kõige pikemad luud. Eeskätt nende pikkus määrab looma sammu ulatuse.

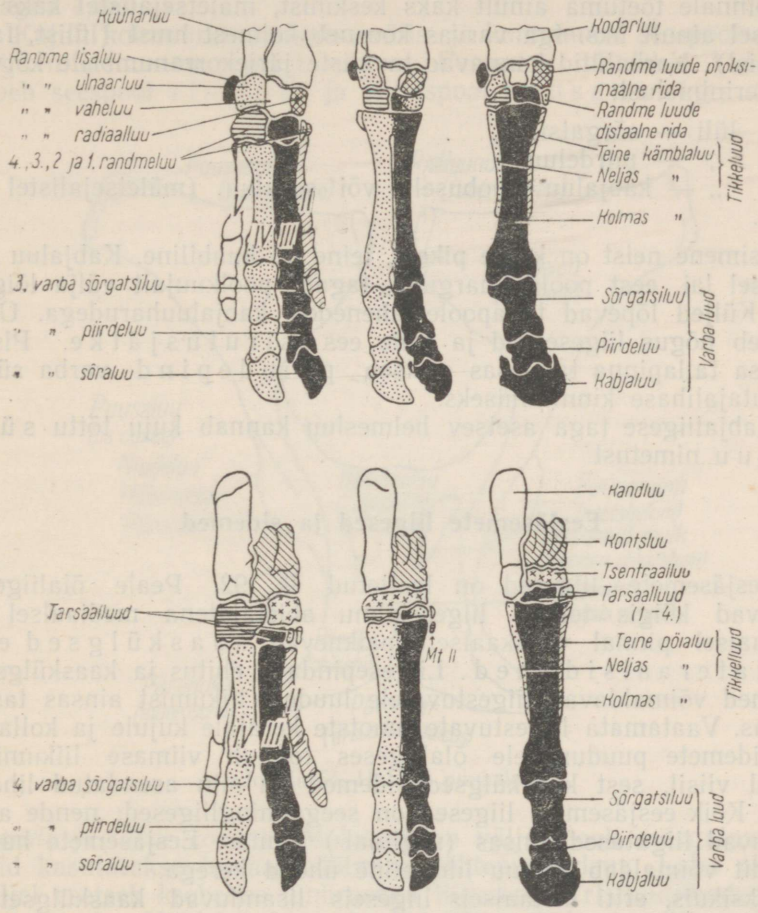
Lamesilindrilise, keskosas ette kummunud kodarluu (*radius*) mõlemad otsad on kaetud liigesepindadega. Proksimaalse otsa — kodarluu pea eesküljel asetseb kodarluuköprus ja distaalse otsa eesküljel paiknevad kõõlusevaod. Kodarluukeha sisekülg seisab lihastest katmata otse naha all.

Küünarluu (*ulna*) ülemine (proksimaalne) ots on varustatud kahe jätkega — eesmise, lühema haakjätkega ja ülemise, pikema küünarjätkega. Haakjätke all asetseb poolkuujas sälk ühes samakujulise liigesepinnaga õlaluuplokil. Hobusel puudub küünarluu distaalne osa.

Ranne (*carpus*) koosneb väikestest kahes reas paiknevatest nurgelistest luudest, mis on üksteisega ühendunud tugevate sidemete abil. Nii ülemises kui ka alumises reas on tüüpiline luude arv neli. Ülemises ehk proksimaalses reas asetsevad seestpoolt väljapoole: 1) randme radiaal-, 2) randme intermediaal-, 3) randme ulnaar- ja 4) randme lisaluu. Alumine ehk distaalne rida moodustub neljast (seestpoolt väljapoole — 1., 2., 3. ja 4.) randmeluust. Alumisest reast 1. randmeluu puudub hobusel sageli ja mäletsejalistel alati. Viimastel on peale selle 2. ja 3. randmeluu isekeskis liitunud (joonis 53).

Kämblaluud (*ossa metacarpi*) asetsevad randmeluude alumise rea ja varvaste esimeste lülide (faalanksite) vahel. Need on pikad torujad luud tüüpilise arvuga 5 (mis koduloomadest on säilinud üksnes lihatoidulistel — kassil ja koeral). Seal on kämblaluid 4, neist kaks keskmist (3. ja 4.) on tugevamad kui äärmised. Mäletsejalistel on kämblaluudest kadunud 1. ja 2. ning 5. püsib ainult jädemelisena. Arenenult, kuid liitunult esinevad

siin 3. ja 4. kämblaluu. Hobusel on kämblaluude kadu ulatunud kõige kaugemale — siin püsib neist arenenud kujul vaid keskmine ehk kolmas. Kõrvalasetsevad 2. ja 3. kämblaluu (t i k k e l l u u d) ulatuvad hobusel peenikeste luuorkidena ülalt keskmise luu alu-



Joonis 53. Sea, veise ja hobuse eesjala (üleval) ning tagajala (all) toes. Rooma numbrid osutavad kämbla- ja põialuude järjenimetustele võrdlevanatoomilises mõistes.

mise kolmandikuni. Kämblaluude ülemine liigesepind on lame, distaalne ots plokikujuline. Hobuse kämblaluu on tugevamaid luid skeletis. Tema koore paksus ulatub 1 sentimeetrini.

Arenenud kämblaluude distaalse otsa tagaküljel asetsevad paarilised kolmekandilised s e e s a m - ehk h e l m e s l u u d, mis kõõluste all asetsedes toimivad plokkidena.

V a r b a l u u d (*ossa digitorum*) paiknevad ülalt ette-alla kul-

gevas reas. Nagu näitavad võrdleva anatoomia ja paleozooloogia andmed, on kõigi põllumajandusloomade esivanemad olnud viievarbalised. Käesoleval ajal on sama arv säilinud koduloomadest ainult lihatoidulistel. Seal on varbaid neli, milledest ulatuvad maapinnale toetuma ainult kaks keskmist, mäletsejalistel kaks ja hobusel ainult üks. Iga varvas koosneb kolmest luust (lülist, faalanksist). Varbalülid kannavad tavaliste järjekorranumbrite kõrval veel erinimetusi:

1. lüli — sõrgatsiluu,
2. „ — piirdeluu,
3. „ — kabjaluu (hobusel) või sõraluu (mäletsejalistel ja seal).

Esimene neist on kõige pikem, teine on kuubiline. Kabjaluu on hobusel lai, eest poolümmargune, tagant poolkuujalt välja lõigatud. Küljed lõpevad tahapoole ahenedes kabjaluuharudega. Ülal asetseb nõgus liigesepind ja selle ees sirutusjätke. Pisut nõgusa tallapinna tagaosas asetseb paindepind varba süva painutajalihase kinnitumiseks.

Kabjaliigese taga asetsev helmesluu kannab kuju tõttu süstikluu nimetust.

Eesjäsemete liigesed ja sidemed

Eesjäsemete liigesed on loetletud lk. 92. Peale õlaliigese esinevad kõigis teistes liigesekihnu abistajatena mediaalsel ja lateraalsel pinnal vertikaalselt paiknevad kaaskülgsed ehk kollateraalsidemed. Liigesepindade ehitus ja kaaskülgsed sidemed võimaldavad liigestuvatele luudele liikumist ainsas tasapinnas. Vaatamata liigestuvate luuotste kerajale kujule ja kollateraalsidemete puudumisele õlaliigeses toimub viimase liikumine samal viisil, sest kaaskülgsed sidemed on siin asendatud lihastega. Kõik eesjäsemete liigesed on seega hingliigesed; nende abil toimuvad liigutused ainsas (sagitaal-) pinnas. Eesjäsemete harkasendit võimaldab abaluu lihaseline ühend kerega.

Üksikuis, eriti distaalseis liigeseis lisanduvad kaaskülgsetele sidemetele veel teised, nagu ülesirutust ehk hüperekstensiooni takistavad volaarsidemed randme- ja piirdeliigese tagaküljel. Volaarsidemetena toimib ka enamik seesamluude sidemeid.

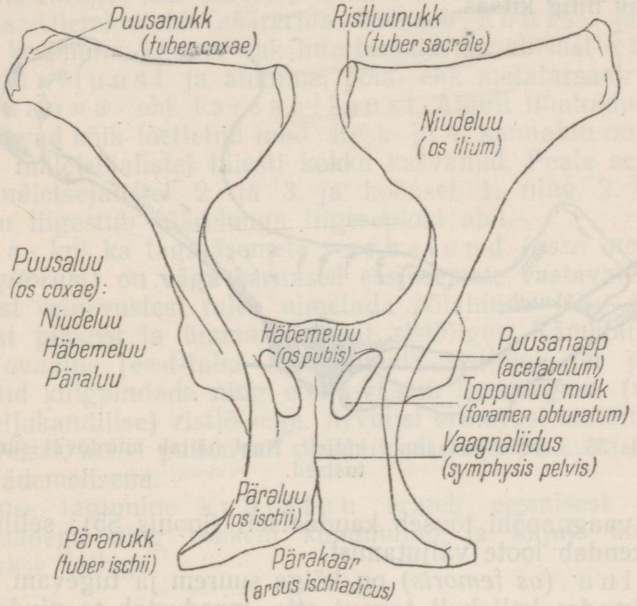
Küünarluu proksimaalne osa liitub kodarluule kahe rist- ja ühe luudevahelise sidemega.

Tagajäsemete luud

Tagavööde koosneb kahest puusaluust (*ossa coxae*), mis on teineteisega all keskosas kõhre (vanematel loomadel luu) abil liitunud (vaagnaliidus). Kumbki puusaluu koosneb oma-

korda kolmest puusanapa kohal kõhreliselt ühendunud luust. Puusanapast eespool asetseb n i u d e l u u (*os ilium*), tagapool p ä r a l u u (*os ischii*) ja seespool h ä b e m e l u u (*os pubis*) (joonis 54). Ühes ristluu ja esimeste sabalülidega moodustavad puusaluud **vaagna** (*pelvis*).

Kujult kolmnurkne, nõgusa välis- ja kummunud seespoolse pinnaga niudeluu on teistest suurem. Eesosa — niudeluu t i i b — lõpeb seespool r i s t l u u- ja väljaspool p u u s a n u k i g a (*tuber*



Joonis 54. Hobuse puusaluud.

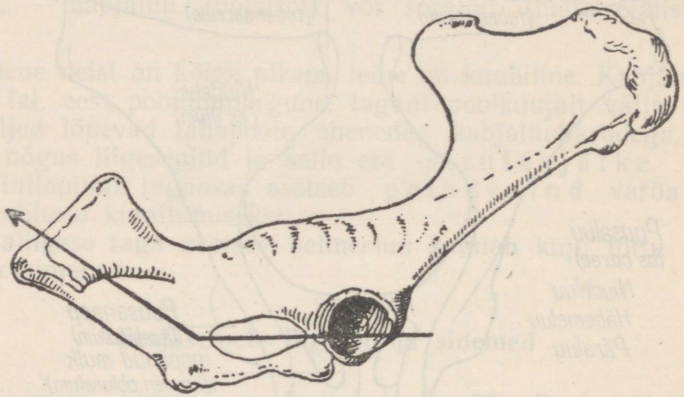
sacrale ja *tuber coxae*). Mõlemad on väljastpoolt märgatavad ja neid kasutatakse looma mõõtmisel lähtepunktidena. Laba all-eesküljel asetseb krobelise ümbrusega liigesepind ristluutiibadega liigestumiseks. Niudeluu tagumine, ristlõikes kolmekandiline ahenev osa kannab niudeluukeha nimetust. Ka teistes puusaluudes nimetatakse kehaks puusanappa piiravat osa. Mõlemapoolsed niudeluud isekeskis ei ühine.

P ä r a l u u d on vaagna luudest kõige tagumised. Nende kehast väljuvad harud piiravad vaagna põhjas asetsevaid t o p p u n u d m u l k e külgedelt ja tagant. Tagapool lõpeb päraluu väljastpoolt kombeldava, mõõtepunktina kasutatava p ä r a l u u n u k i g a (*tuber ischiadicum*). Päraluude tagaserv on kaarjalt välja lõigatud (p ä r a l u u k a a r, *arcus ischiadicus*).

H ä b e m e l u u d moodustavad vaagnapõhja eesosa ja piiravad oma kahe (n a p a- ja l i i d u s e-) h a r u g a (samu nimetusi

kannavad ka päraluude harud) toppunud mulke eest- ning seestpoolt. Häbeme- ja päraluud ühinevad vastaspoolsetega keskjoonel (mediaanpinnas) vaagnaliiduse kaudu.

Kõikidel põllumajandusloomadel, eriti hobusel, erinevad isaste ja emaste puusaluud üksteisest. Üldiselt on emaste vaagen ruumikam, vaagnapõhi laiem ja lamedam ning niudeluud suunduvad ette-üles enam lahknevalt. Mära vaagnapõhi on eest madalam, häbemeluude eesserv terav ja päraluukaar lame. Täku vaagnapõhi on tagant madalam, häbemeluude eesserv ümardunud ja päraluukaar sügav ning kitsas.



Joonis 55. Lehma puusaluud küljelt. Nool näitab murduvat sünnitusteed.

Veise vaagnapõhi tõuseb kaudaalselt (joonis 55); selline omapära raskendab loote väljutamist.

Reieluu (*os femoris*) on kõige suurem ja tugevam luu skeletis. Paiknedes kallakult tagant ette, moodustab ta niudeluudega peaaegu täisnurga. Luu ülemises otsas asetseb puusanapale kujult vastav (kongruentne) reieluupea ja sellest väljaspool suur pöörel reiesirutajalihaste kinnitumiseks. Suure pöörla taga paikneb pöörlaauk. Kaks teist reieluu ülemises osas asetsevat väljaulatuvat köpru kannavad samuti pöörlate nimetust. Neist väike pöörel asetseb mediaalsel ja kolmas pöörel lateraalsel luupinnal. Viimane on hästi arenenud ainult hobusel. Reieluu jäme alumine ots kannab kahte (mediaalset ja lateraalset) teineteisest sügava vaoga eraldatud liigesepõnta. Eesküljel asetseb plokikujuline liigesepind põlvekedraga liigestumiseks.

Põlvekeder (*patella*) on neljapealises lihases paiknev luu ümardunud kolmnurkse konarliku eesküljega ja liigesepinnaga kaetud tagaküljega.

Sääres (*crus*) asetseb sääreluu mediaalselt ja pindluu lateraalselt. Ristlõikes kolmnurkne sääreluu (*tibia*) omab jämenenud ülemises otsas kahte liigesepinda reieluu põntadega liigestumiseks ja nende vahel põntadevahelist väljet. Eesküljel

asetseb sääreluuharjaks üleminev sääreluuköprus sääresirutajalihaste kinnitumiseks. Distaalses otsas asetsev konkaavne vindikujuline liigesepind jaguneb viltu (hobusel) või otse (mäletsejalistel ja seal) kulgeva harjaga kaheks. Külgedelt piiravad liigesepindu peksjätked.

Pindluu (*fibula*) esineb arenenult üksnes seal. Hobusel on tast säilinud ainult ülemine pool ja mäletsejalistel mõlemad otsad. Proksimaalne ots on mäletsejalistel liitunud sääreluuga ja distaalne püsib iseseisva peksluukesena kanna luude kõrval.

Arvult varieeruvad kanna luud (*ossa tarsi*) paiknevad kolmes reas. Ülemine ehk säärerida koosneb konts- ja kandluust, keskmine, kanna- ehk intertarsaalrida ainsast kesk- ehk tsentraalluust ja alumine, põia- ehk metatarsaalrida 1., 2., 3. ja 4. kanna- ehk tarsaalluust. Ainult lihatoiduliste kannas esinevad kõik loetletud luud. Kesk- ja 4. kannaluu on seal osaliselt ja mäletsejalistel täiesti kokku kasvanud. Peale selle on liitunud mäletsejalistel 2. ja 3. ja hobusel 1. ning 2. kannaluu. Kontsluu liigestub sääreluuga liigeseploki abil.

Põia- kui ka tagajäsemete varbaluud (*ossa metatarsi* ja *ossa digitorum*) on väga sarnased eesjäsemete vastavate luudega. Vähestest erinevustest tuleb nimetada põialuude ($^1/_{12}$—$^1/_5$ võrra) suuremat pikkust ja ümmargusemat ristlõiget. Kämblaluude servad ja ovaalne (eest-taha lamestunud) ristlõige on põialuudes asendatud külgpindade ning enam-vähem ümmarguse (mäletsejalistel neljakandilise) ristlõikega. Arvulisi erinevusi mainitud luudes leidub veisel, kellel puuduvad põialuudest 1. ja 5., kuna 2. põialuu esineb jädemelisena.

Hobuse tagumine kabjaluu erineb eesmisest järsemate külgpindadega ning rohkem kummunud ja kujult ümardunud-kolmnurkse tallaga.

Tagajäsemete liigesed ja sidemed

Tagajäsemete liigesed on loetletud tabelis lk. 93. Ristluu kinnitub niudeluu laba kranioventraalsele küljele vähe painduva ristluu-niudeluu liigese ja sellest väljaspool asetseva kandesideme varal. Tagapool toimub vöötme ja ristluu ühendus vaagna laisideme ja kahe väiksema (ristluunukilt algava) sideme abil.

Puusaliigest seob peale liigesekihnu reieluupea august algav ja puusanapa sälku kinnituv ümarside kui ka kõhu sirglihasest (hobusel) hargnev lisaside. Liigesepindade kujule vaatamata on puusaliiges, nagu teisedki tagajäsemete liigesed, hingliiges.

Põlveliiges koosneb kahest — reie-sääre ehk femorotibiaal- ja reie-põlvekedra ehk femoropatellaarliigesest. Liigesepindade mittevastavuse tõttu asetseb reie-sääre liigeses luuotste vahel paariline (lateraalne ja mediaalne kõhrest moodustuv) vaheketas ehk menisk. Peale

kaaskülgsete sidemete fikseerivad sama liigest (ülesirutust tõkestavad) ristsidemed ja mitmed meniske kinnitavad sidemed. Reie-põlvekedra liigeses kinnitavad põlveketra reieluule kaks (mediaalne ja lateraalne) reie-põlvekedra ehk femoropatellaarsidet ning (hobusel ja veisel) kolm sirgsidet.

Kannaliigeses leiame peale paarilise kaaskülgse sideme, sirge plantaarsideme ja dorsaalse lehviksideme veel hulga väiksemaid luude ridu või üksikuid luid fikseerivaid sidemeid. Liikumine kannaliigeses toimub säärе- ja kontsluu vahel. Teised luude read ja luud ise on ühendunud jäikliigeste abil.

Varbaliigesed ja nende sidemed sarnanevad eesjäsemete omadega.

LINDUDE SKELETT

Lindude selgroog jaguneb kaela-, rinna-, nimmeristluu- ja sabaosaks (joonis 56). Liikuvad neist on ainult esimene ja viimane selgroo osa.

Lindude kaelalülide arv pole konstantne ja see on suurem imetajate omast (kanal 13, pardil 14—15 ja hanel 17—18). Pea liigestub rõngakujulise atlasega keraliigese kaudu.

Selgroo rinnaosa koosneb kanal 7 (neist on 2.—5. ühte kasvanud ja 7. nimmeristluuga liitunud), partidel ja hanedel 9 rinnalülist.

Roietest on tavaliselt 1., 2. ja viimane asternaalsed (rinnakuni mitteulatuvad). Pärisroided koosnevad dorsaalsest ja ventraalsest (luustunud) osast, milledest viimane vastab imetajate roidekõhrele. Keskmiste roiete dorsaalse osa tagaservalt kulgeb tahaüles konksjätke, mis kinnitub järgneva roide välispinnale sideme varal. Pikal ja laial rinnakul on ventraalsel pinnal tugevate tiivalihaste kinnitumiseks kõrge hari; kaugele taha ulatudes abistab rinnak nõrgalt arenenud kõhulihaseid kõhuelundite kandmisel. Eesosas on tal kaks liigesepinda kaarnaluudega liigestumiseks.

Nimme- ja ristluulülid kui ka esimesed 3—7 sabalüli liituvad varsti peale sündi ainsaks nimmeristluuks.

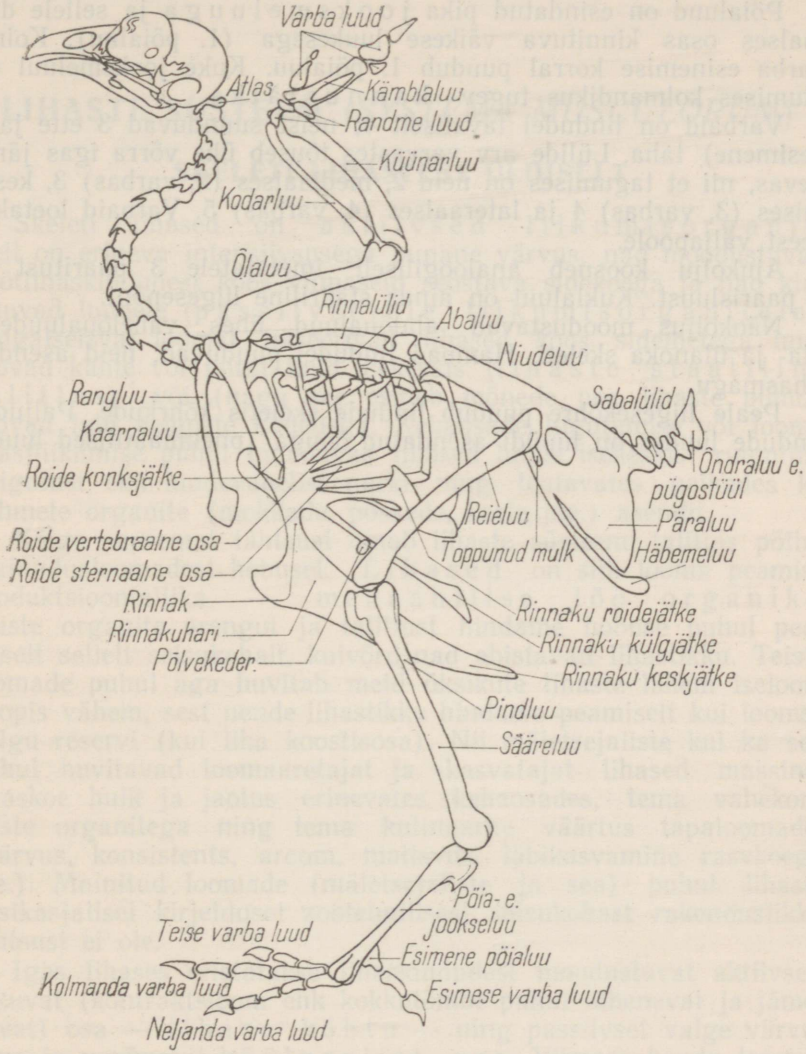
Liikuvaid sabalülisid on kanal 5—6, pardil ja hanel 8. Viimane neist, päranipp ehk pügostüül, on suurem eesmistest.

Ventraalselt avatud puusaluud on nii isekeskis kui ka nimmeristluuga täiesti liitunud.

Õlavööde koosneb paarilistest aba-, kaarna- ja rangluust. Rangluud liituvad isekeskis ventraalselt. Kõige tugevam rinnavöötme luudest on kaarnaluu. Abaluu lasub roietel, paralleelselt selgrooga, ulatudes aheneva sabamise otsaga vaagna luudeni.

Nii ees- kui ka tagajäsemed koosnevad samanimelistest luudest nagu imetajatelgi.

Küünarluu on kodarluust tugevam. Randme luude kämbla-



Joonis 56. Kana skelett.

rida puudub ning proksimaalsest reast on püsinud ainult randme radiaal- ja ulnaarluu.

Kämmal koosneb kolmest üksteisega sünostoosi teel liitunud luust.

Reie ja sääre luud sarnanevad üldjoontes imetajate vastavate luudega.

Põialuud on esindatud pika jooksmeluuga ja sellele distaalses osas kinnituva väikese luukesega (1. põialuu). Kolme varba esinemise korral puudub 1. põialuu. Kuke jooksmeluul on alumises kolmandikus tugev kannusjätke.

Varbaid on lindudel tavaliselt 4; neist suunduvad 3 ette ja 1 (esimene) taha. Lülide arv varvastes tõuseb ühe võrra igas järgnevas, nii et tagumises on neid 2, mediaalses (2. varbas) 3, keskmises (3. varbas) 4 ja lateraalses (4. varbas) 5. Varbaid loetakse seest väljapoole.

Ajukolju koosneb analoogiliselt imetajatele 3 paaritust ja 3 paarisluust. Kuklaluul on ainus sfääriline liigesepõnt.

Näokoljus moodustavad alalõualuud ühes vahelõualuudega ala- ja ülanoka skeleti. Hambad lindudel puuduvad; neid asendab lihasmagu.

Peale liigesekõhre puudub lindude skeletis kõhrkude. Paljudes lindude luudes on luuüdi asendatud õhuga (pneumaatilised luud).

LIHASTE SÜSTEEM (*SYSTEMA MUSCULORUM*)

SKELETI LIHASTEST ÜLDISELT

Skeleti lihased on aktiivsed liikumisorganid. Neil on erineva intensiivsusega punane värvus, nad moodustuvad vöötlihaskiududest koos viimaseid seostava sidekoega ja nad kinnituvad luudele (passiivsetele liikumisorganitele). Paigalseisval loomal fikseerivad lihased koos sidemetega luid, seovad kahte või mitut luud isekeskis (lihaste staatiline talitlus) või (nagu see esineb mõnede pea lihaste puhul) seovad luid pehmete kudedega. Kehaosade liigutamise või looma edasiliikumise puhul muudavad lihased luude isekeskist ruumilist paigutust ehk luudevahelisi nurki ning teatavates paikades ka pehmete organite (mokkade, põskede, keele jne.) asendit.

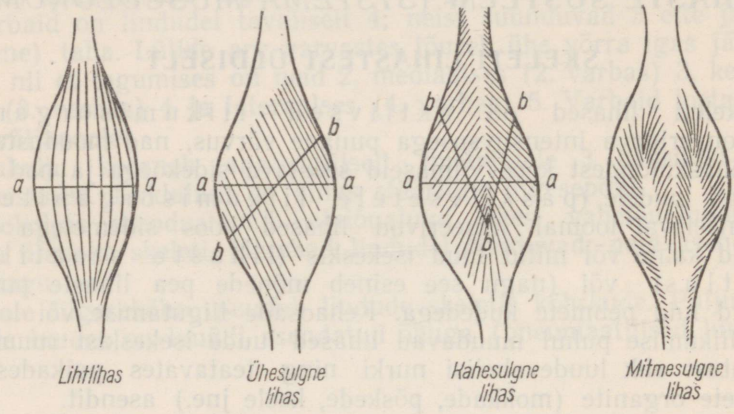
Kõige suuremat tähtsust omab lihaste süsteemi talitlus põllumajandusloomadest hobusel. Lihased on siin looma peamise produktsiooniallika — mehaanilise töö organiks. Teiste organite arengut ja talitlust hindame hobuse puhul peamiselt sellelt seisukohalt, kuivõrd nad abistavad lihastikku. Teiste loomade puhul aga huvitab meid üksikute lihaste lähem iseloom hoopis vähem, sest nende lihastikku hindame peamiselt kui loomse valgu reservi (kui liha koostisosa). Nii mäletsejaliste kui ka sea puhul huvitavad loomaaretajat ja -kasvatajat lihased massina, lihaskoe hulk ja jaotus erinevates kehaosades, tema vahekord teiste organitega ning tema kulinaarne väärtus tapaloomadel (värvus, konsistents, aroom, maitsvus, läbikasvamine rasvkoega jne.). Mainitud loomade (mäletsejaliste ja sea) puhul lihaste üksikasjalisel kirjeldusel zootehnilisest seisukohast rakenduslikku tähtsust ei ole.

Igas lihases eristatakse lihaskiududest moodustuvat aktiivselt liikuvat (kontraktsiooni ehk kokkutõmbe puhul lühenevat ja jämenevat) osa — lihase kõhtu — ning passiivset valge värvusega ja venimatut kõõluselist osa. Viimase kaudu teostub lihase mõlema otsa kinnitumine luudele ja lihase jõu ülekanne. Eriti pikkade kõõlustega on varustatud mitmed jäsemete lihased. Kitsamas mõttes tähendab lihas lihase punast kõhuosa.

Kujult jagunevad skeleti lihased õhukesteks ehk plaatja-

teks (esinevad peamiselt peas ja keres ning puuduvad jäsemete kaugmistes osades) ja käävjateks lihasteks (esinevad peamiselt jäsemetes, aga ka keres ja peas). Skeleti lihaste hulka loetakse ka nn. sõõrlihased, kuigi nad otseselt skeletile ei kinnitu. Sõõrlihased esinevad nahakurdudes, piirates mitmeid keha välisavasid (suupilu, laupilu, pärakuava).

Lihaselise ja kõõluselise osa seose alusel jaotatakse lihased liht- ehk dünaamilisteks lihasteks (lihaskiud paiknevad lihase pikiteljega paralleelselt ja lähevad üle samasuunalisteks kõõluskiududeks) ning sulglihasteks (lihaskiud paik-



Joonis 57. Lihaste jaotus nende kiudude seose alusel kõõlusega. *aa* — lihase anatoomiline ristlõige; *bb* — lihase füsioloogiline ristlõige.

nevad lihase ja vastava kõõluse pikitelje suhtes viltu). Viimaste hulgas eristatakse ühe-, kahe- ja mitmesulgseid lihaseid (joonis 57). Kuju kõrval haarab esitatud jaotus ka lihaste talitlust. Lihaste võrdse mahu korral on lihtlihases kiude vähem, kuid nad on pikemad kui sulglihaste kiud; kõige suurem on lihaskiudude arv kahe- ja mitmesulgsetes (statodünaamilistes) lihastes; samal ajal on lihaskiud siin kõige lühemad. Et lihase jõud sõltub tema kiudude arvust ja kontraktsiooni ulatus kiudude pikkusest, siis on dünaamiliste lihaste poolt teostatavad liigutused ulatuslikumad, kuid samal ajal ka nõrgemad kui sulglihaste poolt põhjustatavad liigutused. Dünaamiliseks lihaseks on näiteks õlavarre-pea lihas, mis eesjäset tõmbab ette, ning sulglihasteks küünar- ja põlveliigese sirutajad.

Lihase jõu määrab eeskätt tema kiudude läbilõike summa — lihase füsioloogiline ristlõige. Lihtlihastes ühtib see lihase anatoomilise ristlõikega, kuid sulglihastes on füsioloogiline ristlõige anatoomilisest suurem (joonis 57). Üheruutsentimeetrise ristlõikega lihas suudab üles tõsta 5—13,7- (keskmiselt 10-) kilogrammist raskust.

Lihase sidekoeline sard katab teda väljastpoolt lihase-ümbrise ehk välise perimüüsiumi näol. Sellega ühendub lihases asetsev ja viimast erineva suurusega lihaskimpudeks jagav sisemine perimüüsium; endomüüsiumina tungib sidekude ka üksikute lihaskiudude vahele.

Endomüüsiumi kiud ümbritsevad lihaskiude peamiselt tsirkulaarselt, sisemise perimüüsiumi kollageensed kiud paiknevad lihaskiududega enam-vähem paralleelselt ja lihaseümbrise kiud asetsevad omavahel ristudes lihase pikitelje suhtes viltu ehk spiraalselt. Vastavalt kiudude paigutusele tõkestavad sisemise perimüüsiumi kiud lihase ülevenitust, kuid lihaseümbrise kiudude paigutus võimaldab lihasele kuju muutmist teatavates piirides nii pikkuses kui ka jämeduses.

Lihase sidekoeline sard seisab vahetus ühenduses kõõlusega, mis moodustub paralleelselt kulgevate kollageensete kiudude kimpudest ning neid kõõluseks siduvast sidekoelisest sarrast. Kõõluskiud lõpevad luu sees Sharpey kiududena. Kõõlused on seda tugevamad, mida vähem on neis kohevakiulist sidekude. Maksimaalselt võib ühesentimeetrise ristlõikega kõõlus taluda hobuse kõige jõulisemas eas 900-kilogrammist raskust (hobuse varbapainutajad).

Lihase ja kõõluse sidekoelises sarras kulgevad veresooned ja närvid. Samuti leiduvad siin mitmesugused sidekoerakud, milledest osa looma nuumamise puhul muutub rasvarakkudeks. Rasvkoe ulatuslikum esinemine lihaste sarras põhjustab lihaste «marmorilisuse», mis lihaloomadel näitab nuumamise lõppastet. Tavaliselt pole see aste saavutatav piimaproduktsiooniks aretatud veisetõugude puhul; nende rasvaladestus piirdub kõhuõõneorganite ja alusnahaga.

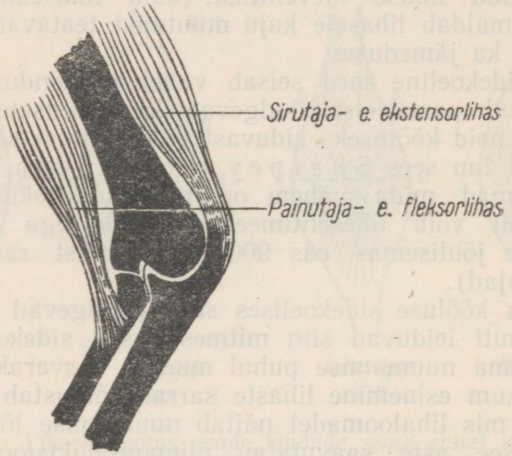
Lihase alguseks nimetatakse seda osa, mis püsib paigal või vähem liikuvana kontraktsiooni puhul; liikuvat või liikuvamat lihase osa nimetatakse tema lõpuks. Jäsemete lihastes loetakse alguseks lihase lähimist (proksimaalset) otsa. Pikkades jäsemelihastes kannab lihase algus lihase pea nimetust. Kahe-, kolme- ja neljapealised lihased algavad mitmelt kinnituspaigalt.

Liigestuvate luude vahelist nurka vähendavaid lihaseid nimetatakse painutajalihasteks ehk fleksoriteks ja sama nurka suurendavaid lihaseid sirutajalihasteks ehk ekstensoriteks (joonis 58). Jäset lähendavad paarisnaabrile aduktorid ja eemaldavad naabrist abduktorid.

Üksteist talitluslikult abistavad lihased on sünergistid, vastukäiva talitlusega lihased aga antagonistid. Nii on kõik ainsa liigese painutajalihased omavahel sünergistid, sama liigese sirutajalihastele aga antagonistid.

Nurk, mille all lihas kinnitub luule, muutub lihase töö ehk luu liikumise kestel; vastavalt sellele muutuvad ka lihase töötingimused. Lihas saab oma jõudu maksimaalselt kasutada siis, kui ta luule kinnitub täisnurga all. Seisval loomal esineb selline kinni-

tusviis erandlikult ja vastavalt sellele ei kasutata lihase jõudu liigese painutuse algul ja sirutuse lõpul otstarbekalt; optimaalseks muutub lihase jõu kasutamine üksnes liigese teatava seisu puhul. Lihaste kinnitusnurki aitavad suurendada luujätked ja süvendid ning liigestuvate luude nurgetine paigutus; viimane moodus esineb eriti jäseme proksimaalsete luude ja vöötme luude vahel, kuhu muuhulgas on koondunud ka kõige tugevamad ja arvukamad lihased. Lihaste kinnitusnurk on mõnevõrra suurem lühemate jäsemete ja massiivsemate lihaste puhul. Sünergistide üksteist



Joonis 58. Küünarliigese vastandliku talitlusega lihased (antagonistid).

abistav talitlus seletub muuhulgas ka sellega, et erinevate kinnituspaikade tõttu erinevad nende kinnitusnurgad ja vastavalt sellele ka nende optimaalsed töötingimused liigestuvate luude eri seisundi puhul.

Lihaste jõu paralüseerimist jäsemete tugeva painutuse (näiteks hobuse rautamise) puhul kasutatakse loomade fikseerimisel; jäseme sirutajalihaste kinnitusnurgad siin peaaegu kaovad, lihased ei tõmba distaalseid luid enam ettepoole, vaid üksnes proksimaalsete luude vastu. Samal ajal on painutajalihased niivõrd kokku surutud, et nende kontraktsioon jäset enam jõuliselt liigutada ei suuda. Sellises seisundis ületab inimese lihaste töö hobuse jäsemete jõu. Pea üles ehk taha kallutamisel on analoogiline immobiliseeriv toime kaela ja kere (vähemal määral ka tagajäsemete) lihastele. Viimasel puhul liituvad mehaaniliste momentidega ka reflektoorsed protsessid.

Lihased rühmituvad liigese ümber vastavalt liigese iseloomule. Hingliigeste piirkonnas (jäsemetes) koonduvad lihased peamiselt jäseme ees- ja tagapinnale, kattes seega peamiselt luude sirutus-

ja painutuspindu. Vöötme luid jäseme vaba osaga siduvaid liigeseid (õla- ja puusaliiges) katavad lihased igast küljest, kuna liigese iseloom siin painutuse ja sirutuse kõrval võimaldab ka jäsemete lähendamist (aduktsiooni) ja eemaldamist (abduktsiooni). Kõigekülgselt on lihastest ümbritsetud ka selgroo kaelaosa (kaelalülid) ja sabalülid. Vahepealset selgroogu katavad lihased peamiselt dorsaalselt ja (eriti nimmeosas) ka ventraalselt. Rindkereosas on selgroo ventraalsed lihased (rindkere jäikuse tõttu) vähe arenenud. Luude liigutamine jäsemete distaalsetes osades toimub põllumajandusloomadel vaid lihaste passiivsete osade — pikkade kõõluste abil. Lihased kitsamas mõttes randme- ja kannaliigesest allapoole ei ulatu.

Lihaste nimetused tuletuvad nende talitlusest, nende algusest või seostumise kohast skeletiga, kinnituskohast, kujust, asendist, paigutuse suunast ja teistest alustest. Sageli arvestatakse nimetuses üheaegselt mitut alust, näiteks *varba* (kinnituskoht) *lateraalne* (asend) *sirutaja* (talitlus).

Sooned ja närvid tungivad lihasesse või väljuvad sellest sageli ainsa (sel puhul *väratiks* nimetatava) koha kaudu, mis jäsemetes asetseb lihaste proksimaalses osas.

Süstemaatilise talitluse (treeningu) puhul lihased suurenevad (*hüpertrofeeruvad*) nende iga üksiku kiu jämenemise tagajärjel; samal ajal suurenevad nende verevarustus, müoglobiinisisaldus ja hapniku kasutamise võime. Vastupidi, tegevuseta lihased kõhetuvad ehk *atrofeeruvad*.

Üksikute lihaserühmade arengut on võimalik suunavalt mõjustada noorlooma söötmise ja treeninguga.

Lihaste abiorganid. Lihaste abiorganite hulka kuuluvad fastsiad, sünoviaalpaunad, kõõluste sünoviaaltuped ja seesamluud.

Fastsiateks nimetatakse lihaseid üksteisest eraldavaid ja neid kindlates ruumilistes suhetes hoidvaid sidekoelisi plaate (sidekirmeid), mis koosnevad mitmes kihis üksteise peal asetsevatest paralleelkiulistest lehtedest. Naaberkihtide kiud kulgevad isekeskis erinevate nurkade all ja nad on väheste kiudude kaudu ka isekeskis seotud. Mida individualiseeritumalt ehk isoleeritumalt lihased töötavad, seda arenenumad on nende fastsiatest moodustunud tuped; peamiselt rühmiti töötavate (kaela- ja selja-) lihaste vahel on fastsiad vähem arenenud. Fastsiate poolt moodustatud kõõluste *fibroos-* ehk *kiudtuped* või *rõngassidemed* annavad oma seose tõttu luudega kõõlustele kindla asendi. Vähesed fastsiad pakuvad kinnituspinda lihastele.

Fastsiad jaotatakse kogu lihastikku katvateks, naha all asetsevateks *pindmisteks fastsiateks* ja üksiklihaseid või lihaste rühmi ümbritsevateks *süvadeks fastsiateks*.

Õhukese sidekoelise seinaga ja seestpoolt endoteeliga kaetud *sünoviaalpaunad* asetsevad kõige tugevama hõõrdumise paikades kõõluse ja luu või kõõluse ja rõngassideme vahel. Kõõ-

luste sünoviaaltuped ümbritsevad kõõluseid silindrikujuliselt. Nad esinevad üksnes jäsemete distaalsetes osades.

Seesam- ehk helmesluud asetsevad kõõluste sees või kõõluste teedel. Nad on tekkinud paikades, kus kõõlustele avaldub tugev surve ja hõõrdumine. Sellisteks luudeks on (reie neljapealise lihase kõõluses asetseva) põlvekedra kõrval ees- ja tagajäseme sõrgatsiliigese tagapinnal asetsevad seesamluud ja kabjaliigese kihnus asetsev süstikluu. Seesamluud toimivad kõõlustesiseste libisevate plokkidena või (süstikluu) plokina, mida mööda libiseb kõõlus.

PEA LIHASED

Pea lihased jagunevad nahakurdudega seostuvateks silmamuna liigutavateks silmakoopa- ehk orbitaallihasteks, naha- ehk miimilisteks lihasteks, alalõua- ehk mälumislihasteks ja keeleluulihasteks. Miimiliste lihaste hulgas eristatakse omakorda mokkade, põskede, ninasõõrmete, silmalaugude ja kõrvade lihaseid.

Mokkade ja põskede lihaste ülesandeks on toidu haaramine ja suunamine hambakaarte vahele. Suuava suleb suu sõõrlihas, ülamokka tõstavad ülamoka tõstur ja ninamoka tõstur; alamokka eemaldab alamoka langetaja ja suunurka tõmbab tagasi ning üles sarnalihas. Põselihas piirab suukoopa eesosa külgedelt (joonis 59).

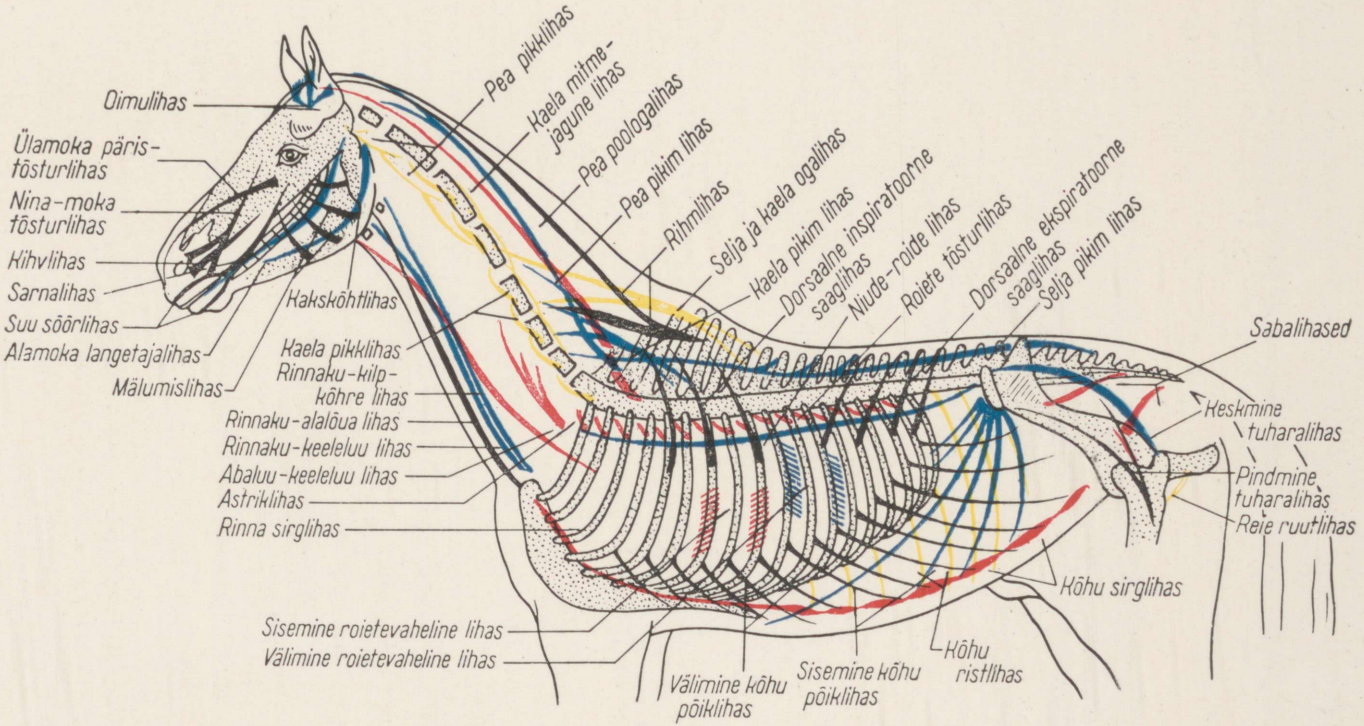
Ninasõõrmeid avavad peale ülalnimetatud nina-moka tõsturi kihva-, nina rist- ja nina külglihas.

Silmalauge suleb silma sõõrlihas, ülalaugu tõstavad ülalau kortsutaja ja ülalau tõstur; alalaugu eemaldab alalau langetaja.

Kõrvalesta tema juureosas ümbritsevad kõrvalihased jagunevad kõrvalesta püstitajaiks, langetajaiks, lähendajaiks, eemaldajaiks ja pöörajaiks.

Orbitaallihased jagunevad kolme rühma: 1) silmamuna taandajalihas asetseb kõige sügavamal, ümbritsedes nägemisnärvi; kontraheerudes tõmbab ta silmamuna sügavamale; 2) silma sirglihased (4 tk.) kinnituvad silmamuna ekvaatorile ja kontraheerumisel pööravad nad silmamuna kas väljapoole, sissepoole, üles või alla; 3) silma põiklihased (2 tk.), millede toimel silmamuna pöörleb orbiidi pikitelje ümber.

Mälumislihased jagunevad suu avajaiks ja sulgejaiks. Alalõuga tõmbavad ülalõua vastu alalõua nokkjätkele kinnituv oimulihas, alalõualuu haru väljastpoolt kattev mälumislihas ehk masseeter ja alalõualuu haru sisepinnale kinnituv tiiblihas. Nimetatuist on oimu- ehk temporaallihas kohanenud toidu haaramiseks, masseeter ja tiiblihas aga toidu mälumiseks; neist kõige jõulisem ja tugevamini arenenud on masseeterlihas.



Hobuse pea ja kere lihaste paigutuse skeem. Mustadena on näidatud kõige pindmisemad lihased, neist sügavamal asetsevad esmalt sinised, siis punased ja lõpuks kõige sügavamal kollastena näidatud lihased. (Skeemi aidanud koostada P. S a k s.)

TAHVEL IV.

Alalõuga eemaldavad kuklaluu kägijätkelt algav ja alalõualuu nurgale kinnituv *kägi-alalõua* ehk *jugulomandibulaarlihas* koos samalt kohalt algava ja alalõualuu allservale kinnituva *kahekõhulise lihasega*. Alalõua langetajad on mitmekordselt nõrgemad alalõuga ülalõua vastu viivatest lihastest.

Alalõua nurkade vahel paiknev keeleluu seostub lihaste varal keelega, kurguga, kõrisõlmega, aga ka rinnakuga.

KERE LIHASED

Kere lihased jagunevad: 1) selgroolihasteks, 2) rinnakorvi- ehk hingamislihasteks ja 3) kõhulihasteks (tahvel IV).

Selgroolihased

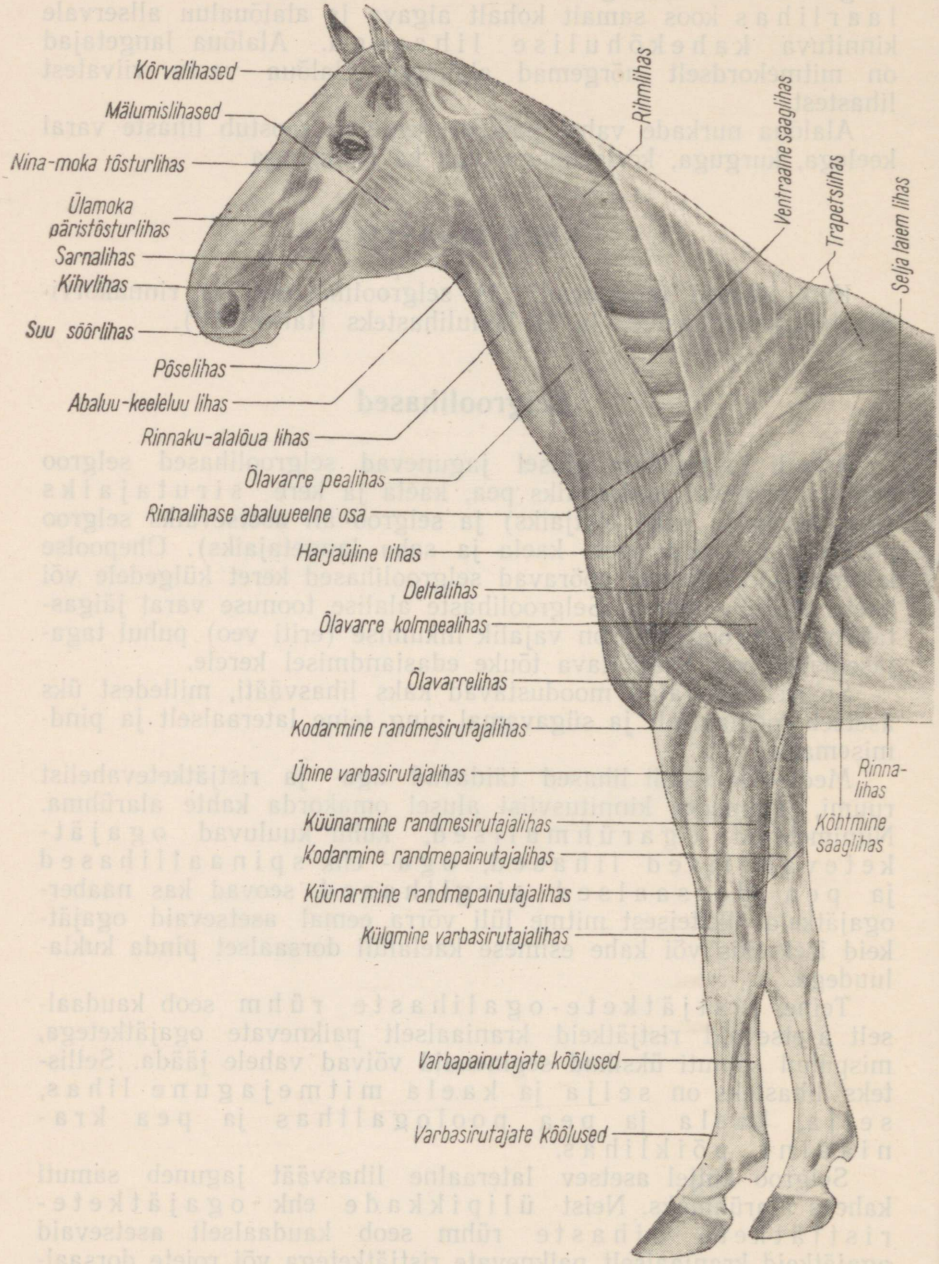
Asendi ja talitluse alusel jagunevad selgroolihased selgroo peal ja külgedel asetsevaiks pea, kaela ja kere *sirutajaiks* (pea, kaela ja saba tõstjaiks) ja selgroo all asetsevaiks selgroo *painutajaiks* (pea, kaela ja saba langetajaiks). Ühepoolse kontraktsiooni korral pööravad selgroolihased keret külgedele või kaela pikitelje ümber. Selgroolihaste alalise toonuse varal jäigastatakse selgroog, mis on vajalik liikumise (eriti veo) puhul tagajäsemete poolt avaldatava tõuke edasiandmisel kerele.

Selgroo sirutajad moodustavad kaks lihasvääti, milledest üks asetseb mediaalselt ja sügavamal ning teine lateraalselt ja pindmisemalt.

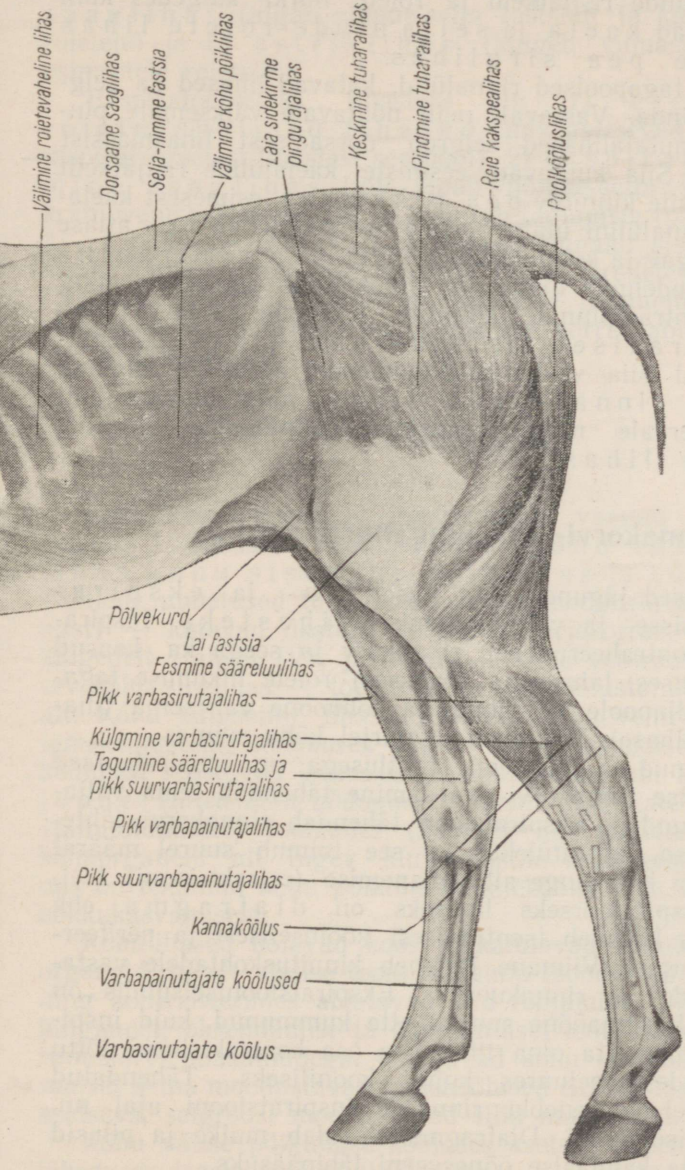
Mediaalse väädi lihased täidavad oga- ja ristjätketevahelist ruumi, jagunedes kinnitusviisi alusel omakorda kahte alarühma. Niinimetatud *ogarühmalised*, kuhu kuuluvad *ogajätketevahelised lihased*, *oga-* ehk *spinaallihased* ja *pea dorsaalsed sirglihased*, seovad kas naaberogajätkeid, üksteisest mitme lüli võrra eemal asetsevaid ogajätkeid isekeskis või kahe esimese kaelalüli dorsaalset pinda kuklaluudega.

Teine, *ristjätkete-ogalihaste rühm* seob kaudaalselt asetsevaid ristjätkeid kraniaalselt paiknevate ogajätketega, mispuhul samuti üksikud segmendid võivad vahele jääda. Sellisteks lihasteks on *selja ja kaela mitmejagune lihas*, *selja, kaela ja pea poologalihas* ja *pea kraniaalne põiklihas*.

Selgroo küljel asetsev lateraalne lihasväät jaguneb samuti kaheks alarühmaks. Neist *ülipikkade ehk ogajätkete-ristjätkete lihaste* rühm seob kaudaalselt asetsevaid ogajätkeid kraniaalselt paiknevate ristjätketega või roiete dorsaalsete otstega, jättes alguse ja kinnituskoha vahele tavaliselt mitu



Joonis 59. Hobuse



pindmised lihased.

lüli. Siia kuuluvad *selja, kaela ja pea ülipikk lihas, rihmlihas, nimme ja kaela ristjätketevahelised lihased ja pea kraniaalne põiklihas.*

Lateraalse lihasväädi teises, *niude-roiete lihaste rühmas* kulgevad lihaskiud algavad niudeluult, ulatudes mööda nimme- ja kaelalülide ristjätkeid ja roiete nurki kulgedes kuni peani. Siia kuuluvad *kaela ja selja niude-roiete lihas ja lateraalne pea sirglihas.*

Välja arvatud tagapoolsed rinnalülid, katavad lihased ka selgroo ventraalset pinda. Vastavalt neilt nõutavale väiksemale pingutusele on painutajalihased selgroo dorsaalsest lihasmassist vähem arenenud. Siia kuuluvad eesmiste kaelalülide ristjätkeilt algav ja koljubaasile kinnituv *pea pikklihas*, esimesest kaelalülist kuuenda rinnalülini ulatuv *kaela pikklihas*, atlase ventraalkaarelt algav ja koljubaasile kinnituv *pea ventraalne sirglihas*, niudeluult algav ja nimmelülide ristjätkete ning viimase roide ventraalpinnale kinnituv *nimme ruutlihas* ja lõpuks *ventraalsed ristluu-saba lihased*. Talitluslikult kuuluvad siia veel rinnakupidemelt algav ja alalõua nurgale kinnituv *rinnaku-pea lihas* ning õlavarreluult algav ja kuklaservale ning eesmistele kaelalülidele kinnituv *õlavarre-pea lihas.*

Rinnakorvi- ehk hingamislihased

Rinnakorvilihased jagunevad talitluselt *in- ja ekspiratoorseteks* (sisse- ja väljahingamis-) *lihasteks.* Inspiratoorsete lihaste kontraheerumisel rinnakorv ja seega ka kopsud suurenevad (pikkuses, laiuses ja kõrguses) roiete liikumise tagajärjel ette-üles-väljapoole või rinna- ja kõhuõõne vaheseina (diafragma ehk vahelihase) liikumise tagajärjel kõhu suunas.

Rohkem arenenud ja jõulisema talitlusega on inspiratoorsed lihased, sest elastse rinnakorvi avardamine tähendab tema väljaviimist puhkeseisundist. Ekspiratsioon tähendab rinnakorvi lähte- ehk puhkeasendisse tagasitulekut ja see toimub suurel määral passiivselt, elastse koe pinge alt vabanemise (retraktsiooni) teel.

Peamiseks inspiratoorseks lihaseks on *diafragma ehk vahelihas.* Ta koosneb tsentraalsest kõõluselisest ja perifeersest lihaselisest osast. Viimane jaguneb kinnituskohtadele vastavalt nimme-, roide- ja rinnakuosaks. Ekspiratsiooniseisundis on diafragma kaarjalt rinnaõõne suunas ette kummunud, kuid inspiratsiooni ajal tõmbub ta oma lihaselise osa kontraktsiooni tõttu tahapoole, muutudes seejuures kujult kooniliseks. Tähendatud kujumuutuse arvel suurenebki rinnaõõs inspiratsiooni ajal nn. diafragmahingamise puhul. Diafragma sisaldab mulke ja pilusid aordi, söögitoru ja kaudaalse õõnesveeni läbipääsuks.

Teisteks inspiratoorseteks lihasteks on: 1) *inspiratoor-*

sed roietevahelised lihased (mis asetsevad roiete ja roidekõhrede vahelistes ruumides), 2) roidetõsturid (mis algavad rinnalülide ristjätketelt ja kinnituvad roiete proksimaalses osas nende eesservale), 3) rindkere sirglihas (kinnitub esimesele neljale roidele), 4) inspiratoorne selgmine saaglihas (algab nimme-selja fastsialt ja kinnitub eesmistele roietele) ja 5) astriklihas (kulgeb viimastelt kaelalülidelt esimestele roietele).

Ekspiratoorseteks lihasteks on: 1) ekspiratoorsed roietevahelised lihased (mis asetsevad samanimelistest inspiratoorsetest lihastest seespool), 2) ekspiratoorne selgmine saaglihas (mis algab nimme-selja fastsiast, kulgeb kranioventraalses suunas ja kinnitub tagumiste roiete tagaservale), 3) rindkere ristlihas (algab rinnaku sisepinnalt ja kinnitub samal kohal asetsevatele roidekõhredele) ja 4) roide taandajalihas (paikneb esimeste nimmelülide ja viimase roide vahel). Raskendatud hingamise korral abistavad ekspiratsiooni kõhulihased.

Kõhulihased

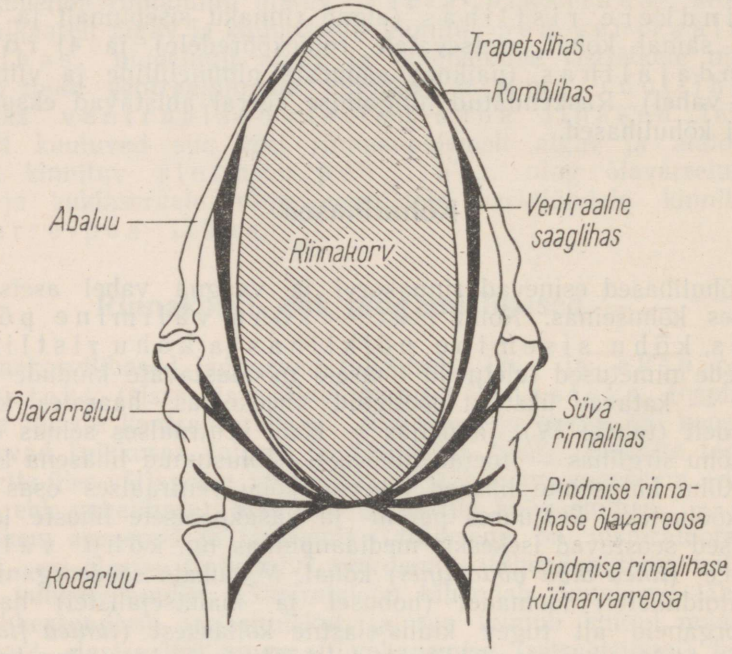
Kõhulihased esinevad rinnakorvi ja vaagna vahel asetsevas pehmes kõhuseinas. Kolm neist — kõhu välimine põiklihas, kõhu sisemine põiklihas ja kõhu ristlihas (millede nimetused tuletuvad lihaseid moodustavate kiudude suunast) — katavad üksteist loetletud järjekorras, haarates kõhtu külgedelt (tahvel IV), ja neljas — kõhu ventraalses seinas asetsev kõhu sirglihas — toetab tugevasti kõõlustunud lihasena kõhtu alt. Kõhu külgseinte lihased lähevad kõhu ventraalses osas üle lamekõõlusteks, kusjuures parem- ja vasakpoolsete lihaste lamekõõlused seostuvad isekeskis mediaanpinnas nn. kõhu valgejoone (*linea alba abdominis*) kohal. Mahukate seedeorganitega (taimtoidulistel) loomadel (hobusel ja mäletsejalistel) haarab kõhuorganeid alt tugev kiulis-elastne kollaskest (*tunica flava*), mis on tekkinud kõhu põiklihaste kilekõõluste ja kere süva fastsia kokkukasvamisest.

Kõhulihased hoiavad koos ja kannavad kõhuõõnes asetsevaid organeid, nende alalise toonuse kaudu moodustub kõhusisene rõhk ning kontraheerudes abistavad nad roojamist, urineerimist, väljahingamist, oksendamist ja sünnitamisel loote väljumist. Seostades rinnakorvi puusaluudega, takistavad kõhu sirglihas ja kõhu ventraalset seina moodustavad lamekõõlused ees- ja tagajäsemete vahel asetseva, selgroost moodustunud silla murdumist.

Kõhu välise põiklihase kõõluses asetseb häbemeluude eesserva läheduses isasloomal pilujas avaus — väline kubemerõngas, mis piirab kõhuõõnde viivat kubemekanalit.

EESJÄSEMETE LIHASED

Lihasteks, mis seovad eesjäsemeid (rinnavöödet ja õlavart) kerega ja toimivad samal ajal õlaliigesele, on järgmised: 1) kaela- ja seljaosast koosnev trapetslihas, 2) analoogilistest osadest moodustuv romblihas, 3) õlavarre-pea ehk brahhiokefaallihas, 4) rinnaküljel paiknev õhuke kolmnurkne selja ülilai lihas, 5) kaela- ja rindkereosast koosnev ventraalne saaglihas ja 6) rinna ehk pektoraallihas, mis koosneb pindmisest ning süvast osast; pindmine rinnalihas jaguneb omakorda õlavarre- ja küünarvarreosaks ja süva rinnalihas õlavarre- ja abaluueelseks osaks (joonis 60).



Joonis 60. Rinnakorvi eesjäsemetega seostavate lihaste skeem.

Trapets- ja romblihas algavad teineteist kattes kaela ja turja keskjoonelt ning kinnituvad abaluule (esimene abaluu harjale ja romblihas abaluu kõhre sisepinnale). Õlavarre-pea lihas algab õlavarreluult ja kinnitub teise ja kolmanda kaelalüli ristjätketele kui ka kukla- ja oimuluule. Ventraalne saaglihas algab nelja viimase kaelalüli ristjätkelt ning esimese 8.—9. roide välispinnalt ja kinnitub abaluu siseküljele. Eesjäsemete vahel «rippuv» eeskeha seostub peamiselt just selle lihase kaudu. Pindmine ja süva rinnalihas algavad rinnaku ja roidekõhrede välispinnalt ning kinnitu-

vad õlavarreluule ja küünarvarre fastsiale (pindmine lihas) või abaluu eesservale (süva lihas).

Trapets- ja romblihase üheaegse kontraktsiooni puhul lähendatakse abaluu baas kerele. Trapetslihase kaelaosa kontraktsiooni korral tõmmatakse abaluu ette. Brahhiokefaallihase toimel kantakse eesjäse õlaliigese sirutuse kaudu ette. Selja ülilai lihas toimib brahhiokefaallihasele antagonistina. Rinnalihased lähendavad eesjäsemeid üksteisele, abistavad keha liikumist külgedele ning, sidudes jäset õlavarre- ja küünarvarreosas rinnakorviga, aitavad keha kanda.

Õlaliigese lihased katavad abaluud ja õlavarre proksimaalset otsa. Kolm neist — väljaspoolsed harjaüline ja harjaalune (supraspinaat- ja infraspinaat-) lihas ning seespoolne abaluualune lihas — toimivad peamiselt õlaliigese kaaskülgsete sidemetena, tingides ühekülgse kontraktsiooni puhul ka jäseme lähendamist (aduktsiooni) või eemaldamist (abduktsiooni); harjaüline lihas koos kaarnajätke-õlavarre ehk korakobrahhiaallihasega toimib ühtlasi õlaliigese sirutajana. Õlaliigese painutajateks on deltalihas ning väike ja suur ümarlihas.

Küünarliigese lihased katavad õlavarreluud, painutajad eest- ja sirutajad tagantpoolt. Vastandina inimesele, kelle töötamisviis nõuab jõulist küünarliigese painutamist ja kellel seetõttu on mainitud liigese painutajad (eriti biitseps- ehk kahepealine lihas) sirutajaist tugevamini arenenud, on loomal ekstensorlihased tugevamad.

Küünarliigese sirutajaist on kõige tugevamini arenenud abaluu tagaservalt ja õlavarreluult pika, mediaalse ja lateraalse peaga algav ning küünarnukile kinnituv kolmepealine sirutajalihas. Teda abistavad abaluu tagaservalt algav küünarvarre fastsia pingutaja- ja küünarlohu kohal asetsev küünarnukilihas. Küünarliigest painutab ülalnimetatud kahepealise lihase kõrval õlavarre- ehk brahhiaallihas.

Küünarvart katavad järgmised küünarvarreluult või õlavarreluu distaalselt otsalt algavad ja kämblaluule või seesamluule kinnituvad randmeliigese lihased: randme kodarmine (radiaalne) sirutaja- ja randme küünarmine (ulnaarne) sirutajalihas ning samanimelised randmepainutajalihased koos pika pöidlaeemaldajalihasega.

Teine osa küünarvarre lihaseid kinnitub ülalmainitud luudelt alates pikkade kõõluste varal varbalülidele. Neist varba ühissirutaja ning varba külgsirutaja kinnituvad esimesele ja kolmandale varbaluule dorsaalselt ning varba pindmine painutaja koos varba süva painutajaga varbaluudele volaarselt (pihkmiselt). Asendilt kuulub varbapainutajate hulka ka kõõluseks muutunud luudevaheline lihas, mis asetseb kämblaluu pihkmisel küljel; ta tõkestab varbaliigeste ülesirutust.

TAGAJÄSEMETE LIHASED

Tagajäsemed seostuvad kerega jäiga niude-ristluu liigese ja peamiselt vaagna laisideme varal. Lihased toetavad mainitud seost, kuid ristluu ja puusaluude vahelist nurka nad ei muuda. Lihaste poolt liigutatavad liigesed esinevad ainult jäseme vabas osas ja jäseme ühendumise paigas vöötme luudega.

Kõige ulatuslikum lihasmass on koondunud tagajäsemetes vaagna luude ja puusaliigese piirkonda. Puusaliiges on lihastega kaetud ümberringi. Vastavalt liigesepinna kerajale kujule leiduvad siin peale teistele jäseme liigestele omaste sirutajate ja painutajate veel mediaalse paigutusega lähendajalihased ning jäset väljapoole pööravad lihased.

Puusaliigese sirutajad moodustuvad tuharalihaste ja reietaguste pikkade lihaste rühmast. Tuhararühm koosneb pindmisest, keskmisest ja süvast tuharalihasest, mis algavad niude- ning ristluult ja tuharafastsialt, kinnitudes reieluu suurele pöörlale (keskmine ja süva lihas) või kolmandale pöörlale (pindmine tuharalihas).

Reietaguste lihaste rühma kuuluvad: reie kahepealine lihas, poolkilejas ehk semimembranoosne ja poolkõõlusjas ehk semitendinoosne lihas ning reie ruut- ehk kvadraatlihas. Reietagused lihased algavad ristluult, esimestelt sabalülidelt, päraluult ja vaagna laisidemelt, kinnitudes reieluule, põlveliigese piirkonda, sääreluu harjale ja (kahepealine ning poolkõõluslihas) ka kandluule.

Puusaliigese painutajad algavad nimmelülidelt ning puusa- ja ristluult, kinnitudes reieluule. Siia kuuluvad: suur nimme- ehk psoaslihas, mis algab viimaste rinnalülide ja nimmelülide kehalt, kinnitudes koos järgnevalt loetletava niudelihasega reieluu väikesele pöörlale; niudelihas, mis algab niudeluu sisepinnalt; puusanukilt algav reie laia fastsia pingutaja; reie sisepinnal asetsev rätsepalihas ning häbemeluult ja kõhu sirglihase kõõluselt algav reieluu mediaalsele pinnale kinnituv harjalihas.

Lähendaja- ehk aduktorlihastena toimivad vaagnaliiduselt algav ja säärefastsiale kinnituv õrnlihas ning vaagnapõhja ventraalpinnalt algav ja reieluu tagapinnale kinnituv aduktorlihas.

Jäseme väljapoole keerajaiks puusaliigeses on kolm reieluu pöörlaauku kinnituvat lihast, milledest väline toppurlihas algab toppurimulgu naabruses vaagna ventraalselt pinnalt, sisemine toppurlihas vaagnapõhja dorsaalselt pinnalt ja kaksiklihased päraluu servalt.

Põlveliigese sirutajaks on neljapealine reielihas, mille üks peadest (reie sirglihasena) algab niudeluult ja teised kas reieluu kraniomediaalselt (sääreluupoolne pakslihas), kraniolateraalselt (pindluupoolne pakslihas) või kraniaalselt pin-

nalt (vahepealne pakslihas); lihase kõik neli pead lõpevad ühiselt põlvekedral ja viimase sidemete kaudu sääreluu proksimaalsel otsal.

Põlveliigest painutab kindralihas, mis algab reieluu lateraalselt põndalt, kinnitudes sääreluule.

Tagajäsemete lihaste distaalne rühm — säärelihased — koosneb kanna- ja varbaliigeste liigutajaist (painutajaist ja sirutajaist). Viimased ulatuvad kinnituspaikadele (varbaluudele) pikkade kõõluste varal. Sääre eespinnale on koondunud peamiselt kannaliigese painutajad ja varbaliigeste sirutajad ning sääreluude tagapinnale kannaliigese sirutajad ja varbaliigeste painutajad. Sääreluu mediaalne pind on lihastevaba.

Hobusel esineb kaks kannaliigese painutajat: 1) eesmine sääreluulihas ja 2) kolmas pindluulihas. Viimane algab reieluu distaalselt otsalt ja kinnitub ühes eesmise sääreluulihasega kanna painutuspinnale viie haru kaudu. Reie-kanna kõõluse toimel järgneb põlveliigese painutusele alati kannaliigese paindumine.

Sääre tagaküljel paiknev kannaliigese sirutaja — sääremarjalihas ehk gastrokneemius — algab kahepealiselt reieluu allosa tagaküljelt ja kinnitub ahhilleuse kõõluse abil kandluule. Mainitud kõõlusega ühineb pindluult algav lestlihas.

Varba ühissirutaja ja varba külgsirutaja katavad sääre kohal eesmist sääreluupoolset lihast ühes reie-kanna kõõlusega eest ja küljelt. Nende ülalpool kannaliigest algavad kõõlused ühinevad isekeskis pöia kohal ja kinnituvad kabjaliigese sirutusjätkele.

Süva varbapainutaja algab sääreluu ja pindluu ülemiselt otsalt ning tagaküljelt kolme peaga (tagumise sääreluulihasena ning suurvarba pika painutajana ja varba pika painutajana), milledele kanna tagapinnal lisandub veel neljandana kõõluspea. Mainitud lihas kinnitub ühise kõõluse kaudu kabjaluu painutuspinnale. Pindmine varbapainutaja algab hobusel kõõlusväädina sääremarjalihase kahe pea vahel reieluu tagaküljelt, tuleb kandluu kohal ahhilleuse kõõluse peale, kinnitub osaliselt kandluule ning siit edasi kulgedes seostub esimese ja teise varbaluuga taldmiselt.

Varvaste ülesirutust väldib kõõlustunud luudevaheline lihas.

LINDUDE LIHASTEST

Lindudel puuduvad mokkade, põskede, nina- ja väliskõrvalihased. Hingamislihastest puudub diafragma peaaegu täielikult. Rinna- ja nimmeristluulülide sünostoosi tõttu on seljalihased vähe arenenud ja nimmelihased puuduvad hoopis. Kõige tugevamad on rinna- (tiiva-) lihased; nende kaal võrdub headel lendajatel üle-

jäänud skeletilihaste kaaluga. Alates rinnakult ja selle harjalt (kiilult), kinnituvad nad õlaluu proksimaalsele otsale. Suur rinnalihas tõmbab kontraheerudes tiiva alla ja väike rinnalihas tõstab tiiba. Põllumajanduslindudel on tiivalihased nende väikese kasutuse tõttu heledamad jalgade lihastest. Paljude lihaste pikad kõõlused luustuvad linnu vananedes.

LIIKUMISTÜÜBID EHK ALLÜÜRID

Looma liikudes muutub pidevalt tema raskuskese. Liikumine algab keha edasitõukamisega ühe tagajäseme poolt. Seejuures nihkub raskuskese ettepoole ja keha tasakaalu taastamiseks on loom sunnitud ette viima ka vastava eesjäseme. Teise tagajäsemega tõuget alustades toimub analoogiline keha tasakaalustamine eesjäsemete abil.

Üksiku jäseme liigutustes eristatakse tema lükke-, tõste-, viske- ja toetusfaasi. Nimetatud faaside omavahelise järjekorra alusel eri jäsemeis eristatakse mitut liikumistüüpi ehk allüüri: sammukäiku, küliskäiku, traavi ja galoppi.

Sammukäigu puhul algavad kõik loetletud liikumisfaasid igas jäsemes eri aegadel, mille tõttu looma liikumisel võib kuulda nelja erinevat kabjalööki. Sammuliikumine on kõige aeglasem liikumisvorm; hobune liigub käies edasi vaid 2—6 km ja veis umbes 3 km tunnis.

Küliskäigu puhul, mis esineb kaamelitel ja ainult erandlikult hobustel, toimub ühepoolsete jäsemete liikumine võrdses faasis, mille tagajärjel raskuskese liigub kord ühele, kord teisele kehapoolele. Parempoolsed jäsemed viiakse ette momendil, mil vasakpoolsed toetuvad ja ära tõukuvad, ning vastupidi.

Traavi korral, mil hobune edasi liigub 14—18-kilomeetrise tunnikiirusega, liiguvad enam-vähem ühetaoliselt (võrdfaasiliselt) diagonaaljäsemed. Sammu pikkus (vahemaa ühe jäseme jäljest sama jäseme järgmise jäljeni) ulatub traavil kuni 3,3 meetrini.

Galopp, mille puhul kiirus võib tõusta kuni 1 kilomeetrini minutis, koosneb hüpete ahelast, kusjuures edasitõukejõud väljub ainsast tagajäsemest. Jäsemete liikumisfaaside muutumine ei toimu siin sümmeetriliselt. Üksiku hüppesammu pikkus galopi puhul võrdub hobusel 3—8 meetriga. Galopi puhul viibib loom osa ajast kõikide jäsemetega õhus.

Hüpete puhul, mida hobune võib teostada igasuguselt allüürilt, eristatakse hoo-, äratõuke-, lennu- ja maandumisfaasi. Algul vabastab hobune maast eesjäsemed, mille eel ta pea kergelt taha heidab; sellele järgneb pea langetamisega kaasnev tõuge tagajäsemetega, mille puhul keha ette ja üles viskub. Lennufaasis asetsevad jäsemed pingutatud paindeseisundis. Maandumise puhul pea tõuseb ja eesjäsemed sirutuvad. Sellist pea ja jäsemete normaalset hoiakut tuleb ratsutajal arvestada,

eriti äratõuke- ja maandumismomendil. Jäsemete toonuse jaotus sõltub pea asendist, mispärast ratsutaja peab vältima hobuse pea liigutuste häirimist hüpete korral.

Keha raskuskese asetseb hobusel mediaanpinnas rinnaku mõõkjätke taga, rinnakorvi keskmise ja alumise kolmandiku vahepeal. Mõnevõrra muutub tema asukoht sõltuvalt pea ja kaela hoiakust kui ka ratsaniku või seljakoorma asendist. Vastavalt sellele on raskuskeskmest eespool asetsev keha osa raskem tagumisest (kaalu vahekord 10:7), mille tõttu paigalseisval loomal eesjäsemed on tagajäsemetest rohkem koormatud. Sammukäigu puhul on tagajäsemed siiski umbes 1/4 võrra rohkem koormatud tõukejõust, kuid traavi puhul ees- ja tagajäsemete löögitugevus tasakaalustuvad. Ratsanikul tuleb ees- või tagajäsemete ühekülgset koormamist vältida; eriti peab seda arvestama järskude kallakute või tõusude puhul.

Looma nelinurkse toetuspinna suuruse määrab tema jäsemete asend. Looma maandamise puhul (operatsioonideks) püütakse nelinurkne toetuspind muuta kolmnurkseks ja raskuskese selle piirkonnast välja viia ühe eesjäseme ülestõstmise ja pea kinnihoidmise ajal. Sel puhul piisab looma tasakaalust väljaviimiseks vaid suhteliselt nõrgast küljetõukest.

LIHASTE OMADUSED

Lihaste elastsus. Venituse mõjul lihas pikeneb, kuid venituse lõppedes lüheneb uuesti. Seejuures on tagasitulek endisesse pikkusesse täielik ja kontraheeruvas lihases kiire; puhkavas lihases toimub see aeglasemalt, eriti siis, kui lihast on venitatud üle 1/3 tema esialgsest pikkusest. Lihaste venivus ei kasva proportsionaalselt neid pingutava raskusega, vaid pikenemise kasv muutub seda väiksemaks, mida suuremaks kasvab pinge. Lihaste väsides väheneb elastsus. Elastsus koos vähese pingulolekuga (toonusega) võimaldab lihaste alalist valmisolekut koheseks kontraktsiooniks.

Lihaste erutatavus. Normaalselt ehk füsioloogiliselt (organismis) toimub lihaste ärritus motoorsete närvide kaudu (kaudne ärritus). Katsetingimustes võib lihas selle kõrval erutuda ka närvide vahenduseta (otsene ärritus) — temperatuurist, mehaaniliselt, keemiliselt või elektriliselt. Tavaliselt kasutatakse ärritusvahendina elektrivoolu, sest selle tugevus, mõjumisaeg ja sagedus on kergesti ja täpselt reguleeritavad.

Lihase jõud sõltub üheaegselt kontraheeruvate lihaskiudude arvust. Mida tugevam on lihast tabav ärritus, seda rohkem tema kiududest kontraheerub. Kõigi lihaskiudude üheaegset kontraktsiooni esineb harva ja üksnes maksimaalse pingutuse puhul.

Ärritusele järgnevate keemiliste ja füüsikaliste muutuste kompleksi ärritatavas substraadis nimetatakse vastava koe erutuseks. Lihases kulgeb erutus ärrituspaigalt alates lainjalt üle

lihaskiu, seejuures (skeleti lihaskoe puhul) teisele kiule üle kandumata. Peale erutuse algusmomenti kaotab lihas lühikeseks ajaks (vähesteks tuhandikkudeks sekundist) võime uutele ärritustele reageerimiseks. Sellises refraktaarsusperioodis, mis lihaskoe kõrval osutub karakteerseks igasugusele elavale süsteemile, eristatakse omakorda absoluutset ja relatiivset faasi; viimase puhul taastub reaktsioonivõime aegamööda uuesti, kusjuures ta pärast normaalsele tasemele jõudmist seda taset lühikest aega (eksaltatsioonifaasis) koguni ületab (joonis 170). Väsimus vähendab erutatavust.

Lihaste talitluseks ja talitlusvõimelise seisundi säilitamiseks on vajalikud kesknärvisüsteemist püsivalt väljuvad erutuslained. Kui pikema aja vältel tabavad lihast üksnes nõrgad ja vähesed ärritused, s. o. kui lihast kasutatakse vähe, siis kõhetub ta tegevusetuse tõttu (inaktiivsuse-atroofia). Sagedase ja pingutava kasutamise puhul areneb vastupidiselt aktiivsuse-hüpertroofia, mis avaldub lihaskiudude (ja nende kaudu kogu lihase) jämeduse kasvus. Kui motoorne närv läbi lõigata, muutub vastava lihase reageerimisvõime kunstlikele ärritustele kord-korralt nõrgemaks ning aeglasemaks ja pikema aja möödudes kõhetuvad ehk atrofeeruvad lihaskiud hoopis.

LIHASTE KONTRAKTSIOON

Kontraktsiooniks nimetatakse lihase väliskuju või tema sisemise pinge muutumist, mis kaasneb kiudude vöödilisuse muutusega ning keemiliste, elektriliste ja termiliste nähtustega. Kontraheeruv lihas lüheneb ja jämeneb mahtu muutmata.

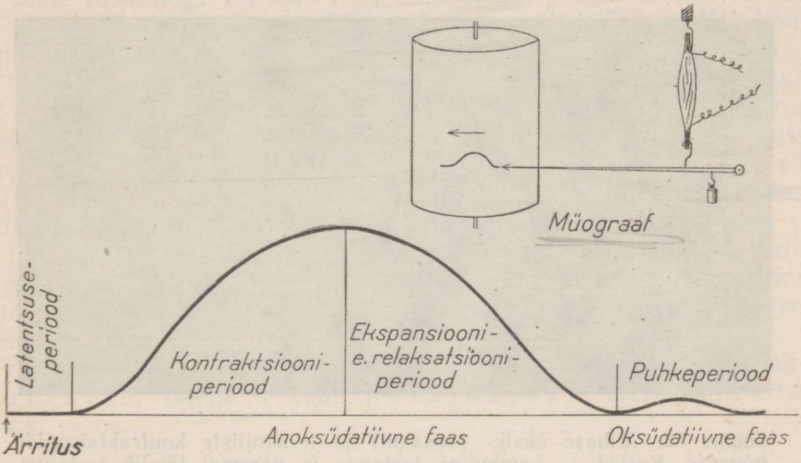
Eristatakse isotoonilist ja isomeetrilist kontraktsiooni. Esimene neist toimub tingimustes, kus lihas lüheneb ilma lihasesisese pinge ehk toonuse muutusteta (raskuse tõstmiseta); isomeetriline kontraktsioon seevastu esineb juhul, kui lihase lühenemine on tõkestatud. Sel puhul kasvab üksnes lihasesisene pinge. Katsetingimustes esineb isotooniline kontraktsioon raskusest koormamata lihase ärritamisel ja isomeetriline kokkutõmme juhul, kui lihast koormatakse tema jõudu ületava raskusega või kui teda mõlemast otsast järeleandmatult fikseeritakse.

Organismis toimuvad lihaste kontraktsioonid pole kunagi puht-isotoonilised või -isomeetrilised, vaid alati vahepealsed, kuigi nad sageli lähenevad ühele või teisele vormile. Nii võiksime peaaegu isotoonilistena iseloomustada silmamuna lihaste kontraktsioone ja isomeetrilistena masseeterlihase kokkutõmbeid, kui need toimuvad suletud suu puhul. Südame lihaskoe isomeetriline kontraktsioon esineb süstooli pingumisfaasis.

Isomeetrilise kontraktsiooni puhul tekib lihastes vaid soojus, isotoonilise kontraktsiooni korral aga soojuse kõrval ka mehaaniline efekt.

Lihaste talitlust uuritakse müograafiks nimetatava seadise ja selle kaudu saadava kõvera — müogrammi abil (joonis 61).

Lihase üksikus kontraktsioonis ja seda kujutavas müogrammis eristatakse: 1) latentsus-, 2) kontraktsiooni- ehk lühenemis- ja 3) relaksatsiooni- ehk lõtvumisstaadiumi. Esimene neist on ärritusmomendi ja kontraktsiooni alguse vaheline intervall (peiteaeg), mis kestab püsisoojastel vaid umbes kaks tuhandikku sekundit. Selle aja kestel toimuvad lihases keerukad biokeemilised protsessid ja nendega seotud muutused



Joonis 61. Lihase üksikkontraktsiooni kõver (müogramm).

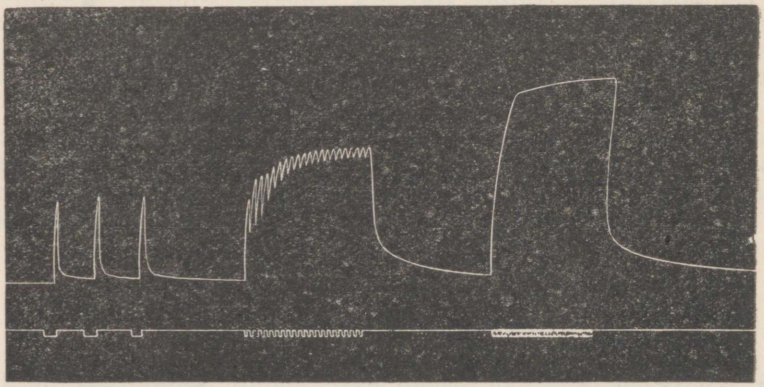
elektrilises potentsiaalis. Lühenemis- ja lõtvumisstaadiumil on ligikaudu võrdne kestus, mis on püsisoojastel loomadel mõlemas staadiumis kokku alla ühe kümnendiku sekundi. Üksikkontraktsiooni kestus (püsisoojastel keskmiselt 0,1 sek. ja kõigusoojastel kuni 1 sek.) erineb teataval määral eri lihastes, olles lühem heledates ja pikem tumedamates lihastes. Temperatuuri tõustes kontraktsiooni kestus lüheneb ja lihase väsides pikeneb; samuti pikeneb kontraktsioon proportsionaalselt lihast pingutava raskusega. Lihase lühenemine ehk tõstekõrgus on samuti muutuv, sõltudes eeskätt ärrituse tugevusest; üksiktõmbluse puhul võib lihas lüheneda vaid kuni $^1/_5$ võrra oma algpikkusest.

Pingutamata lihas lüheneb vähem kui parajalt pingutatud lihas. Suureneva raskuse mõjul aga jääb lühenemine viimaks taas väiksemaks ja kaob täiesti lihase jõudu ületava koormuse puhul, kus kontraktsioon esineb isomeetrilisena.

Lihaste kontraktsiooniga kaasnev peenstruktuuri muutus ei haara kogu kiudu üheaegselt, vaid kulgeb närvilõpmest (nn. motoorsest lõpp-plaadist) väljudes (püsisoojastel kiirusega

12—13 m sekundis) kiu otste suunas lainetaoliselt. Lihaskiud püsivad seejuures lühenenutena senikaua, kui kontraktsioonilaine kulgeb kiudu mööda. Kontraktsioon pole seega lihaskoe seisund, vaid üksikkiude ja nende kaudu kogu lihast haarav protsess.

Tetaaniline kontraktsioon. Lihase ärrituse rakendamisel sellise sagedusega, et iga järgnev ärritus satub eelnenud ärritusest põhjustatud kontraktsiooni harjale (maksimumile), püsib lihas ühtlaselt kontraheerununa kuni ärrituse lõpuni või kuni elundi väsimiseni. Lihase sellist püsivat kontraktsiooniseisundit nimetatakse teetanuseks; sel puhul lüheneb lihas 2—4 korda rohkem kui üksiku maksimaalse tõmbluse korral, milline asjaolu seletub mitme



Joonis 62. Lihase üksik- (vasakul) ja tetaaniliste kontraktsioonide kõverad. Keskel — hambuline teetanus ja paremal täielik teetanus.

kontraktsioonilaine üheaegse esinemisega lihaskiududel. Tetaanilise kontraktsiooni kõver osutub sirgjooneliseks (täielik ehk pidev teetanus) juhul, kui teda põhjustavad rütmilised ärritused toimuvad sellise kiirusega, et lihas ei suuda veel ületada kontraktsiooni maksimumi, kui teda tabab juba uus ärritus; kui aga ärrituste sagedus lubab lihasele peale igakordset kontraktsiooni vähegi lõtvuda, s. o. kui ärritus tabab lihast tema lõtvumise faasis, siis muutub kontraktsioonikõver hambuliseks (hambuline ehk sakiline teetanus) (joonis 62).

Täielikku teetanust saavutatakse üksnes ärrituste sagedusega, millede korral intervall on lühem lihase kontraktsiooni- ehk pingumisfaasist. Nii näiteks kestab konna värske sääremarjalihase puhul kontraktsiooni- ehk lühenemisfaas umbes 0,04 sekundit ja täielikku püsikontraktsiooni võib siin saavutada vaid ärritusega, mille sekundisagedus võrdub vähemalt 20—30-ga. Püsisoojastel loomadel võrdub teetanust põhjustavate ärrituste sekundisagedus 30—150-ga. Seejuures esinevad tetaanilised kontraktsioonid punastes ehk tumedates lihastes pisut harvemate ärrituste mõjul kui heledates lihas-

tes, mis vastavalt suuremale kontraktsiooni kiirusele vajavad teetanuseks tihedamaid ärritusi.

Ärrituslainete liigse sagenemise ehk nende intervalli liigse lühenemise korral satuvad nad lihasele osaliselt selle refraktaarses faasis (mis kestab konnal umbes 5 tuhandikku ja imetajail 2 tuhandikku sekundit), jäädes sel puhul mõjutuks. Seetõttu juhul, kui ärrituslainete intervall on lühem 0,002—0,003 sekundist (s. o. absoluutse refraktaarsuse faasist), langeb iga järgmine ärritus lihasele reaktsiooni põhjustamata.

Tetaanilise kontraktsiooni suurus (vastava kõvera kõrgus) ei ole mitte alati üksikkontraktsioonide kõrguse summa, vaid ta sõltub vene füsioloogi V v e d e n s k i uurimiste põhjal ärritusjõu kõrval ka ärrituste sagedusest ehk nende intervallist. Tetaaniline kontraktsioon on kõige tugevam ä r r i t u s e j õ u ja s a g e d u s e o p t i m u m i korral, s. o. sel puhul, kui ärrituse intervall on valitud nii, et ärritus langeb lihasele tema eksaltatsiooni (kõrgenenud reaktiivsuse) faasis. Kui ärritus langeb lihasele tema osalise refraktaarsuse faasis (ä r r i t u s e j õ u j a s a g e d u s e p e s s i m u m), siis on kontraktsiooni efekt märgatavalt madalam sellest, mida oleks võinud oodata üksikkontraktsioonide liitumisest.

Lihaste tahtelised liigutused pole kunagi üksikkontraktsioonid, vaid osutuvad alati tetaanilisteks, vaatamata nende võimalikult suurele kiirusele. Kontraktsioonide tetaanilisus nähtub samaaegselt esinevate aktsioonivoolude rütmilisusest.

Aktiivse liikumisvõime märgatavat langust lihases nimetatakse p a r e e s i k s, täielikku kadu p a r a l ü ü s i k s ehk h a l v a t u s e k s.

Lihaste toonus

Lihaste toonuseks nimetatakse nende teatavat pingekraadi, mis võimaldab säilitada kehaosade aktiivse (raskustungile vastutöötava) asendi. Et raskustungi mõju on lakkamatu, siis peavad ka lihased säilitama pideva pingeseisundi, ilma et nad seejuures teeksid mingit nähtavat tööd.

Skeleti lihaste toonus kannab tetaaniliste kontraktsioonide iseloomu, mida võib järeldada sellest, et isegi puhkavates lihastes esinevad aktsioonivoolud.

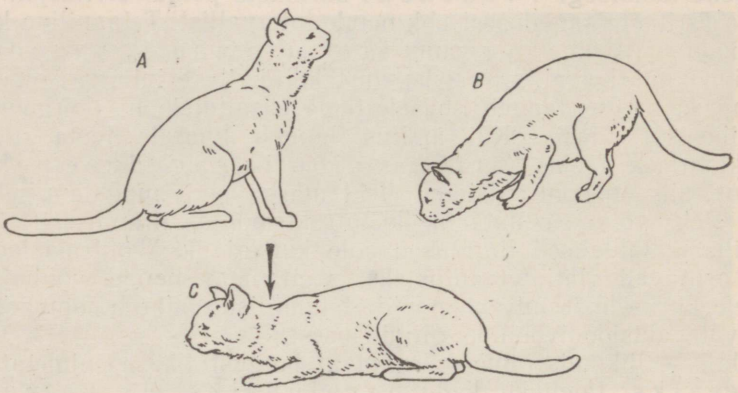
Skeleti lihaste toonuse põhjustajateks on kesknärvisüsteemist motoorsete närvikiudude kaudu lihastesse kulgevad impulsid. Lihast innerveeriva närvi läbilõikamisel toonus kaob.

Keha normaalne asend tagatakse nn. t o o n i l i s t e r e f l e k s i d e kaudu, mis algavad kas sisekõrva tasakaaluretseptoritest (otoliitide aparaadist) või kaelalihastes paiknevatest retseptoritest (t o o n i l i s e d l a b ü r i n d i r e f l e k s i d j a t o o n i l i s e d k a e l a r e f l e k s i d). Tähendatud reflekside tsentrumid asetsevad piklikus ajus.

Toonilised refleksid esinevad kõige ilmekamalt detserebreeritud

loomadel (loomadel, kel peaaju on eestpoolt piklikku aju kõrvaldatud); normaalsetel loomadel maskeerivad neid teataval määral suuraju koorest väljuvad impulsid.

Detserebreeritud loomal on kõigi raskustungile vastutöötavate (sirutaja-) lihaste toonus suurenenud, mille tagajärjel kere ja kõik jäsemed on välja sirutatud ja kael üles tõmbunud (*detserebratsioonijäigastus* ehk *-rigiidsus*). Seejuures on sirutajalihaste toonus maksimaalne siis, kui looma pea tõsta 45° võrra horisontaalpinnast kõrgemale. Pea sellise asendi korral tasakaalumõigu otoliidid ripnevad epiteelirakkude karvakeste küljes. Pea teistsuguste asendite puhul sirutajate toonus väheneb ja



Joonis 63. Detserebreeritud kassi kehahoid: *A* — juhul, kui pea tõstetakse üles, *B* — kui pea vajutatakse alla, *C* — kui loomale rõhutakse kaelale.

on minimaalne siis, kui loom asetseb selili ja kui ta pea on seejuures 45° võrra horisontaalpinnast allpool. Viimasel juhul, mil otoliidid lamavad epiteelirakkude karvakeste peal ja mil ärritus on kõige väiksem, võib painutajate toonus isegi ületada sirutajate oma. Tooniliste reflekside muutumise võime säilib detserebreeritud loomal aga ka siis, kui tal on hävitatud labürindid. Sel puhul järgneb looma pea tõstmisele eesjäsemete sirutumine ja tagajäsemete paindumine ning vastupidi — pea langetamise korral painduvad eesjäsemed ja sirutuvad tagajäsemed (joonis 63). Pea pööramisega küljele sirutuvad ka vastava külje jäsemed, vastaskülje jäsemete sirutajate toonus aga samas langeb. Viimati mainitud refleksid kaovad siis, kui lõigatakse läbi kaelanärvide dorsaalsed (aferentsed) juured. See asjaolu osutab sellele, et mainitud refleksikaarte algus asetseb kaelalihastes.

Tõeliselt esineb selline lihaste toonuse ümberkorraldumine sõltuvalt pea ja kaela asendist ka normaalsel loomal. Kui loom maapinnalt rohtu sööb, painutuvad reflektoorselt eesjäsemed ja tagajäsemed sirutuvad; pea ülestõstmisel on lugu vastupidine. Pea

pööramisel paremale kasvab reflektoorselt parema külje sirutajalihaste toonus, mis taastab looma keha tasakaalu muutunud asendis. Raskuse vedamisel langetab hobune pea, mille tagajärjel tema tagajäsemete lihaste toonus suureneb; kui aga veoloomal pea siduda üles (looga külge), siis langeb tagajäsemete toonus ja sel puhul loom raskust vedada ei suuda. Pea langetamise võimalus on vajalik samuti traavi ja galopi puhul.

LIHASTE JÕUALLIKAD JA LIHASTE TÖÖ

Lihas töötab energia varal, mis lihaskiudude sees leiduvatest orgaanilistest ainetest vabaneb keerukate biokeemiliste protsesside kaudu. Vastandina jõumasinaile toimub lihastes süsivesikute, rasvade või valkude keemilise energia muutumine tööks (mehaaniliseks energiaks) vahetult, mitte aga soojuse kaudu.

Lihaste jõuallikaks on süsivesikud. Rasva kasutatakse lihaste töö puhul looma poolt hoopis väiksemal määral ja seejuures süsivesikutega võrreldes mitte isodünaamilises koguses (keemilise energia sisaldusele vastavalt), vaid märgatavalt suuremal hulgal. Samuti ei toimu rasvade kasutamine lihaste poolt mitte otseselt, vaid peale rasvade ümberehitust süsivesikuiks. Rasva kasutamine lihaste töö puhul suureneb treenitud loomadel. Süsivesikute ja rasvavarude piisavuse korral valkude lammutamine lihaste töö puhul märgatavalt ei suurene: töötaval loomal püsib lämmastiku eritumine uriiniga tavalistes tingimustes endisena. Valke kasutab organism lihaste töös vaid juhul, kui temas lämmastikuta ainete varud puuduvad.

Ainete muutused kontraheeruvas lihases toimuvad a n a e r o o b s e s (hapnikuta kulgevas) ja a e r o o b s e s (hapniku kaastoimel kulgevas) f a a s i s. Kontraktsiooni energia vabaneb anaeroobses faasis ja aeroobses faasis hapendub umbes üks viiendik kontraktsiooni puhul tekkinud piimhappest süsihappegaasiks ja veeks, kusjuures vabanenud energia abil ülejäänud $^4/_5$ piimhappest muudetakse uuesti glükogeeniks.

Anaeroobses faasis vabaneb lihasevalkude endi fermentatiivse toime tõttu adenosiinfosforhappest (ja seejärel kreatiinfosforhappest) fosforhape, mis lihasesisese glükogeeniga ühinedes moodustab heksoosfosfaadi; viimane laguneb omakorda piim- ja fosforhappeks.

Lihase kontraktsiooni puhul lagunevate orgaaniliste ainete keemilisest energiast muutub lihasejõuks (mehaaniliseks energiaks) vaid keskmiselt üks kolmandik; ülejäänud kaks kolmandikku vabanevast energiast muutub soojuseks ja lahkub kehast kasutult.

Lihase töö võrdub lihase poolt ülestõstetud raskuse ja tõstekõrguse korrutisega (gramm-sentimeetritega või kilogramm-meetritega). Tõstekõrgus on proportsionaalne lihase pikkusega, mispärast pikk lihas võib teiste tingimuste võrdsuse puhul teha lühi-

kesest lihasest suuremat tööd. Teisest küljest on lihase tugevus (võime raskust tõsta) päriproportsionaalne tema ristlõikepinnaga. Siit järeldub, et kogu lihastiku massiivsusega kasvab ka looma jõud; pikad ja peened lihased seevastu tagavad liikumise kiiruse sammu piisava ulatuse tagajärjel.

Lihaste poolt sooritatud tööhulka mõõdetakse *dünamomeetri* abil.

Üksiku lihase *absoluutset jõudu* mõõdetakse raskusega, mida ta suudab ülal hoida, kuid mida ta enam kõrgemale tõsta ei jõua. Lihase 1 sm^2 lõikepinnale ümberarvestatult võrdub see konna lihaste puhul 1—3 kg-ga ja püsisoojastel loomadel 5—12 kg-ga. Esitatud väärtused on lähedased lihase rebenemist tingiva pingutusega (tõmbetugevusega).

Ühes *hobusejõus* on arvestatud 75 kg/m sekunditööd. Tavaline hobune aga talub sellist tööpinget vaid lühemat aega. Keskmine päevane tööjõudlus on hobusel 1,2 miljonit kg/m. Kahe miljoni kg/m-ni ulatub ta vaid tugeva hobuse suure pingutuse puhul.

LIHASTE VÄSIMUS

Liigselt pingutava või liiga kaua kestva töö tagajärjel tekib lihaste väsimus, mis avaldub üksiklihase puhul tema tõstekõrguse, absoluutse jõu ja erutatavuse vähenemises. Sellepuhune müogramm madaldub ja pikeneb kõikides faasides. Väsimust põhjustab kontraktsiooni anaeroobses faasis tekkinud happeliste ainevahetusproduktide (eeskätt piim- ja fosforhappe) kuhjumine, mida kõrvaldab hea verevarustus. Igasugune verevoolu takistus (näiteks puudulikult kohaldatud rakmete ja liiga tugevasti kinnitõmmatud sedelga- või sadulavöö korral) tingib hobuse kiiret väsimist. Väga olulisel määral põhjustavad väsimust ka muutused motoorsete närvide lõpmetes ja lihastesisestes retseptorites; neis väheneb võime erutuse edasiandmiseks. Eriti oluline osa väsimuse tekkes on ajukoorel. Väsinud looma emotsionaalne ärritus tema hirmutamise, ähvardamise, toidu näitamise, teise looma nägemise jne. näol taastab teataval määral mõneks ajaks väsinud lihase töövõime.

Looma liigse pingutuse korral on jõudluse piiri määrajaks tavaliselt südame talitlus. Maksimaalse pingega töötava lihase verevarustuse vajadus kasvab nii suureks, et seda ka veredepoode tühjendamisega enam katta ei saa. Sellest sõltuva hapniku vähesuse kompenseerimiseks intensiivistub vereringe südamelöökide maksimaalse kasvu tagajärjel, kuid lõpuks ei piisa ka sellest teest lihaste varustamiseks hapnikuga. Sellised füsioloogilised momendid määravadki looma maksimaalse pingutuse suuruse (veovõime, jooksukiiruse jne.).

Treeningu tagajärjed. Looma tööjõudlus on arendatav treeningu kaudu. Treening arendab organismi funktsionaalseid võimeid, liigutuste täpsust, kiirust ning tugevust ja eriti looma vastupidavust

pikaajalisteks pingutusteks. Treeningut teostatakse süstemaatiliselt ja järjekindlalt, arvestades looma omapära (närvitüüpi) ning jälgides seejuures hingamisorganite ja südame tööd. Treening noorloomaeas soodustab niihästi lihastiku ja skeleti kui ka rinnakorviorganite (kopsude ja südame) arengut. Samas kasvab luustiku kaal, liigesed muutuvad painduvamaks ja lihased jämedamaks ning glükogeenirikkamaks, lihastesiseste fermentide aktiivsus suureneb ja kõik ainevahetusprotsessid intensiivistuvad.

TINGIMUSED LIHASTE OPTIMAALSEKS TÖÖKS

Hobuse tööjõu optimaalsel ärakasutamisel tuleb arvestada mitmesuguseid asjaolusid, milledest alljärgnevalt olulisemaid loetleme: 1) hobust tuleb harjutada teatava tööliigiga (treenida); 2) loomale on vaja kohaldada tema rakmed ja alati korras hoida veo- ja tööriistad; 3) hobust peab laskma töötada keskmise veopingega: liiga raske vedu väsitab looma enneaegselt ja liiga kerge töö korral on päevane tööhulk (kilogramm-meetreis) samuti väike; 4) looma tuleb lasta töötada optimaalse rütmiga; väsimust ei ilmu üldse, kui intervallid lihaste liikumise (kontraktsioonide) vahel on sellised, et nad võimaldavad lihase täielikku taastumist (uute toitainetega varustumist ja hapendumata ainevahetusproduktide kõrvaldumist), nagu näiteks südame ja diafragma kontraktsioonide puhul; 5) hobuse töö- ja puhkeaegu tuleb otstarbekalt jaotada.

LIHASTIKU TALITLUSLIK SEOS TEISTE ORGANISÜSTEEMIDEGA

Liikumine on väljapaistvam tunnus, mis eristab looma taimest. Liikumisel ei ole lihased iseseisvad, vaid neid abistavad selles paljud teised organid. Märgatavaim seos esineb soonte süsteemiga. Ringiv veri varustab lihast glükoosi ja O_2-ga ning kõrvaldab sellest CO_2, vee ja vähese hulga piimhappest. Samal teel jaotatakse siin tekkinud soojus ühtlaselt organismis või kantakse jahutuspinnale. Verevarustus kohaneb lihaste funktsionaalse seisundiga: olles minimaalne puhkavas lihases, suureneb ta töötavas lihases kapillaaride avanedes mitmekordselt (töötavast lihasest endast vabanenud ainevahetusproduktide mõjul). Paljude lihaste üheaegse pingutava töö puhul suureneb südame minutimaht hobusel puhkeajal 17—20 liitrilt 120—150 liitrini; löögimaht kasvab 2—3-kordselt ja südamelöögi sagedus kuni 2-kordselt.

On mõistetav, et vere ringimise intensiivistumisest pole abi, kui samal ajal ei muutuks intensiivsemaks vere varustumine lihasele vajalikkude toitainetega (glükoos, O_2) ja kui samaaegselt ei tõhustuks ainevahetusproduktide kõrvaldumine kopsude ja neerude kaudu. Seepärast näemegi lihaste töö korral kopsude ventilatsiooni

suurenemist. Hingamise minutimaht on hobusel puhkeajal umbes 40 liitrit, sammukäigul 100 liitrit ja raske töö puhul kuni 500 liitrit. Kogu ainevahetuse energiast kulub hingamislihaste tööks puhkaval hobusel umbes 4,7%, töötamise ajal aga võib vastav protsent tõusta 10-ni ja südame tööks vajalik energiahulk üle 5%. Samuti on kasvanud glükoositarve rahuldatud tõhustunud glükogenolüüsi ja sünteesiprotsesside tõttu maksas.

Vöötlihaskude töötab füsioloogiliselt vaid närvisüsteemist sõltuvalt. Närvikoe areng määrab liigutuste kiiruse, koordineerituse ja otstarbekuse, mis koos lihaste poolt avaldatava jõuga on olulised tegurid indiviidi olemasolu säilitamisel. Endokriinorganitest on lihaste tööga kõige tihedamalt seotud neerupealiste säsiollus tema poolt produtseeritava hormooni adrenaliini kaudu; paralleelselt viimase produktsiooni tõusuga suureneb glükogenolüüs. Adrenaliini liigset glükogenolüütilist toimet pidurdab pankreasesaartest pärinev insuliin; samal ajal soodustab ta glükoosi ärakasutamist lihaste poolt.

HOBUSE VEOTÖÖ ISELOOMUSTUS

Kasuefekt. Tööks muutunud energia protsendiga (20—35%) mõõdetakse lihase kasuefekti. Süstemaatiline harjutus (treening) teatavas töös tõstab kasuefekti. Sooritatud tööd kogu energiavahetuse suhtes protsentides avaldades saame lihaste bruto-kasuefekti. Kui aga lihaste tööd arvestatakse protsentuaalselt sellest energiavahetuse määrast, mille võrra jõudeaegne energiavahetus töötamise ajal suureneb, siis nimetatakse saadud arvu neto-kasuefektiks. Hobuse puhul on keskmiseks neto-kasuefektiks 30—35%, kuid maksimaalne bruto-kasuefekt ei tõuse tal üle 25%.

Tuleb arvestada, et looma poolt sooritatud töö ei avaldu kunagi kogu ulatuses kasuliku jõudlusena, raskuse edasitoimetamise (veo- või kandetöö) näol; alati moodustab sellest olulise osa keha enda liikumine. Viiesaja kilogrammi raskune hobune näiteks kulutab sammukäigul 1 km võrra horisontaalsel teel edasi liikudes keskmiselt 150 kilokalorit energiat. Neto-toimekraadis arvestatakse vaid looma poolt sooritatud kasulikku tööd.

Mainitud mõiste selgitamiseks esitame järgmise katseandmete arvutuse.

Viiesaja kilogrammi raskune hobune, kel jõudeajal ööpäevane energiavahetus (ainevahetusel soojusena vabanenud energiahulk) võrdus 11 300 kilokaloriga, vabastas päeval, mil ta 8 tunni kestel 67-kilogrammise jõuga ja 4-kilomeetrise tunnikiirusega atra vedas, 32 190 kilokalorit soojust. Viimati mainitud energiahulgast kasutati mehaaniliseks tööks vaid 5021 kilokalorit, kui arvestada seda, et 1 kilokalor vastab 427 kg/m tööle ja et hobune arvestataval ajal tegi atra vedades tööd (32 km ehk 32 000 m × 67 kg =) 2 144 000 kilogramm-meetrit.

Oma keha edasitoimetamiseks 32 km võrra kasutas hobune samal ajal 4768 kilokalorit. Seega on jõudeaegne energiavahetus töö tõttu tõusnud [32 190 — (11 300 — 4768) =] 16 122 kilokalori võrra. Seega moodustab adraveo näol tehtud töö ümardatult 31% (neto-kasuefekt); kogu energiavahetusest (32 190 kilokalorit) moodustab tehtud töö 15,6% (bruto-kasuefekt).

Horisontaalsel pinnal sooritatava veotöö korral peetakse hobusele optimaalseks 15—20%-lise bruto-kasuefektiga tööd. Märgatavalt efektiivsemalt kasutab kütteainet mootorveok.

Mida lühemaks ajaks hobune tööle rakendatakse, seda väiksem on tema tööjõudlus ja seda väiksem tema bruto-kasuefekt. Igal jõudepäeval raiskab hobune toitu tarbetult ja kulutab inimese abistamise asemel seega kasutult inimese tööd.

Pikemaajalise töö puhul võrdub optimaalne tõmbejõud hobusel kehakaalu 10—15 protsendiga. Adraveol näiteks võib vastav protsent kõikuda 10 ja 20 vahel, kuid sõnniku- või juurviljakoorma vedu pehmel põllul nõuab tõmbejõudu, mis võrdub 35—45 protsendiga hobuse enda kehakaalust. Sellist vedu võib loom ülepingutuseta sooritada üksnes väga lühikesel distantsil.

Väikestel loomadel on suurematega võrreldes suurem lihasmass ja seetõttu on nad ka suhteliselt jõulisemad suurtest, s. t. mida suurem on hobune, seda väiksem on tema jõud kehakaalu iga kilogrammi kohta. Seda väidet tõestavad järgmised katselisel teel saadud andmed.

Andmed erineva kaaluga hobuste veojõu kohta kaheksatunnilise töö puhul, mil nad edasi liikusid 4-kilomeetrise kiirusega:

Hobuse kaal kg-des		300	500	700
Tõmbejõud kg-des		45	67	89
Tõmbejõu % kehakaalust		15,0	13,4	12,7
Tööjõudlus miljonites kg/m-tes	absoluutne	1,44	2,16	2,88
	iga 100 kg kehakaalu kohta	0,48	0,43	0,41

SILELIHASKOE TALITLUS

Lihaskestade ja -kihtide näol esinevad silelihaskoelised moodustised teostavad siseorganite liigutusi, kohandavad õõnesorganite suuruse nende sisaldise hulgale ja kujundavad oma pideva pinge ehk toonusega organisisese rõhu.

Silelihaskoeliste lihaskestade talitlus ei ole tahtlikult (ajukoore poolt) mõjustatav. Neid innerveeritakse vegetatiivse närvi-

süsteemi poolt kahekordselt, s. o. niihästi sümpaatiliselt kui ka parasümpaatiliselt. Selliste kesknärvisüsteemi ja lõpporganivahelisel teel ümberlülituvate (uutest ganglionirakkudest algavate kiududena edasikulgevate) närvikiudude toime silelihaskiududele on antagonistlik: ühed neist põhjustavad toonuse kasvu, teistes kulgev erutus aga nõrgendab toonust. Närviimpulssidel on silelihaskoes reguleeriv, mitte aga käivitav toime. Teatavamääraline toonus säilib silelihaskoes (vastandina skeletilihastele) ka ilma kesknärvisüsteemist väljuvate närviimpulssideta.

Silelihaskude erineb vöötlihaskoest kontraktsiooni kestuse poolest tunduvalt. Kõik kontraktsiooni faasid on siin väga aeglased ja latentne periood üksi võib kesta mitu sekundit. Üksikkontraktsiooni kestus erineb regiooniti ja sõltuvuses ärrituse tugevusest, ulatudes viiest sekundist kuni üle minuti. Kokkutõmmete aegluse tõttu kontraheerub silelihaskude tooniliselt juba suhteliselt harvade (konna maos näiteks viiesekundilistele intervallidele järgnevate) ärrituste toimel.

Silelihaskoel on elastsed omadused vähe välja kujunenud. Ta kohaneb õõnesorgani (mao, soole, kusepõie) täitumisega siserõhutõusu põhjustamata (plastiline toonus), kusjuures üksikkiu pikkus võib kasvada 3—4-kordselt. Üksnes venituse teatava piiri ületamisel ilmub temas elastsus.

KEHA VÄLISKATE

NAHK

Nahk — keha väljastpoolt kattev sidekoelis-epiteliaalne (epidermaalne) kest — on väga mitmekülgse ülesande ja talitlusega organ. Kaitstes keha mehaaniliste ja keemiliste vigastuste eest, pidurdab ta samal ajal mikroobide pääsemist organismi. Ühtlasi võtab ta püsisoojastel ehk homöotermsetel loomadel osa kehatemperatuuri ühtlase taseme säilitamisest (termoregulatsioonist), on ekskretoorseks organiks (higi valmistajaks), vere depooelundiks, rasva, vee ja mineraalsoolade salvestumise paigaks, D-vitamiini sünteesijaks, immuunkehade moodustajaks ning ulatuslikuks retseptoorseks alaks, mis võimaldab teda tabavaid ärritusi ajukoore vahendusel tajuda puutena, valuna, soojana või külmana. Pigmendi varal reguleerib nahk organismi sisemuses paiknevate organiteni küündiva valguse hulga mõju ja sisesekretoorse talitluse kandjana valmistab ta kõrgesti aktiivseid aineid, millede kaudu ta (koos närvisüsteemiga) mõjustab teisi inkretoorseid organeid ja kogu organismi. Rõhutatavalt tihe on naha arengu ja talitluse seos väliskeskkonnaga; aastaaegade vaheldumisest tingitud sesoonsed muutused avalduvad mitte üksnes karvavahetuses ja nahakihtide paksuse muutustes, vaid ka naha ehituse ja talitluse ümberkujunemises.

Nahk on alaliselt kontaktis väliskeskkonnaga. Välisärritused tabavad kõigepealt nahka ja siit algavate reflekside kaudu kõiki teisi organeid. Nahk reageerib teravalt ka teiste organite talitluslikele muutustele ja eriti seede- ning ainevahetushäiretele.

Põllumajandusloomadest omab nahk erilist tähtsust lambal, sest siin on ta villkatte — peamise produktsiooniliigi — arengu ja kasvu paigaks. Endastmõistetavalt ei oma naha arengu, ehituse, talitluse ja eriti tema plastilisuse (ümberkujundatavuse) uurimine väiksemat tähtsust ka karusloomade puhul. Kuid naha ehituse ja talitluse tundmaõppimine on oluline mitte üksnes tema enda produktsioonivõime (vill- ja karvkatte kasvatamise ja kujundamise) tõstmise seisukohalt, vaid ka sellest lähtudes, et nahk on tõhus organ kogu organismi suunavaks mõjustamiseks. Sellelt

seisukohalt on tema tähtsus suur kõikide põllumajandusloomade puhul.

Keha loomulike avauste (silmapilude, sõõrmete, suupilu, päraku, häbemepilu ja eesnaha avause) kohal siirdub nahk vastavate organite limaskestaks.

Nahas eristatakse kolme kihti: 1) ektodermist arenevat lamedakihilist ja pealt sarvestunud nahaepiteeli, mida siin nimetatakse marraskiks ehk epidermiseks (*epidermis*), 2) parknaha valmistamiseks kasutatavat sidekoelist (limaskesta päriskihiga võrreldavat) pärisnahka ehk kooriumi (*corium* ehk *derma*) ja 3) nahka tema all asetsevate organitega seostavat kohevakiulist ja rasvarikast sidekoekihti — alusnahka ehk subkuutist (*subcutis*).

Karvad ja nahanäärmed paiknevad pärisnahas; nad on looteeas ektodermist all asetsevasse sidekoesse välja kasvanud (joonis 64).

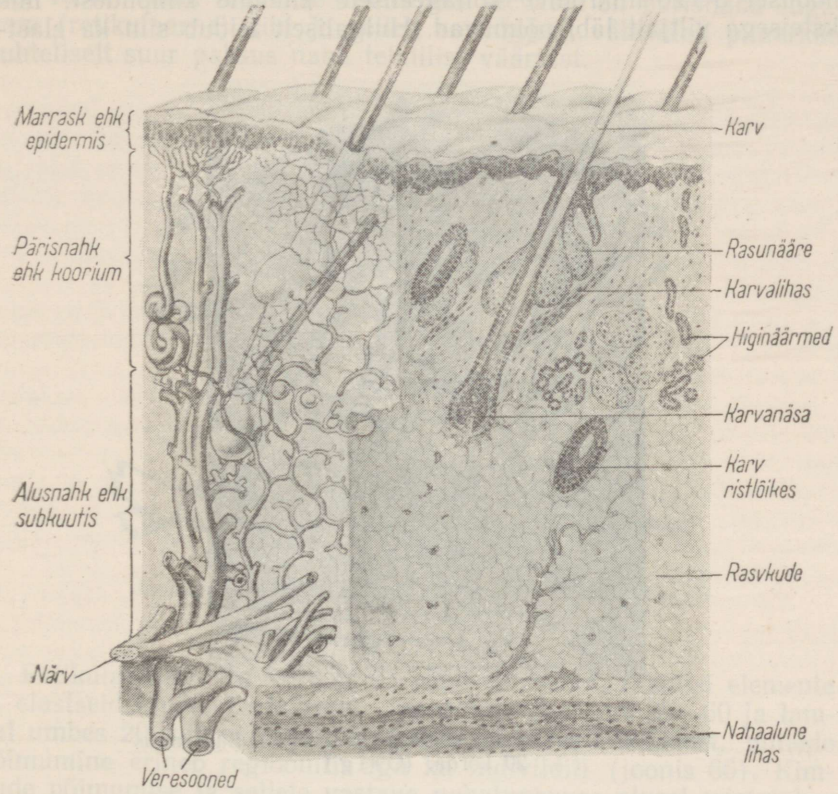
Marrask ehk **epidermis.** Nahka katva kihistunud lame-epiteeli — epidermise — paksus varieerub liigiti, tõuti ja regiooniti väga ulatuslikes piirides. Üldiselt on epidermis seda paksem, mida nõrgemalt on vastav piirkond karvastunud; eriti paksuks muutub ta kohtades, mis alluvad alalisele hõõrdumisele (loomadel varbapadjandid ja suu ümbrus ninapeegli, kärsa jm. näol). Karvastunud paikades ei ületa epidermise paksus põllumajandusloomadel tavaliselt 50 mikronit [hobusel 15—30 mikronit, lambal (romaanovi tõul) umbes 10 mikronit]. Naha kogupaksusest moodustab epidermis vaid väheseid (lambal 1—2) protsente. Soojas kliimas on epidermis paksem, karvkate aga hõredam kui külmadel aladel. Samuti muutub epidermise paksus sesooniti: kevadel on epidermis paksem, sügisel õhem.

Õhukeses epidermises on eristatavad vaid sügavam kasvu- ehk Malpighi kiht ja väljaspoolne sarvkiht, kuid teatavates piirkondades, kus marrask on paksem, asetseb nende vahel teralisi rakke sisaldav sõmer- ehk granulooskiht ja mõnel puhul ka struktuurita läikekiht.

Kasvukihis tekkivad rakud surutakse sügavamal asetsevate nooremate rakkude poolt toiteallikast (pärisnahas asetsevatest verekapillaaridest) eemale, mille tagajärjel rakud aegamööda ümber muutuvad sarvestunud kihiks. Epidermise sarvestunud kiht suleb väljapääsutee kasvukihi rakkude vahel asetsevale koevedelikule; samal ajal tõkestab ta mikroobide pääsemist organismi (mehaaniliselt ja happelise reaktsiooni tõttu). Sellist epidermise kaitseomadust võib tõhustada täisväärtusliku söötmise ja naha regulaarse puhastamisega. Epidermisel puudub enamiku ainete suhtes läbilaskevõime, kuid seda omavad karvanääpsud ja näärmete viimakäigud; ravimsalvide nahasse hõõrumisega tagataksegi nende sattumine nahapooridesse.

Naha pidev ärritamine tingib epidermise paksenemist ja mõhnade tekkimist nahal.

Välja arvatud albinootsed loomad, sisaldab kõikide loomade nahk marraskis (vähemal määral ka pärisnahas) erineval määral naha värvust määravat pigmenti melaniini. See rauavaba värvaine esineb epidermise kasvukihi rakkudes väikeste tumepruunide terakestena, kattes tuumasid väljastpoolt mütsitaoliselt.



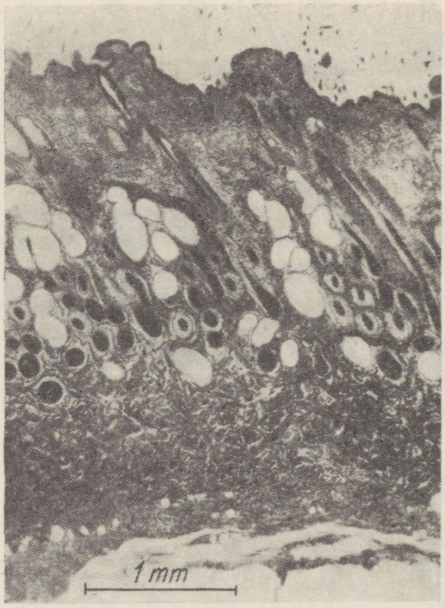
Joonis 64. Naha mikroehitus (vasakul ruumiliselt ja paremal lõikes kujutatuna).

Epidermise pigmendist sõltub vaid naha värvus. Looma enda värvuse määrajaks on karvastiku värvus, mis naha värvusest sageli märgatavalt erineb: valge karvastiku puhul võib nahk olla ka üsna tume.

Pigment, absorbeerides päikesekiiri, kaitseb organismi nende sügavamale tungimise eest. Seda järeldatakse asjaolust, et pigmendita nahaga loomad (kõige sagedamini lambad, sead ja hobused) kannatavad suvel päikese käes viibides teatavate taimedega (tatar, lutsern, rootsi ristik jt.) toitudes nahalöövete ehk eksanteemide all, mida pigmenteerunud loomadel ei esine.

Pärisnahas eristatakse kahte kihti: 1) epidermise piirilt kuni karvasibulateni ulatuvat pilaar-, papillaar- ehk termostaatilist kihti ja 2) karvasibulatest sügavamal asetsevat retikulaar- ehk mehaanilist kihti (joonis 65).

Karvajuuri, rasunäärmeid ja mõnedel loomadel ka higinäärmeid sisaldav pilaar- ehk karvakiht moodustub peamiselt peentest (hobusel 5—20 mikronit) kollageensete kiudude kimpudest, mis üksteisega viltjalt läbi põimuvad. Hulgaliselt leidub siin ka elast-



Joonis 65. Lamba naha ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (Orig.)

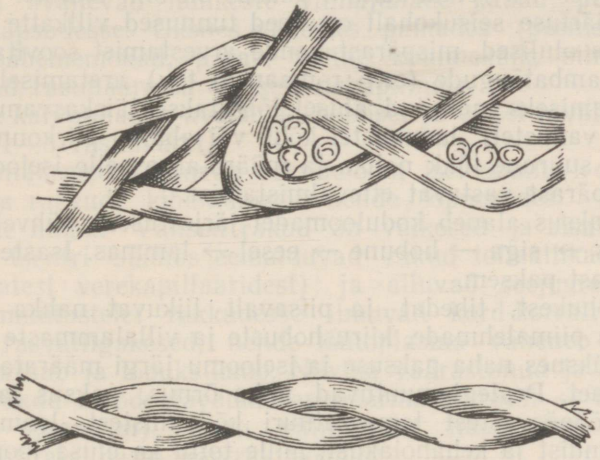
seid kiude, mis annavad nahale elastsuse, säilitades samal ajal naha koostisosade omavahelise paigutuse. Kiudude vahel asetsevad rakud paiknevad tihedamalt pilaarkihi pindmistes osades.

Nõrgalt karvastunud aladel, kus epidermis on paks, ulatuvad pilaarkihist marraskisse liigiti ja regiooniti erineva kuju ja suurusega papillid, millede kogum moodustab papillaarkeha. Üldiselt on loomadel papillaarkeha nende tiheda karvastiku ja õhukese marraski tõttu nõrgalt arenenud; lambal puudub ta villaga kaetud aladel hoopis. Pilaarkihi marraskialune ala on puute-, valu- ja temperatuurimeele rikkalike retseptorite asupaigaks.

Pilaarkihi paksus erineb liigiti, indiviiditi, asendiliselt ja sesooniti. Romaanovi tõugu lambail moodustab ta pehme kõhuseina piirkonnas kogu pärisnaha paksusest 50—70%. Hobusel muutub

pilaarkihi paksus 675 mikronist (enne karvavahetust) kuni 1800 mikronini (pärast karvavahetust).

Tiheda veresoonestiku, karvkatte ja higinäärmete sisalduse tõttu seisab pärisnaha pilaarkiht peamiselt soojuseregulatsiooni teenistuses; samal ajal on ta ulatuslikuks meeleorganiks ja peamiselt rakuliste elementide kaudu ka naha kaitsjaks nakkusetekitajate vastu. Naha tugevuse määrajaks seevastu on pärisnaha sügavam (retikulaarne) kiht ja sellelt seisukohalt vähendab pilaarkihi suhteliselt suur paksus naha tehnilist väärtust.



Joonis 66. Kollageensete kiudude seostumine nahas. (Bulgakovi järgi.)

Retikulaarkihis on võrdlemisi vähe veresooni, rakulisi elemente ja elastseid kiude. Ta koosneb jämedatest (hobusel 30—60 ja lambal umbes 20 mikronit) kollageensete kiudude kimpudest, millede põimumine erineb regiooniti, aga ka indiviiditi (joonis 66). Kimpude põimumise ja sellele vastava nahatugevuse alusel eristatakse hobuse ja veise nahal nelja klassi.

Esimesse klassi kuuluvad nahaosad on kõige tihedamad ja neid iseloomustab see, et retikulaarkihi kimbud paiknevad niihästi horisontaal-, vertikaal- kui ka diagonaalsuunas, kusjuures diagonaalsed kiud moodustavad oma keeruka läbipõimumisega arvukaid rombjaid figuure. Alusnahast on retikulaarkiht sellises nahas selgesti eraldatav. Kirjeldatud nahatüüpe esineb hobusel reie ja veisel turja piirkonnas.

Teise klassi kuuluva tugeva ehitusega nahas on rombjad figuurid suuremad, kuid nende arv väiksem kui esimese klassi nahas. Siia kuuluvad hobuse turja, selja, nimme ja laudja nahk ja veisel nahk turja küljealadelt.

Kolmanda klassi nahas on diagonaalselt kulgevaid kimpe vähe

ja rombjaid figuure nad ei moodusta. Siia klassi kuulub mainitud loomade kaela, rinna ja kõhu külgede nahk.

Neljandasse klassi kuuluvas nõrga ehitusega nahas kulgevad retikulaarkihi kimbud horisontaalselt (pikuti ja risti). Rombjad figuurid siin puuduvad. Sellise struktuuriga on hobuse ja veise nahk kaela, rinna ja kõhu ventraalsel küljel.

Lamba nahk on samuti seda tugevam (vastupidavam rebenemise suhtes), mida jämedamad on retikulaarkihi kimbud, mida rohkem nad on hargnenud ja mida mitmekesisem on nende suund ja põimumine. Ka retikulaarkihi paksus on siin oluline. Kasukanahkade väärtuse seisukohalt on need tunnused villkatte iseloomu kõrval väga olulised, mispärast nende arvestamist soovitatakse ka vastavate lambatõugude (eriti romaanovi tõu) aretamisel. Tõuloomade hindamiseks mainitud alusel lõigatakse täiskasvanud (mitte alla 8 kuu vanustel) lammastel kõhu või abaluu piirkonnast välja 1—1,5 sm^2 suurune tükk nahka ja määratakse selle iseloom histoloogiliselt pärast vastavat ettevalmistamist.

Naha paksus alaneb koduloomadel järjestuses: pühvel → kaamel → veis → siga → hobune → eesel → lammas. Isaste nahk on emaste omast paksem.

Kuigi õhukest, tihedat ja piisavalt liikuvat nahka peetakse soovitavaks piimalehmade, kiirushobuste ja villalammaste puhul, ei saa ometi üksnes naha paksuse ja iseloomu järgi määrata loomade jõudlusvõimet. Pealegi muutuvad naha õrnus, paksus ja elastsus olenevalt ööpäevastest temperatuuri kõikumistest, looma tervislikust seisundist ja kehahoiakust, mille tõttu ka elusa looma puhul on raske hankida võrreldavaid andmeid.

Alusnahk ehk **subkuutis** seostab nahka tema all asetsevate kudedega ja on selles osas võrreldav limaskesta submukooskihiga. Silmalaugudes, mokkades, ninapeeglis ja mõningates muudes paikades alusnahk puudub, mille tõttu pärisnahk seostub siin all asetsevate kudedega otseselt; nahk on sellistes kohtades aluse suhtes liikumatu. Alusnahk koosneb kohevalt seostunud sidekoelistest põrkadest ja plaatidest, millede vahel asetsevad ruumid on täidetud kas homogeense põhiainega või rasvarakkudega. Alusnahk on rasva ladestumise paik. Sea puhul asendab siin alaliselt esinev pekikiht liigse soojusekao vältijana puudulikku karvkatet. Hea imendusvõime tõttu kasutatakse alusnahka tema rikkaliku esinemise paikades süstimiskohana.

Naha toiteväärtus on väike, sest ta moodustub peamiselt kollageensest sidekoest, mille keemilises koostises puuduvad mitmed vajalikud (asendamatud) amiinhapped. Seepärast on mõistetav, et nahka kasutatakse tööstustoodete, eeskätt parknaha ja kasukanahkade valmistamiseks. Parkhapete, kroomisoolade ja mitmete teiste keemiliste vahendite toimel muutub naha kollageen resistentseks roiskumisprotsesside suhtes, säilitab aga seejuures oma tugevuse ja painduvuse. Kasukanahkadel säilitatakse karv (vill) naha kattena, muudel juhtudel aga kõrvaldatakse ta enne parkimist.

Jõhvkarvu kasutatakse polstritööstuses ja nagu seaharjaseidki maalripintslite valmistamiseks. Kattekarvu kasutatakse sadulsepatöödes ja mujal täitematerjalina.

Rasunäärmed (*glandulae sebaceae*)

Rasunäärmed, mis imetajail esinevad üle kogu naha (välja arvatud varba- ja päkapadjandid ning ninapeegel ja veisel nisad), paiknevad hargnenud alveolaarnäärmetena pärisnaha pindmises kihis ja avanevad lühikeste viimajuhade kaudu peaaegu alati karvanääpsudesse. Üksnes vähestes paikades (peenise pea, eesnahk, häbememokad, pärak, väline kuulmekäik, silmalau serv) avanevad rasunäärmed otseselt nahapinnale.

Ühte karvanääpsu avanevad hobusel ja veisel tavaliselt 2—6 ja lambal 1—3 rasunääret.

Rasunäärmed kuuluvad sekretsiooni iseloomult holokriinsete ja rakkude kihistumiselt nende lõpposades — kihistunud näärmete hulka. Välised rakud on väikesed ja sisaldiseta, kuid näärme tsentri suunas eemalduvad rakud toiteallikast (sidekoes paiknevatest verekapillaaridest) ja alluvad seejuures düstroofilistele muutustele: rakkudesse ilmuvad kord-korralt suureneval määral rasvatilgakesed, nende tsütoplasma väheneb aegamööda, tuum kortsub ja lõpuks kaob. Niiviisi väärastunud ja lõpuks lagunenud rakud moodustavadki rasunäärme sekreedi — naharasu (*sebum cutaneum*). Rasu väljutamist näärmetest soodustavad karvapüstitajalihaste kontraktsioonid.

Näärmejuha kattub kihistunud epiteeliga, mis vahetult siirdub väliseks juuretupeks.

Naharasu on määrdeks niihästi karvadele kui ka nahale; tema piisamatuse korral nahapind kuivab ja mõraneb ning karvkate märgub hõlpsasti. Naharasuga läbiimbunud marrask ei lase nahal märguda ega veel läbi naha välja aurata.

Looteeas väldib nahka kattev rasukiht amnionivedeliku imbumist loote kehasse ja sünni ajal libestab ta loote nahapinda.

Naharasu moodustub ja eraldub pidevalt. Tema hulk kasvab nooreas ja väheneb vanaduses uuesti; samuti väheneb rasu moodustumine kastratsiooni tagajärjel.

Lamba villkattes on rasu higiga segunenud (higirasu). Higirasu hulk moodustab peenvillalistel lammastel pestud (kuid rasvatustamata) villa kaalust 10—30%. Higirasu liiga väike või liiga suur protsent vähendab villa väärtust. Villkattest eraldatud ja puhastatud higirasu — lanoliini — kasutatakse tema räästumatuse tõttu ravimsalvide valmistamiseks.

Muutunud rasunäärmed on ka silmalaus asetsevad tarsaal- ehk Meibomi näärmed ja lindude päranipunäärme (*glandula uropygii*).

Higinäärmed (*glandulae sudoriferae*)

Torujad, tavaliselt hargnemata higinäärmed, millede ülesandeks on mõningate ainevahetusproduktide (kusiaine, kusihappe, ammoniaagi, soolade jt.) eritamine ja kaasaaitamine kehatemperatuuri konstantsuse säilitamisele, paiknevad oma päsmastunud lõpposaga pärisnaha sügavamas kihis karvasibulate kõrgusel või sügavamal, avanedes enam-vähem sirgelt kulgeva viimaosaga kas otseselt või karvanääpsu kaudu nahapinnale (joonis 64). Loomadel vastab nende arv ligikaudu karvade arvule, ulatudes veisel 1 sm^2 pindalal 1000-st kuni 2500-ni. Higinäärmed (nagu rasunäärmedki) on kõige suuremad karvastunud ja karvatute alade piiril: ninal, mokkadel, lamba saba allküljel, seal nisade ümbruses jne. Sõrgade vahel, peenise peas ja lehma nisades higinäärmed (viimastes ka rasunäärmed ja karvad) puuduvad.

Sekretsiooni viisi ja teiste tunnuste alusel eristatakse kahte liiki higinäärmeid: 1) merokriinse sekretsioonimoodusega ja otseselt nahapinnale avanevaid *ekriinseid higinäärmeid* ja 2) apokriinse sekretsioonimoodusega ja peamiselt karvanääpsudesse avanevaid *apokriinseid* ehk *lõhnanäärmeid*.

Mõlemat liiki näärmete lõpposad on kaetud ainukihilise epiteeliga, mille rakkude kõrgus muutub koos sekretsioonitsükliga apokriinsetes näärmetes, kuid püsib ühesugusena ekriinsetes higinäärmetes. Nii ühes kui teises asetsevad näärmerakkude ja basaalmembraani vahel spiraalse kuluga käävjad, müofibrille sisaldavad *müoepiteelirakud*, milledele omistatakse kontraktsioonivõimet ja selle tõttu kaasaaitamist näärmete nõre väljutamisele. Ekriinsetes higinäärmetes eritub nõre ilma rakukeha lagunemiseta ja raku kuju muutumiseta, apokriinsetes higinäärmetes aga kõrgenevad rakud sekreediga täitudes ja nende keelekujulised tipmised osad eralduvad, mistõttu sekreedi hulka satub ka osa rakukehast endast.

Ekriinse higinäärme sekretoorne osa on enam-vähem ühtlase jämedusega, milles ta juha oluliselt ei ületa. Apokriinsetes näärmetes seevastu on lõpposa suhteliselt lai (diameeter veisel 60—150, lambal 70—250, seal 80—100 mikronit), mille tõttu tema üleminek viimaosse (diameeter veisel 10—20, lambal umbes 6 ja seal 20 mikronit) on selge ja järsk. Viimajuhad on mõlemal näärmeliigil kaetud kahekihilise epiteeliga.

Põllumajandusloomade (veise, lamba, sea) higinäärmed kuuluvad enamikus apokriinsete näärmete hulka. Hobuse naha higinäärmed aga kannavad üheaegselt mõlema näärmeliigi tunnuseid: nad avanevad karvanääpsudesse ja valmistavad valgurikast nõret (hobuse higi valgusisaldus võib ulatuda üle 3%), kuid nende lõpposade epiteel püsib ometi üheilmelisena.

Kõige rikkalikumalt esinevad higinäärmed hobuse kaela, rinna ning kubeme piirkonnas kui ka kõhu allosas. Veisel ja lambal on nad rikkalikumalt arenenud kere selgmisel pinnal ja tagajäsemeis-

Mäletsejaliste higi on rasvane ja hobusel vahutab ta tugeva valgusisalduse tõttu.

Higinäärmed aitavad kehatemperatuuri konstantsuse säilitamisele tõhusalt kaasa vaid nn. *vabalt higistavatel loomadel*, kelleks põllumajandusloomadest on hobune. Keha vabaneb siin liigsest soojusest higi aurumisel; higi iga liiter viib sel puhul kaasa umbes 600 kilokalorit soojust. Ümbruses, mille temperatuur võrdub kehatemperatuuriga või on sellest kõrgem, puudub organismil võimalus oma alaliselt tekkivast soojusest vabaneda tavalisel viisil (juhtivuse ja kiirguse teel) ja siin abistabki keha vedelike aurumine. Vastandina hobusele vabastavad mäletsejalised enamiku oma soojusest kuumas ümbruses või liigse pingutuse korral lõõtsutamise (polüpnoe) teel, s. o. hingamisteede limaskestalt vedelikku aurustades. Nende nahanäärmete töö peaaegu kunagi naha märgumist ei põhjusta (*nõrgalt higistavad loomad*). Üksnes sea organism on puudulikult kohanenud kehatemperatuuri tõusu vältimiseks soojuse suurenenud produktsiooni või kõrge välistemperatuuri korral; teda abistab siin vaid soojuse väljutamise suurendamine soojuse juhtimise teel, mida ta saavutab jahedamale maapinnale, porri või vette lamama heites. Kui siga porist või veest väljub, jätkub soojuse vabanemine soojuse aurumise näol.

Higinäärmetel on ainult ühepoolne sümpaatiline innervatsioon, seejuures aga stimuleerib higistamist atsetüülkoliin — parasümpaatilise närvisüsteemi mediaator.

Paigas, kus naha sümpaatiline innervatsioon on katkenud, lakkab ka higistamine.

Higistamist reguleerib vaheajus (hüpotaalamuses) asetsev *higistamistsentrum*, mis omakorda allub ajukoore reguleerivale talitlusele. Higistamistsentrumi ärritus toimub peamiselt reflektoorselt (aferentsete närvide kaudu siia kanduva erutuse tagajärjel), vähemal määral aga ka füüsilise pingutuse tagajärjel või mõnel muul põhjusel (kõrge välistemperatuur, palavik) soojenenud vere kaudu.

Naha või keha teatava osa soojendamine (soojapunktide ärritus) vallandab alati higistamise kogu nahapinnalt.

Arvestades apokriinsete nahanäärmete arengulist sugulust piimanäärmetega, on püütud vasika (kõrvalesta) nahanäärmete arvu ja arengu (väänilisuse) põhjal otsustada tema udara eelseisva arengu ja laktatsioonivõime üle, kuid rakendamiseni pole need uurimisresultaadid jõudnud põhjusel, et sageli leidub ka selliseid lehmi, kellel kõrgest laktatsioonivõimest ja udara arengust hoolimata on higinäärmeid (kõrvalesta sisepinnal) siiski suhteliselt vähe.

Lindudel higinäärmed puuduvad.

Karvad (*pili*)

Karvas eristatakse nahas paiknevat juurt, nahast väljaulatuvat karvaroodu ja (pügamata karvkattes esinevat) kordkorralt teravnevat (seal harjasteks hargnenud) karvatippu. Karvajuur algab karvasibulaks nimetatava jämendiga, mis on karva kasvu paigaks ja mille keskele ulatub karva toitev veresoonterikas sidekoeline karvapapill.

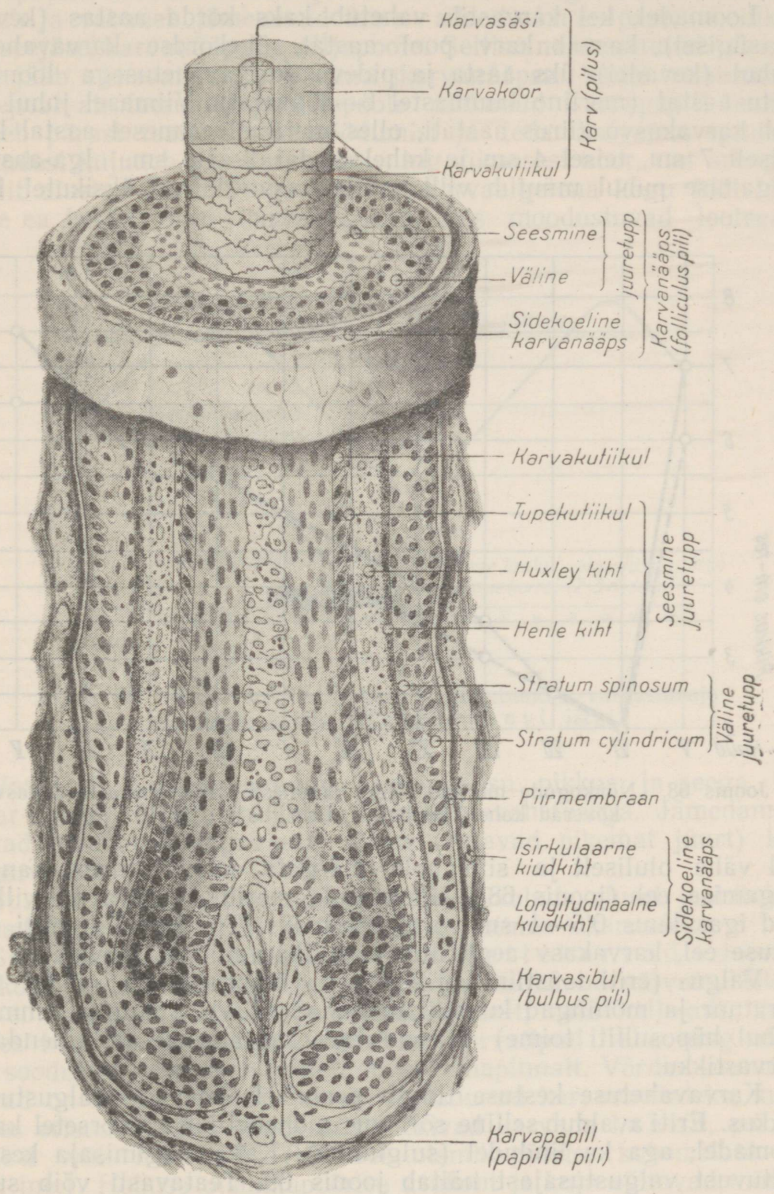
Ehituselt koosneb karv seespoolsest, kandilistest ja osaliselt õhuga täitunud sarvestunud rakkudest moodustunud säsiollusest ehk karvasäsist (mis peentes villkarvades puudub) ja väljaspoolsest, piklikest sarvlestadest (sarvestunud rakkudest) moodustunud ja pigmenti sisaldavast koorollusest. Viimast katab väljastpoolt karvakutiikula — katusekivikujuliselt üksteist ülehaaravatest sarvlestadest koosnev kiht (joonis 67).

Karvajuur asetseb karvanääpsuks ehk folliikuliks nimetatavas sidekoelis-epiteliaalses tupes. Folliikuli sidekoelist osa, mis koosneb väljaspoolsest longitudinaalselt ja seespoolsest tsirkulaarselt kulgevate kiudude kihist, nimetatakse karvapaunaks. Nääpsu epiteliaalses seinas, juuretupes, eristatakse samuti kahte kihti (seesmine ja välimine juuretupp). Karvapauna ja juuretupe piiriks on homogeense ilmega piir- ehk klaasmembraan.

Karvanääpsu basaalse osaga ja selle küljega, mis nahapinnaga moodustab tõmbi nurga, seostuvad väikesed (hobusel diameeter 10—45, seal keskmiselt 40 mikronit) siledakiulised, karvajuurtelt epidermise suunas viltu kulgevad ja rasunäärmeid altpoolt ümberhaaravad karvapüstitajad ehk rasunäärmete lihased.

Karvalihaste kontraheerudes karvad püstuvad, mille tagajärjel karvastikus esinev ja soojuse isolaatorina toimiv õhukiht pakseneb. Samas sulguvad ka higinäärmete avad, tõkestades higi valgumist nahapinnale. Mainime siinkohal, et soojuse kaitsjana toimib karvastik mitte niivõrd oma massiga (mida on vaid 2—3 ruumiprotsenti), kui just tema sees esineva õhukihi kaudu. Karvapüstitajalihaste talitlus omab soojuseregulatsioonis olulist tähtsust hobusel ja veisel. Lamba villkarvade peenuse tõttu karvajuurte kallakuse muutus villkatte paksust ei muuda. Koos karvade püstumisega liigub nende juur mõnevõrra väljapoole, põhjustades nn. «kananaha» tekkimist. Seal asendab karvkatet soojuse kao pidurdajana peamiselt nahaalune rasvapadjand.

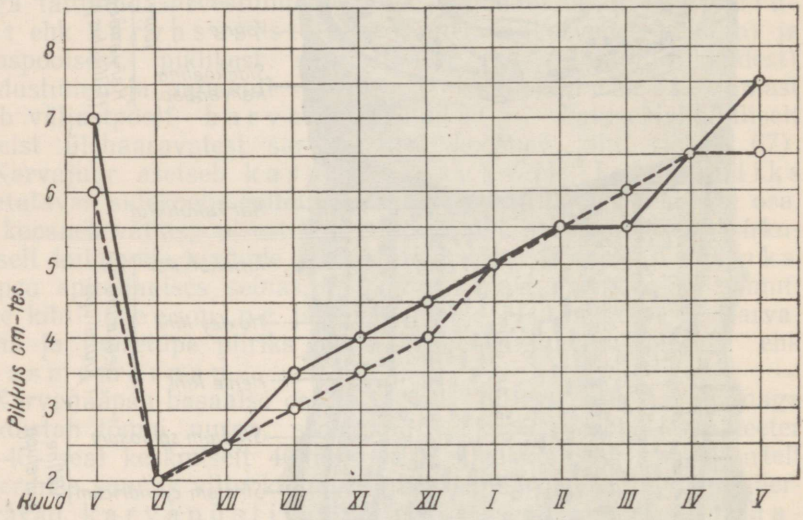
Karvastik kasvab vaid teatava pikkuseni, mis liigiti ja regiooniti erineb; siis ta kasv lakkab ja pärast mõneajalist püsimist asendub karvastik kas sesoonselt (teatavatel aastaaegadel) tervikuna (sesoonne karvavahetus) või ükshaaval (permanentne ehk pidev karvavahetus) uute karvadega. Ükshaaval vahetumine toimub loomade jõhvkarvades (laka- ja saba-



Joonis 67. Karva ja karvanääpsu ehitus.

jõhvid, sõrgatsituti karvad). Siin ulatub üksiku karva eluiga sageli mitme aastani.

Loomadel, kel karvastik vahetub kaks korda aastas (kevadel ja sügisel), kasvab karv pool aastat, ühekordse karvavahetuse puhul (kevadel) üks aasta ja pideva karvavahetusega loomadel mitu aastat (meriino lammastel 6—8 aastat). Viimasel juhul langeb karvakasvu kiirus aastati, olles meriinol esimesel aastal keskmiselt 7 sm, teisel 4 sm ja kaheksandal 1—1,5 sm. Iga-aastase pügamise puhul muutub villkarvade kasvu kiirus üksikutel kuu-



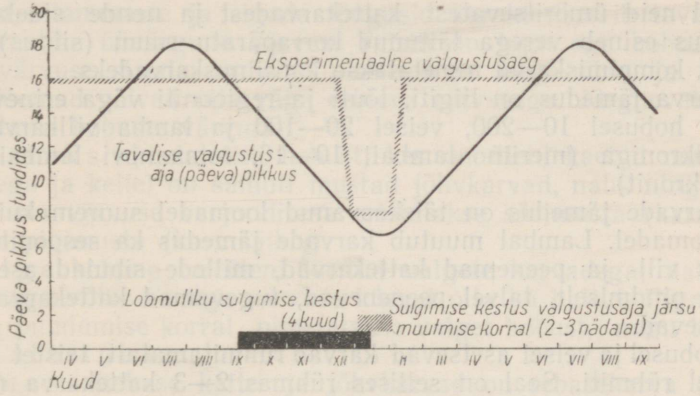
Joonis 68. Nõukogude meriino tõugu lammaste villa üheaastase kasvu kõverad kahelt lambalt. (Troitski järgi.)

del vähe oluliselt ja siin pole märgata kasvu kiiruse langust pügamise eel (joonis 68). Nõukogude meriinol kasvavad villkarvad igas kuus 0,5—1 sm võrra pikemaks. Tiinuse ajal, eriti sünnituse eel, karvakasv aeglustub ja villkarvad peenenevad.

Valgu- (eriti tsüstiini-) rikas toit, ümbruskonna madal temperatuur ja mõningad kunstlikud nahaärritused (näiteks lammaste puhul hüposulfiti toime) kiirendavad karvakasvu ja tihendavad karvastikku.

Karvavahetuse kestuse tingib peamiselt päevane valgustusaja pikkus. Eriti avaldub selline sõltuvus mõnedel laboratoorsetel katseloomadel, aga ka lindudel (sulgimine). Kana sulgimisaja kestuse sõltuvust valgustusajast näitab joonis 69. Teatavasti võib sulgimisaja kestuse piiramisega tõsta kana aastast munatoodangut. On tõepärane, et karvavahetust põhjustavad tegurid liigiti erinevad. Mida kehvemalt on looma söödetud ja mida vanem ta on, seda korrapäratum on ka tema karvavahetus.

Karvavahetus algab mitooside kadumisega karvasibulas ja karvapapilli taandarenemisega. Ühenduses sellega karvasibul sarvestub ja vabaneb jämenenud karvakolvina papillist, liikudes seejärel karvanääpsus väljapoole. Selline narmastunud otsaga kolb jääb erinevat aega püsima karvanääpsu lehtri naabrusse. Vahepeal atrofeerunud ja ülespoole nihkunud karvapapill taandareneb pärast teatava aja möödumist ja teda katvatest epiteelirakkudest kujuneb uus karvasibul ning viimasest noor, uut arengutsüklit alustav karv. Seega püsivad karvaalgetena kogu individuaalse ea kestel need karvanääpsud, mis moodustuvad looteeas.



Joonis 69. Kana sulgimise kestuse muutumine valgustusaja reguleerimise kaudu. (Kalabuhhovi järgi.)

Vastavalt öeldule muutub karvanääpsu pikkus ja seega ka pilaar- (karva-) kihi paksus koos karvavahetusega. Jämedamad karvad paiknevad sügavamal nahas (omavad pikemat juurt) kui villkarvad.

Suuruse, ehituse, ülesande ja teiste asjaolude alusel jaotatakse karvad katte-, jõhv-, vill- ja kompimis- (siinus-) karvadeks.

Säsistunud ja ühtlase jämedusega kattekarvad esinevad üle kogu keha, määrates oma värvusega ka looma värvuse. Üldiselt ei asetse nad nahas perpendikulaarselt, vaid kallakult, kusjuures kerel ja jäsemetel suunduvad karvatipud taha ning alla, mis soodustab vihmavee eemaldumist nahapinnalt. Võrdse suunaga karvad on hobusel, veisel ja seal koondunud karvavooludeks, kusjuures erisuunaliste voolude piiril tekivad karvade lahud, pöörised või harjad (hobusel otsmikupööris, kubemelahk ja -hari jne.). Hobuse otsmikupöörise asukoht ja kuju sõltuvad mõnevõrra looma kõrvalihaste (kõrvade) liikumisest ja seepärast on püütud mainitud pöörises näha looma reaktsioonide laadi.

Alati esinevad kattekarvade vahel väga peenikesed (20—30 mikronit) looklevad, sageli säsita villkarvad. Lamba vill-

kattes pole kattekarvad nende vähesuse tõttu märgatavad ja esinevad loomal üksnes näol ja jäsemetel.

Jõhvkarvad on säsistunud, jämedad ja tavaliselt kattekarvadest märgatavalt pikemad. Nende vahetus ei toimu perioodiliselt, vaid ükshaaval, kusjuures üksiku karva iga ulatub mitme aastani. Jõhvkarvadest moodustuvad hobuse otsmikututt, lakk, saba- ja sõrgatsitutt, veisel sabatutt ja seal harjased.

Rikkalikult innerveeritud ja sügaval nahas paiknevad kompimiskarvad asetsevad silmade, mokkade ja põskede piirkonnas ning seal ka randmeliigese kohal; nad on pikemad ja tugevamad neid ümbritsevatest kattekarvadest ja nende sidekoelises nääpsus esineb verega täitunud korrapäratu ruum (siinus), mispärast kompimiskarvu nimetatakse ka siinuskarvadeks.

Karva jämedus on liigiti, tõuti ja regiooniti väga erinev, võrdudes hobusel 10—200, veisel 20—100 ja lamba villkarval 5—40 mikroniga (meriino lambail 10—16, romaanovi lambail kuni 20 mikronit).

Karvade jämedus on täiskasvanud loomadel suurem kui noortel loomadel. Lambal muutub karvade jämedus ka sesooniti, kusjuures vill- ja peenemad kattekarvad, millede sibulad asetsevad nahas pindmiselt, talvel peenenevad, tugevamad kattekarvad aga jämenevad.

Hobusel ja veisel asetsevad karvad rühmitamatult, teistel loomaliikidel rühmiti. Seal on sellises rühmas 2—3 kattekarva (harvemini leiduvad nad ka üksikult). Karvarühmades on tavaliselt üks karv teistest suurem (peakarv).

Lambal on villkarvad omavahel rühmitunud, kusjuures kõige väiksemat, sageli ainsa karvanääpsu lehtri kaudu väljuvatest karvadest (3—15) moodustunud koondist nimetatakse salgukeseks, nendest koosnevaid rühmitisi säugukesteks ja kõige suuremaid villkatte alajaotusi, mis villaku pinnal on üksteisest eraldatud selgesti märgatavate liitekohtade (õmbluste) varal, säukudeks.

Nahapinna 1 sm^2-l paikneb hobusel umbes 700 karva, romaanovi lambal 3000—4000 ja meriino lambal kuni 8000 villkarva. Kõige tihedamalt paiknevad karvad meriino lamba turja ja ristluu kohal ja kõige hõredamalt kõhu all.

Karvastiku värvus muutub (või võib muutuda) seoses indiviidi eaga, karva vanusega ja sõltuvalt välistegureist (valgusest). Hobusel näiteks on vastsündinu karvastik sageli teistsuguse värvusega kui pärast esmast (juveniilset) karvavahetust (varsa 5—7-kuuses vanuses) ilmuv karvastik. Mõnikord esineb seda ka sigadel (põrsaste vöödilisuse näol) ja lammastel (hallid karakulli lambad sünnivad mustadena ja teiste tõugude valgete tallede karvastik sisaldab sageli hulgaliselt musti karvu, mis võõrutusaja paiku kaovad).

Loomade raugastudes kaob nende karvadest pigment ja karva-

säsi täitub õhuga, mille tagajärjel karvad näivad hallidena. Hobusel võivad hallid karvad ilmuda (silmade kohal) kõige varemalt juba 7. eluaastal. Üldiselt on aga nende ilmumise aeg ja paik korrapäratud, mispärast karvade hallistumist ei saa kasutada hobuse vanuse määramisel.

Päike pleegitab karva pigmendi, mille vältimiseks talvel hukatavaid karusloomi (hõberebaseid) peetakse suvel ja sügisel nn. varjuhoonetes.

Hobuse värvus

Veiste, lammaste ja sigade tõugusid karakteriseerib tavaliselt ka karvastiku ühesugune värvus. Teisiti on lugu aga hobustega: nende värvuse skaala on väga ulatuslik ja isegi ühte ja sama tõugu loomad võivad olla väga erineva värvusega. Järgnevalt iseloomustame hobuste värvusi.

M u s t a k s nimetatakse hobust, kes on üleni kaetud mustade karvadega ja kellel on samuti mustad jõhvkarvad, nahk ning kabjad. Musta värvuse varjunditena eristatakse süsimusta (karv läiketa) ja pigimusta (karv läikiv).

V a l g e hobune on üleni kaetud valgete karvadega; nahk ja kabjad aga võivad valge värvuse kõrval olla ka hallid. Pigmendi täieliku puudumise korral nimetatakse valget hobust, nagu teisigi loomi, a l b i i n o k s.

P u n a s e hobuse katte- ja jõhvkarvad on rebasekarva (hele- või tume-) punased. Linalakkpunasel on lakk ja saba heledad.

R a u d j a kattekarv on ühtlaselt roostekarva pruun ja nahk tume, kuid raudja lakk, saba ja jalad pole kunagi mustad. Tavalise raudja kõrval eristatakse varjunditena hele- ja tumeraudjat.

V õ i g u l on kattekarv kollane; sageli kulgeb tal üle selja tume jutt; lakk, saba, jalad ja mõnikord ka pea on tumedamad või mustad. Võigu heleda ja tumeda varjundi kõrval eristatakse linalakkvõiku valge laka ja sabaga ja isabellvõiku läikiva helekollase karvaga, kollaste või valkjate jõhvkarvade ja kapjadega ning roosaka nahaga.

K õ r v i l on kõrbenud-punane kattekarv ning mustad jõhvkarvad ja jalad. Tavalise kõrvi kõrval eristatakse heledat ja tumedat ning mustjat kõrbi.

H i i r j a l hobusel on kattekarv hallikasmust (puutuhakarva), välja arvatud tumedam pea ja seljajutt; jalad ja jõhvkarvad on tal mustad. Tavalise hiirja kõrval eristatakse hele- ja tumehiirjat.

K i m l i l on (3—4 m kauguselt märgatavad) valged karvad kehal segatud ühtlaselt iga muud värvust põhikarvaga, kuid mitte mustaga. Eristatakse raudjas-, puna-, kõrb- ja võikkimlit.

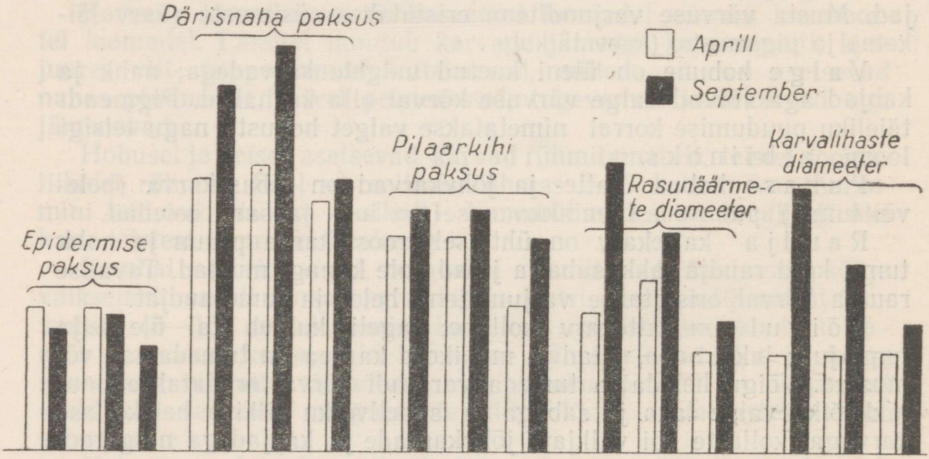
H a l l hobune on kaetud läbisegi mustade ja valgete karvadega, kusjuures nahk ja kabjad on tumedad. Varjunditena eristatakse tavalise halli kõrval valkjashalli (kui ülekaalus on valged karvad), tumehalli (kui ülekaalus on mustad karvad), rähnhalli

(kui hallil pinnal leiduvad hernesuurused valged, pruunid või muud värvust täpid) ning laikhalli (kui hallil pinnal esinevad erineva suurusega heledamad või tumedamad laigud). Looma vananedes muutub tema värvus (nagu kimlitelgi) aegamööda heledamaks.

Kirju hobuse keha põhivärvusega (must, kõrb, raudjas, punane jt.) pinnal leidub erinevas suuruses valgeid laike. Kirjut hobust iseloomustatakse põhivärvuse ning laikude suuruse, kuju ja asukoha alusel.

Naha ehituse sesoonsed muutused

Kõik naha kihid ja elemendid (marrask, pärisnahk, alusnahk, nahanäärmed, karvajuured ja -lihased) muutuvad sesooniti oma ehituses ja mõõtmeis märgatavalt. Sellised muutused osutavad naha suurele plastilisusele (kohanemisvõimele keskkonna muutunud tegurite suhtes) ja ühtlasi ka võimalusele naha ehituse suunavaks muutmiseks.



Joonis 70. Karakulli jäärade naha koostisosade sesoonsed muutused. (Popova järgi.) Iga koostisosa tulpade rühma esimene paar kuulub tugeva, teine toore ja kolmas õrna konstitutsiooniga loomade rühmale.

Põllumajandusloomadest on naha sesoonseid muutusi üksikasjalisemalt uuritud karakulli lambal. Naha ehitus ja mõõtmed püsivad siin talvekuudel enam-vähem ühtlastena. Märtsis aigab pärisnaha ja epidermise paksenemine koos pilaarkihi õhenemisega ja rasunäärmete suuruse vähenemisega. Aprillis toimub karvavahetus (karakulli lammastel, nagu teistelgi jämevillalistel tõugudel, toimub karvavahetus üksnes kevaditi) ja koos sellega õhenevad kõik nahakihid. Maist novembrini nahk pakseneb uuesti; noored karvad paiknevad oma juurtega sügaval, mille tõttu pilaarkiht ületab sama kihti jaanuariga võrreldes poolteisekordselt. Samal

ajal toimub higinäärmete lõpposade ja rasunäärmete suurenemine. Üksikasjalisemalt näitab kõnealuseid muutusi joonis 70.

Hobuse naha pilaarkihi paksuse muutuvusele seoses karvavahetusega oleme osutanud juba eespool.

Huvitav on siinkohal märkida, et naha sesoonsed muutused esinevad ka looteeas. Talvel sündinud vasikate nahk on raskem suvel sündinud vasikate nahast ja ka pikema ning tihedama karvkattega. Sama väidetakse lambatallede naha kohta.

Nahk teiste organite talitluse mõjustajana

Nahk on looma keha ja väliskeskkonna vahendaja. Välisärritused (mehaanilised, termilised, keemilised), mis mõõdukaina on organismi normaalseks talitluseks hädavajalikud või mis liigselt tugevaina võiksid organismi kahjustada, ei pääse sügaval asetsevate organite juurde teisiti kui naha kaudu. Nahk kaitseb organismi, kuid samal ajal on naha paras ärritus teiste organite talitluse intensiivistajaks ja selle kaudu looma produktiivsuse ja söödakasutuse tõstjaks. Nahakaudsed ärritused mõjustavad kogu organismi. Hästi on tuntud nahaärrituse mõju südamele ja hingamisorganeile, aga ka seede- ja teiste organite talitlus mõjustub naha kaudu. Udara pinna massaažiga näiteks võib emisel intensiivistada tema innatunnuseid ja mõnevõrra suurendada ka munasarjadest väljuvate munarakkude arvu ning noorel loomal suguorganite arengut üldse. Nahk on selline välisorgan, mille optimaalse ärrituse kaudu võime säilitada kogu organismi kõrget talitluslikku taset ehk nn. biotoonust.

Mainitud ja teisi ülesandeid saab nahk täita ainult siis, kui ta on terve ja kui tema talitlust aktiviseeritakse vajaliku nahahoolduse kaudu. On oluline, et me nahahooldust hindaksime mitte üksnes kui vahendit naha enda tervisliku seisundi säilitamiseks, vaid kui vahendit kogu organismi talitluse stimuleerimiseks. Me peame nahahooldust teostades nahale vaatama eeskätt kui meeleorganile. Nii nagu silmade kaudu organismi mõjustav valgus on oluline suguorganite tsüklilise talitluse puhul ja nagu suukoopas asetsevate maitsmispungakeste ärritus vallandab kõikide seedenäärmete talitluse, nii on vajalik ka nahas asetsevate puute- ja temperatuuripunktide süstemaatiline ärritus (puhastamise, pesemise, massaaži abil) organite normaalse talitluse säilitamiseks ja tõhustamiseks.

LINDUDE VÄLISKATE

Lindude suhteliselt õhukesel nahal on sulgedega kaetud aladel õrn epidermis, kuid hulgaliselt nahaalust sidekude (alusnahka), mis võimaldab tähendatud aladel naha hõlpsat liikumist. Sulgedeta aladel aga on nahk kaetud väga tugeva sarvkihiga (nokk,

küünised, varbapadjandid, hari, lokutid) või sarvsoomustega (tagajäsemete kaugmised osad). Pärisnaha näsakiht esineb arenenult samuti vaid sulgedest vabadel aladel. Higi- ja rasunäärmed linnu nahas puuduvad. Muutunud kujul leidub rasunäärmeid sabalülide kohal naha all, kus nad moodustavad südamekujulise kahesagaralise *päranipunäärme*. Kumbagi näärmesagarat läbib pikuti kulgev kanal, millesse avanevad radiaalselt paiknevad näärmemõigud. Kuhikukujulisel kõrgendil, *päranipul*, avaneva näärmejuha kaudu väljub nokaga rõhumisel õline vedelik, mida linnud (eriti veelinnud) kasutavad sulgkatte määrimiseks. Tõkestades sulgkatte märgumist, on selline võie samal ajal linnule D-vitamiini allikaks, sest et lind sulgkatte puhastamisel osaliselt vitaminiseerunud võide alla neelab.

Linnu sulgkattes eristatakse ehituse ja suuruse alusel *kontuur-* ehk *kattesulgi*, nende vahel või all asetsevaid õrnemaid alussulgi (hanede ja partide puhul *udusulgi*), tiibadele reastunult kinnitunud *hoosulgi* ja saba katvaid *tüürsulgi*.

Ehituselt koosneb sulg *tüvikust* (mis omakorda jaguneb nahasse kinnituvaks läbipaistvaks sulesüdant sisaldavaks ümaraks udemetevabaks *suleputkeks* ja läbipaistmatuks neljakandiliseks udemeid kandvaks *rooks*) ja udemeist ning suleebemeist moodustunud *sulelabast*. Katte-, hoo- ja tüürsulgedes kinnituvad udemed roole sümmeetriliselt, udusulgedes aga lehvikutaoliselt.

Kattesuled kinnituvad nahasse keha pikiteljega paralleelselt paiknevate alade — *suleväljakute* ehk *pterüülide* näol; nende vahele jäävad udusulgedega kaetud *paljasväljakud* ehk *apteerid*.

Linnu sulgkate vahetub (lind sulgib) erineva aja jooksul, kusjuures vara (suvel) algava sulgimise puhul on sulevahetuse kestus pikem. Sulgimisaega on võimalik lühendada ja seega munemisaega pikendada valgustusaja kunstliku reguleerimisega (joonis 69).

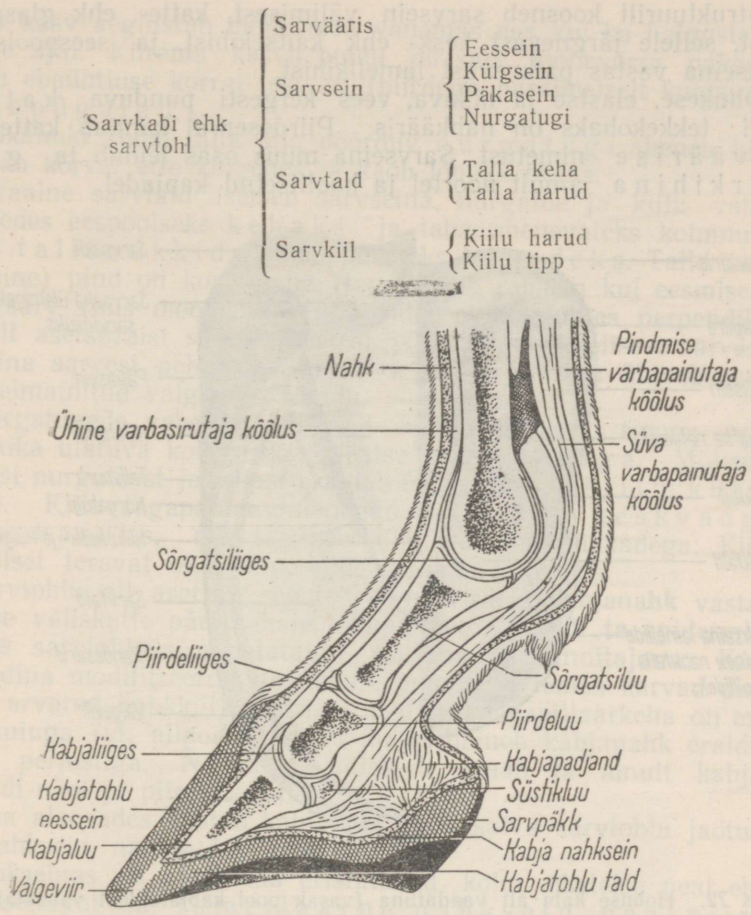
HOBUSE KABI

Kabjaks nimetatakse *sarvkabjaga* ehk *kabjatohluga* piiratud lõpposa jäsemest. Peale mainitud väliskatte koosneb ta *kabjanahast* ja sellega ümbritsetud kabjasisemusest (joonis 71).

Paksu sarvestunud epidermisena kapja väljastpoolt katva *sarvkabja* jaotus on toodud lk. 151.

Sarvääris on pehme ja painduv sarveriba, mis moodustab ülemineku välisnaha ja sarvkabja vahel.

Sarvsein haarab kapja eest ja külgedelt, lõppedes päkanukkide kohal talla alla pöörduvate (sarvtalla ja sarvkiilu vahel asetsevate) osadega — *nurgatugedega* (joonis 72). Sarvsein toetub (sarvtalda ümbritsedes) maapinnale *kandeservaga* ja

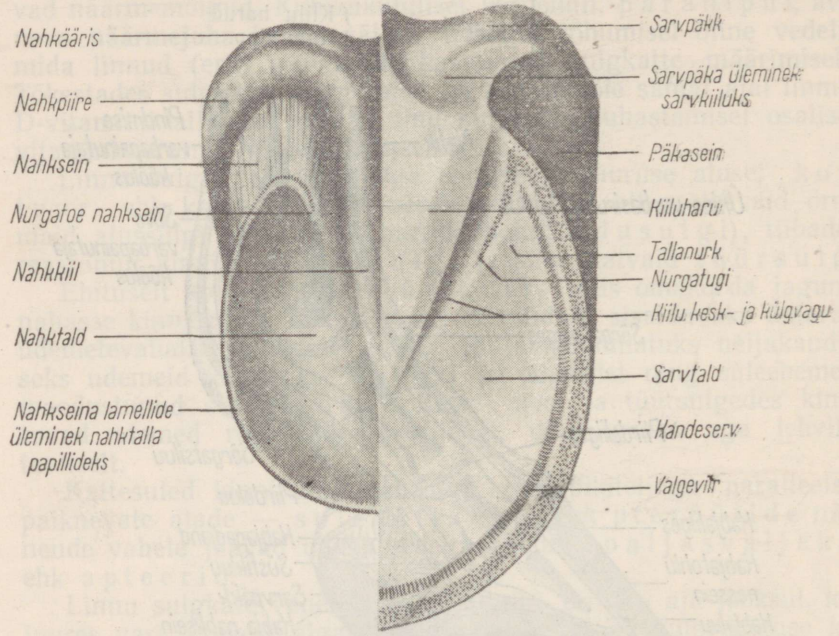


Joonis 71. Hobuse pikipoolitatud varvas.

proksimaalselt lõpeb sarvsein karvadega kaetud taha-alla kallaku p i i r d e s e r v a g a. Viimase siseküljel kulgeb madal, päkkade suunas laienev, nahkpiiret mahutav p i i r d e v a g u. Kabjaseina kõrguse suhe ees- ja päkaseina kohal on eesjäsemetes 3:1 ja tagajäsemetes 2:1. Sarvsein õheneb eest tahapoole, eeskapjadel umbes kahekordselt ja tagakapjadel vähem. Sarvseina kallakus (maapinna suhtes) on kõige suurem eesosas (eesjäsemetes 45—50°, tagajäsemetes 50—55°); sama kallakus on suurem välimises külgseinas, mille tõttu kandeserva väline kaar on seespoolsest märgatavalt kumeram. Päkaseinad seisavad peaaegu paralleelselt, kusjuures nende tagaserva kallak vastab ligikaudu eesseina kallakule. Kandeservalt võetud kabja ristmõõde on kõige suurem külgseinte kohal.

Struktuurilt koosneb sarvsein välimisest katte- ehk glasuurkihist, sellele järgnevast kesk- ehk kaitsekihist ja seespoolsest, nahkseina vastas paiknevast lamellkihist.

Õhukese, elastse ja läikiva, vees kergesti punduva k a t t e k i h i tekkekohaks on nahkääris. Piirdeserval kannab kattekiht s a r v ä ä r i s e nimetust. Sarvseina muus osas leidub ta g l a s u u r k i h i n a ainult noortel ja hoolitsetud kapjadel.



Joonis 72. Hobuse kabi alt vaadatuna (vasak pool kabjatohlust vabastatud).

Sarvtorukestest ja vahesarvest moodustuv k e s k k i h t on ühes lamellkihiga nahkpiirde tekis ehk nahkpiiret katva marraski sarvestunud kiht. Loendatud sarvseinakihtidest on keskkiht kõige paksem. Lamellkihi nimetus tuletub tema sisepinda katvatest, nahkseina lehekestega tugevasti seostunud, ülevalt alla kulgevatest sarvlehekestest. Nahkpiirde kohal lehestunud sarv puudub. Kandeserval moodustavad sarvlamellid ühes nende vahel olevate sarvtorukestega rautamisel naelte sisselöömise kohana kasutatava v a l g e v i i r u.

Kabja sarvsein kasvab ülevalt alla (kiirusega 5—8 mm kuus), mida on võimalik kontrollida kabjaseina vigastuste (näiteks piirdesõtke) kandeservapoolset rännet jälgides. Kabjaosakese nihkumine piirdest kandeservani kestab ees-, külg- ja päkaseinas vastavalt umbes 12, 9 ja 6 kuud. Mõõdukas liikumine, korralik rautus ja kapjade sobiv niiskusaste soodustavad kapjade kasvu.

Kabja kasv aeglustub mõnevõrra vanemas eas kui ka haiguste ja tiinuse ajal. Kiirema kasvu puhul on sarv mõnevõrra paksem. Kasvu ebaühtluse korral tekivad (piirdega paralleelselt kulgevad) kabjapügalad.

Päkanuki kohal talla alla pöörduv nurgatugi aheneb kiilu külgvao kõrval ette kulgedes ja kaob lõpuks tallas.

Ovaalne sarvtald asetseb sarvseina, nurgatoe ja kiilu vahel, jagunedes eespoolseks kehaks ja taha ahenevateks kolmnurkseteks tallanukkidega lõppevateks harudeks. Talla vaba (alumine) pind on konkaavne (tagakabjas rohkem kui eesmises). Talla sarv (mis moodustub talla vaba pinna suhtes perpendikulaarselt asetsevaist sarvtorukestest ja torukestevahelisest sarvest) on seina sarvest pehmem. Sarvseina ja nurgatoega ühineb sarvtald eelmainitud valgeviiru kaudu.

Nurgatugede vahe on täidetud eest teravneva, tipuga talla keskpaika ulatuva kolmnurkse elastse sarvkiiluga. Mõlemapoolsest nurgatoest ja tallast eraldab teda paariline kiilu külgvagu. Kiilu tagapoolne laienenud osa jaotub keskvaoga kaheks haruks, mis tagapool ühinevad sarvpäkkadega. Kiilu eespoolset teravat otsa nimetatakse kiilutipuks.

Sarvtohlu all asetsev soonte- ja närvirikas **kabjanahk** vastab tavalise väliskatte pärisnahale. Nagu seegi, toimib ta epidermise (kabjas sarvtohluks nimetatava) toitjana ja kinnitajana. Kuid vastandina modifitseerumata nahale puuduvad temas karvad ning (välja arvatud nahkkiil) nahanäärmed ja ka papillaarkeha on erineva kujuga (vt. allpool). Luisel alusel ühineb kabjanahk eraldumatult periostiga. Nahaalust sidekude omab ta ainult kabjapadjandi näol ja piirde kohal.

Oma alaosades vastab kabjanahk teda katva sarvtohlu jaotustele: nahksein, nahktald ja nahkkiil.

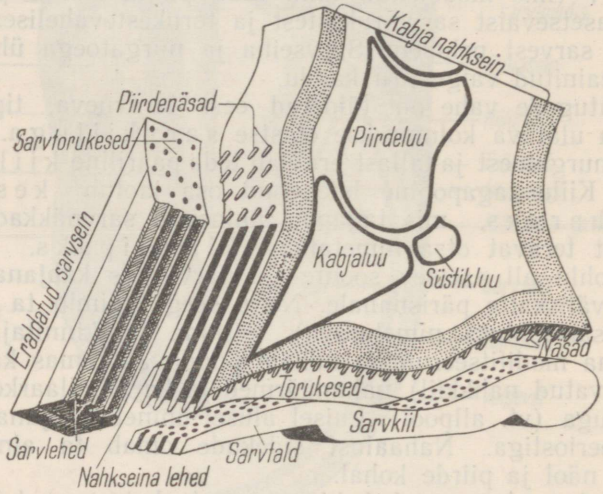
Nahkseinas on omakorda eristatavad kolm üksteise peal ehk kohal asetsevat osa: lamellaarne nahksein, nahkpiire ja nahkääris. Esimene neist katab kabjaluud ja kabjakõhre alumist osa, ulatudes seejuures nahkpiirdest kandeservani ning pöördudes päka tagaserva kohal nurgatoe nahkseinana talla alla. Välispinnal on ta kaetud arvukate (500—600) paralleelsete ülevalt alla kulgevate laiade (1—4 mm) ja üsna õhukeste (paksus 50—200 mikronit) nahkseina lehekeste ehk lamellidega. Iga üksik lamell omab hobuslastel veel hulgaliselt (kuni 120) nende külgpindadele kinnituvaid mikroskoopilisi sekundaarseid lehekesi, mis moodustavad tohlu ja nahkseina vahel väga tugeva seose. Nahklehekeste vahed on täidetud nendega kongruentsete (kujult vastavate) sarvlehekestega; need moodustavad tervikuna sarvseina sügavama (lamellaarse) kihi (joonised 73 ja 74).

Proksimaalselt piirab lamellaarset nahkseina (rikkalike veresoonte tõttu) ringmõikakujuline nahkpiire, sarvseina kasvatav organ. Väljastpoolt on ta kaetud kuni 5 mm pikkuste niidikujuliste

tihedasti reastunud, tipuga alla suundunud papillidega, milledel kasvav torulise ehitusega sarv moodustab tohlseinast peamise osa.

Nahkseina ülemise serva moodustab kitsas (umbes 5 mm laiune), nahkpiirdega paralleelselt kulgev karvatu, lühikeste (1—2 mm) allapoole suundunud papillidega kaetud, sarvseina väliskihti kasvatav nahariba — n a h k ä ä r i s.

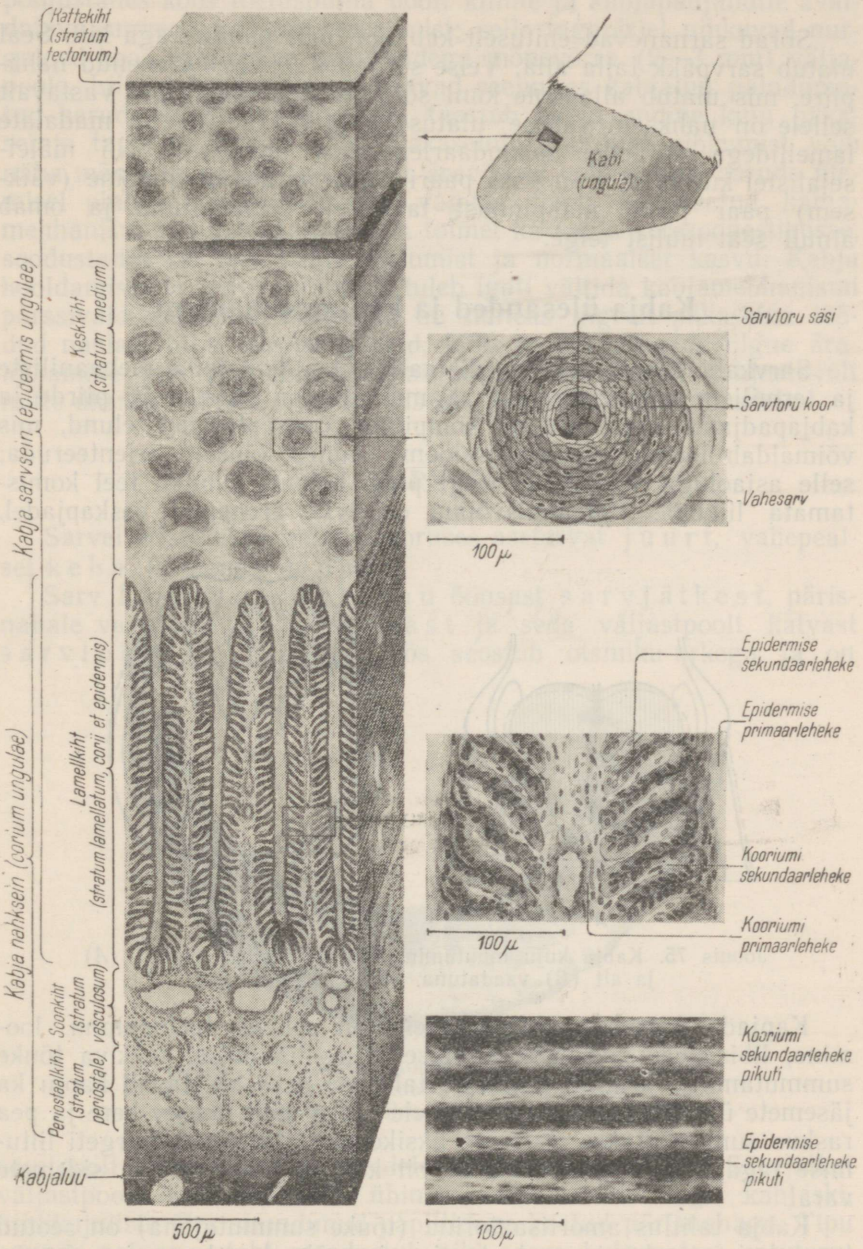
Kabjaluud või kiilupadjandit alt kattev **nahktald** ja **nahkkiil** omavad vabal pinnal torulist sarve kasvatavaid papille. Päkkade kohal ühineb nahkkiil nahkäärise ja nahkpiirdega.



Joonis 73. Hobuse kabja ehituse skeem.

Kabja sisemus koosneb varba skeleti lõpposast — kabjaluust koos kahe kabjakõhrega, süstikluust ja piirdeluu distaalsest otsast ning neid siduvatest ja neile kinnituvatest sidemetest ning kõõlustest ja päkaosas lisanduvast kabjapadjandist. Mainitud luud ühinevad isekeskis kabjaliigeses. Süstikluu ja teda tagant haarava varba süva painutajakõõluse vahel asetseb s ü s t i k l u u - l i m a - p a u n. Kabjaliigese all kabjakõhrede vahel paikneb elastne viltja ehitusega rasvarikas pikivaoga poolitatud, kiilu meenutav sidekoemass, nahaaluse sidekoe paksend — k a b j a p a d j a n d, mille eespoolset, sarvkiilu kohal seisvat osa nimetatakse k i i l u - p a d j a n d i k s ja tagapoolseid osi p ä k a p a d j a n d i t e k s. Kabjapadjand koos kiiluga toimib kabja põrutust ja libisemist vältiva kui ka kompimiselundina.

Madalaid sarvmoodustisi, mis esinevad hobuse jäsemete mediaalsel pinnal, eesjäsemetes küünarvarre ja tagajäsemetes pöia kohal, nimetatakse **sarvnaastudeks.** S õ r g a t s i n a a s t u d e n a esinevad samasugused moodustised hobuse sõrgatsituti keskel.



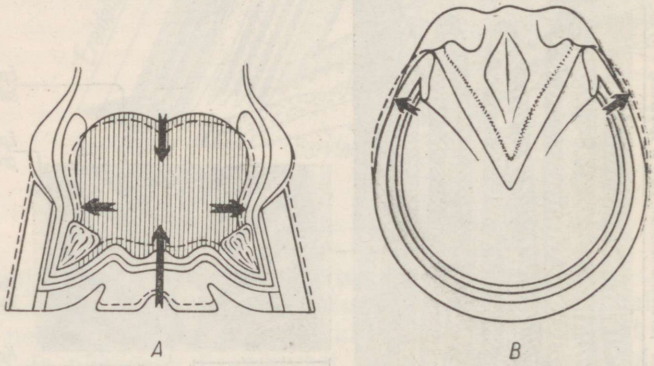
Joonis 74. Hobuse kabjaseina histoloogiline ehitus. (O r i g.)

Sõrad

Sõrad sarnanevad ehituselt kabjaga, neis puudub aga kiil. Seal ulatub sarvpäkk talla alla. Veise sõrgades on väga arenenud nahkpiire, mis ulatub allapoole kuni sõra seina keskpaigani. Vastavalt sellele on nahksein vähese ulatusega ja ta on kaetud madalate lamellidega, milledel sekundaarlehekesed puuduvad. Nii mäletsejalistel kui ka seal on kaks paari sõrgu, milledest ülemine (väiksem) paar püsib maapinnast tavaliselt eemaldatuna ja omab ainult seal luulist telge.

Kabja ülesanded ja kabjamehhanism

Sarvkabi toimib jäseme distaalse otsa kaitsjana mehaaniliste ja termiliste vigastuste eest. Samal ajal on kabi, eriti piirde ja kabjapadjandi osas, oluline kompimis- (retseptoorne) elund, mis võimaldab loomal pinnase iseloomu suhtes täpselt orienteeruda; selle asjaoluga seletub, et isegi pime hobune suudab teel komistamata liikuda. Kompimisvõime on eriti arenenud eeskapjadel.



Joonis 75. Kabja kuju muutumine jala toetumisel tagant (*A*) ja alt (*B*) vaadatuna. (K r e v e r i järgi.)

Kapjade edasisteks ülesanneteks on sobiva toetuspinna loomine, libisemise vältimine pinnasel ning liikumisel tekkiva tõuke summutamine. Viimati mainitud talitluse osas abistavad kapju ka jäsemete ülejäänud osad. Jäsemetele tõuke näol langev kere ja pea raskus summutatakse jäsemete üksikosade (liikmete) nurgeti liitumise tagajärjel, liigesekõhrede abil kui ka kõõluste ja sidemete varal.

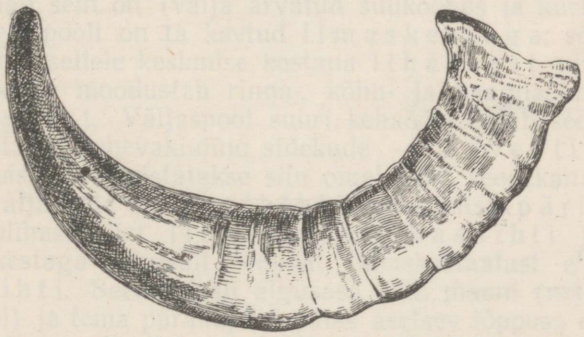
Kabja talitlus amortisaatorina (tõuke summutajana) on seotud tema kuju muutumisega toetumis- ja rõhust vabanemise faasis. Sellised kabja ja tema üksikosade kuju ja asendi muutused on tuntud k a b j a m e h h a n i s m i nimetuse all (joonis 75).

Toetumisfaasis surub keharaskus peamiselt kabja päkaosale, põhjustades koos toetuspinna poolt kiilule ja kabjapadjandile avaldatava survega päkaosa laienemist; selle tagajärjel nihkuvad nurgatoed koos kabjaseina päkaosadega mõnevõrra (2—3 mm) väljapoole. Liigset laienemist tõkestavad seejuures kabjaluu paindumatud harud. Rõhust vabanemisel taastub kabja endine kuju päkaseinte tagasinihkumise näol. Päkaseinte mainitud nihkumist võib näha mõnda aega kantud ja alt äravõetud hobuseraua harude ülemisel pinnal läikima hõõrutud vagude näol. Kirjeldatud kabjamehhanism avaldab masseerivat toimet ka kabja veresoonestikusse, soodustades sel teel kabja toitumist ja normaalset kasvu. Kabja hooldamisel ja eriti rautamisel tuleb igati vältida kabjamehhanismi pärssivaid momente, milledeks on näiteks liigselt päkaseina löödud naelad, liiga kõrged haagid, kiilu ja nurgatugede liigne äralõikamine jne. Kabjamehhanismi takistamine mõjub kahjustavalt mitte üksnes kabjale, vaid ka jäseme proksimaalsetele osadele.

SARVED

Sarvel eristatakse naha naabruses asetsevat juurt, vahepealset keha ja otsmist tippu.

Sarv koosneb otsmikuluu õõnsast sarvjätkest, pärisnahale vastavast nahkseinast ja seda väljastpoolt katvast sarvtohlust. Sarvjätke õõs seostub otsmiku-urkega ja on



Joonis 76. Üheksa korda poeginud lehma sarv. Pügalate laius väheneb sarvejuure suunas, mis osutab sarve kasvu kiiruse vähenemisele vanaduses.

seestpoolt kaetud hingamisteedele omase limaskestaga. Sarvjätket väljastpoolt kattev periost ühineb eraldamatult, nagu kabjaski, niidikujuliste üles suundunud papillidega kaetud pärisnahaga. Tipu suunas paksenev tohl moodustub piki sarve kulgevatest sarvtorukestest ja neid ühendavast vahesarvest. Sarvtohl kasvab tipu suunas ja tema moodustumine toimub sarve nahkseina kõikides osa-

des. Sarvejuurel leiduvate rõngaste ehk p ü g a l a t e teke on tingitud sarve erinevast toitumisastmest; et igale tiinestumisele järgneb ühe rõnga teke, siis kasutatakse rõngaste arvu lehma poegimiste arvu ja vanuse määramiseks (joonis 76).

Kaitsevahendina on sarved põllumajandusloomadel oma tähtsuse kaotanud. Nende arenemise tõkestamine noorloomaeas (sööbivate vahendite või põletamise abil) oletatavasti ei häiri teiste organite normaalset arengut.

Sarvi innerveerib silmanärvi haru. Sarveoperatsiooni korral anesteseeritakse mainitud närv sarvejuurt silmamunaga ühendava sirgjoone keskkohal.

SEEDEORGANITE SÜSTEEM

SEEDEORGANITEST ÜLDISELT

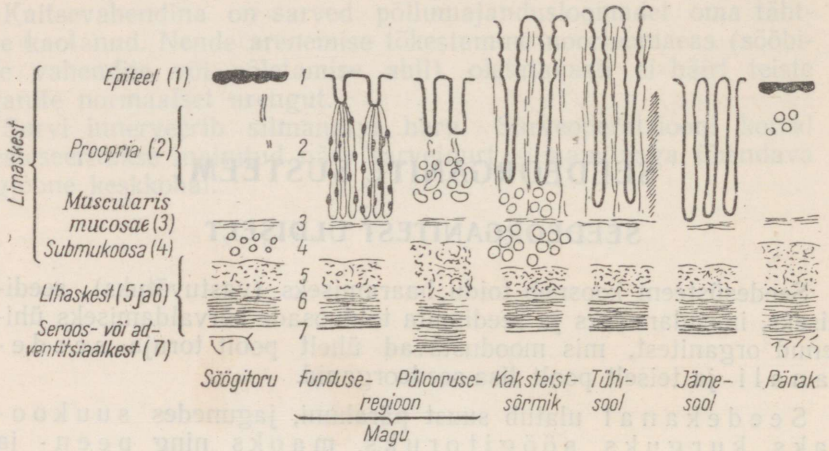
Seedesüsteem koosneb toidu haaramiseks (vastuvõtuks), seedimiseks, imendamiseks ja seedimata toiduosade kõrvaldamiseks ühinenud organitest, mis moodustavad ühelt poolt toruja seedekanali ja teiselt poolt lisa-seedeorganid.

Seedekanal ulatub suust pärakuni, jagunedes suukoopaks, kurguks, söögitoruks, maoks ning peen- ja jämesooleks. Pikkuselt ja mahult peamine osa seedekanalist paikneb kõhuõõnes. Vastavalt kasutatava toidu iseloomule ja selle seedimise liigilisele omapärale on seedekanali alaosade ilme ja ehitus liigiti väga erinevad. Ühtlane on neil osadel vaid seina histoloogilise ehituse printsiip.

Seedekanali sein on (välja arvatud suukoobas ja kurk) kolmekestaline. Seestpoolt on ta kaetud limaskestaga; söögitorust alates lisandub sellele keskmise kestana lihaskest ning seedekanali väliskesta moodustab rinna-, kõhu- ja vaagnaõõnes kelme ehk seerooskest. Väljaspool suuri kehaõõsi katab seedekanalit välimise kestana kohevakiuline sidekude — adventitsiaalkest. Limaskestas eristatakse siin omakorda seedekanali valendiku poolt väljapoole epiteelkihti, sidekoelist päriskihti, õhukest silelihaskoelist lihaskesta lihaskihti ja limaskesta lihaskestaga liikuvalt siduvat limaskestaalust ehk submukooskihti. Seedekanali algusosa kuni maoni (mäletsejalistel libedikuni) ja tema pärakupiirkonnas asetsev lõpposa on kaetud kihistunud lame-epiteelist ja kiulisest päriskihist moodustuva nahkja ehk kutaanse limaskestaga ning vahepealne ala päris-limaskestaga, mille epiteel on kihistumata silinderjas ja päriskiht retikulaarsidekoeline. Pärislimaskesta päriskiht on tihedasti täidetud torujate (mao- või soole-) näärmetega. Lihaskest on enamikus kahekihiline ja, välja arvatud söögitoru, moodustub silelihaskoest (joonis 77).

Limaskest on temas esinevate või temast väljakasvanud näärmete abil keemilise (fermentatiivse) seedimise kandjaks ja lihaskesta varal teostub seedekanali motoorika (liigutused).

Lisaorganitega on seedekanal varustatud kahel kohal: peas keele, hammaste ja suurte paariliste süljenäärmete (kõrvasüljenääre, lõuaalune süljenääre ja keelealune sülje-



Joonis 77. Seedekanali ehitus skeemiliselt.

nääre) näol ning kõhuõõnes peensoole algusosast (kaksteistsõrmikust) arenenud ja sellega juhade kaudu seostuvate näärmete — maksa ja pankrease kujul.

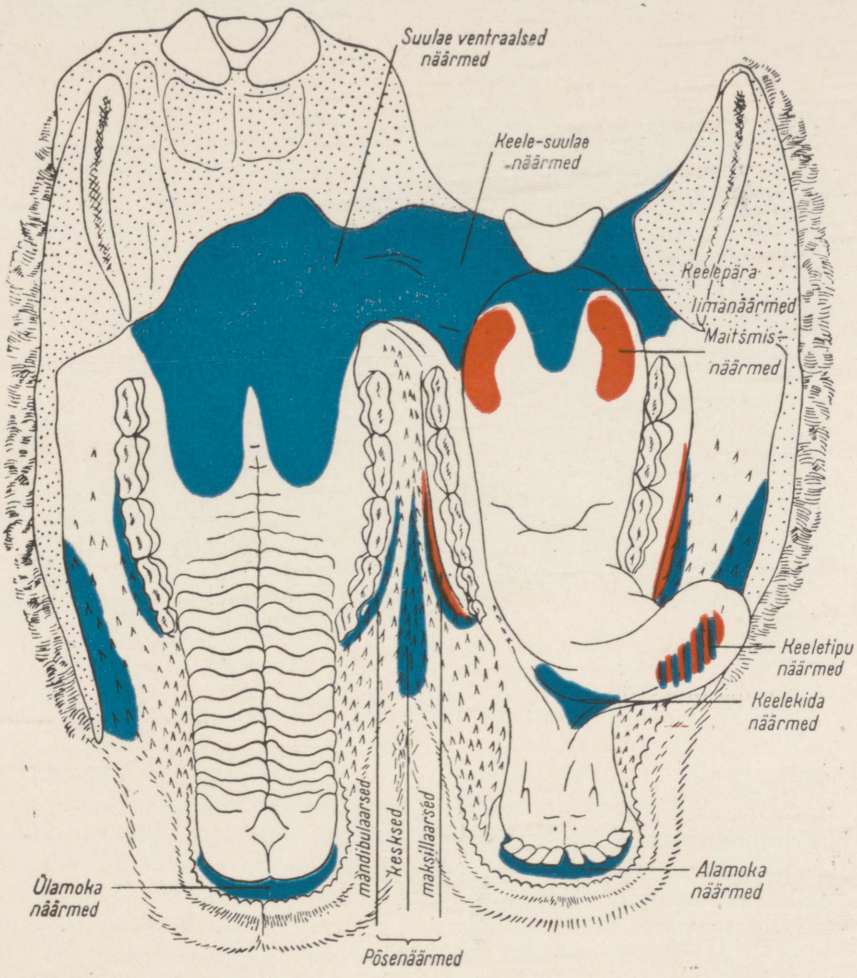
SUUKOOBAS (*CAVUM ORIS*)

Suukoobas on seedekanali algusosa, mis on ühendatud välismaailmaga suupilu ja kurguga kurgukitsuse kaudu. Ülalt piiravad teda kõva ja pehme suulagi, külgedelt põse- ning mälumislihased koos lõualuudega ja alt alalõuavahelised lihased (joonised 78 ja 79).

Suukoobas jaguneb hambakaarte kaudu perifeerseks, hammaste ja mokkade või põskede vahel asetsevaks osaks — suukoopa esikuks — ja tsentraalseks, hambakaarest seespool asetsevaks osaks — pärissuukoopaks.

Hobuserauakujulist suupilu piiravad ala- ja ülamokk; suunurkades ühinevad nad isekeskis.

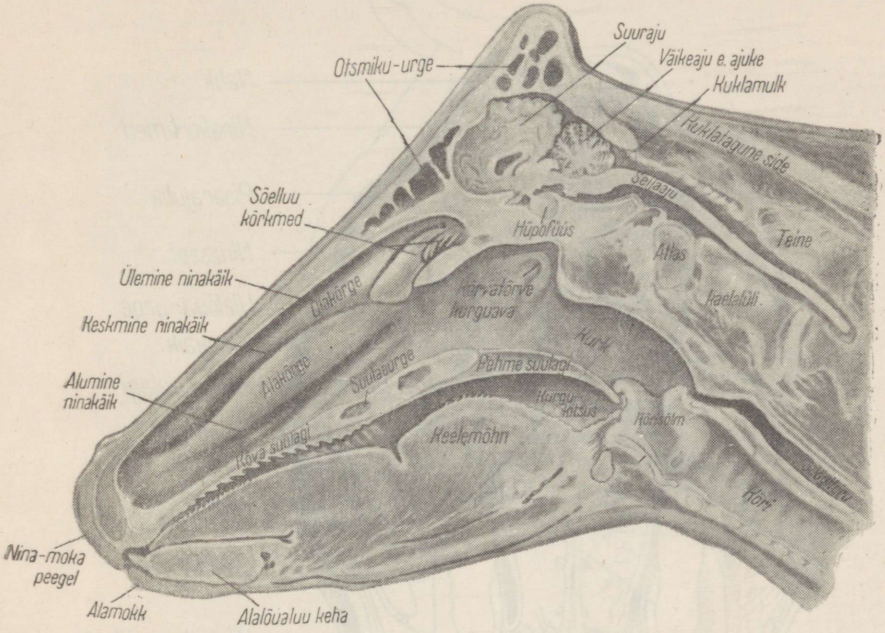
Hobuse ja väikeste mäletsejaliste mokad on hästi liikuvad ja tundlikud. Ülejäänud põllumajandusloomadel, kes sööta haaravad üksnes kas keele või hammastega, on mokad lühikesed ja vähe liikuvad. Veise ülamokk on keskosas karvatu, moodustades ühes ninasõõrmeid ümbritseva alaga nina-moka peegli. Sea ülamoka eesosa on muutunud kärsaks. Kärss ja nina-moka peegel on tervetel loomadel niisked ja jahedad. Väikestel mäletsejalistel asetseb ülamoka keskel mokarenn.



Lamba suukoopa seinasisesed näärmed. (O r i g.)

Sinistel aladel limanäärmed, punastel aladel valgunäärmed ja viirutatud aladel seganäärmed.

Suukoobast ninakoopast eraldav kõva suulagi moodustub suulaeluudest ja neid katvast näärmevabast kutaansest limaskestast. Periosti ja limaskesta vahel asetseb tugev veenide võrk. Suulae suupoolne pind jaguneb pikivaoga — suulaeõmblusega — paremaks ja vasakuks pooleks, milledest mõlemad on kaetud paljude ristvagudega.



Joonis 78. Veise pikipoolitatud pea.

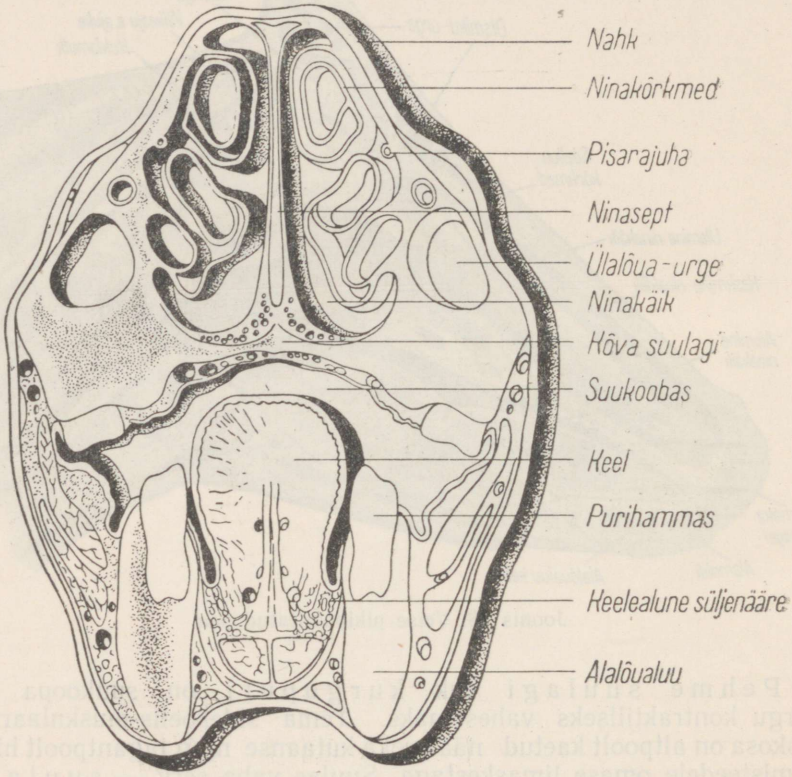
Pehme suulagi ehk kurgupuri on suukoopa ja kurgu kontraktiilseks vaheseinaks. Tema sidekoelis-muskulaarne keskosa on altpoolt kaetud näärmeka kutaanse ning tagantpoolt hingamisteedele omase limaskestaga. Suulae vaba serv — suulaekaar — läheb külgedelt üle kaheks paariks kurdudeks, milledest üks paar seostub keele-suulae kaartena keelepäraga ja teine — kurgu-suulae kaar — ühineb kurgu tagaseinal vastaspoolsega dorsaalselt.

Suukoopa külgseinad — põsed — koosnevad, nagu mokadki, väljastpoolt sissepoole nahast, lihastest ühes side- ja rasvkoega ja näärmeid sisaldavast limaskestast. Mäletsejaliste põse limaskest on kaetud suurte, tippudega tahapoole suundunud papillidega.

Suukoopa seinas leiduvad kas hajusalt või grupeerunult rikkalikud sülje- ehk suukoopanäärmed (tahvel V). Vastavalt asukohale kannavad nad mokkade, põskede, suulae- ja

keelenäärmete nimetust. Põsenäärmed on paigutatud ülemiste ja alumiste põsenäärmetena kahte ritta. Mäletsejalistel on peale ülemiste ja alumiste veel keskmised põsenäärmed. Enamik suukoopa näärmeist on limanäärmed.

Peale seinasiseste ehk intramuraalsete näärmete leidub suukoopas veel kolm paari seinavälised ehk suuri süljenäärmeid, mis suukoopast väljaspool asetsedes on sel-

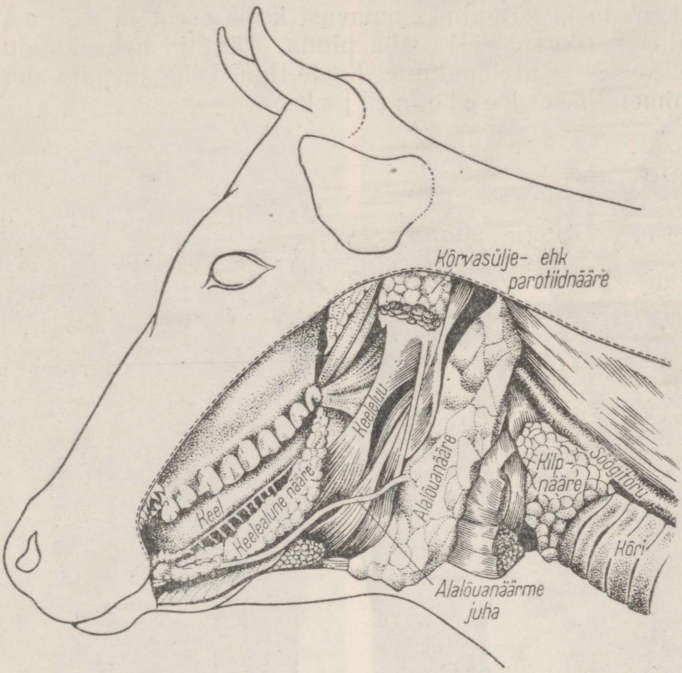


Joonis 79. Hobuse pea ristlõige.

lega ainult oma juhade kaudu ühenduses (joonis 80). Need on: 1) kõrvasüljenääre ehk parootis, 2) alalõuanääre ja 3) keelealune nääre.

Parootis katab ülemise osaga kõrvajuurt väljastpoolt ning ulatub siit allapoole alalõua nurgani. Ta on kõige suurem süljenääre hobusel ja seal; võrdlemisi väike on parotiidnääre mäletsejalistel. Parootis on albuminoosne nääre; ta valmistab vähese valgusisaldusega, kuid alkalirikast vesijat nõret. Kõrvasüljenäärme juha avaneb hobusel põske läbides suukoopaesikusse esimese taga-

purihamba vastas, *süljepapilli* kohal. Albuminomukoosne lõuanääre asetseb alalõua siseküljel, selle nurga kohal. Tema alumine ots on kaetud parootisega. Seal on ta mugulataoline, teistel piklik. Lõuaaluse näärme juha avaneb suukoopasse keele



Joonis 80. Veise suured ehk seinavälised süljenäärmed. Vasak alalõug on koos lihastega kõrvaldatud.

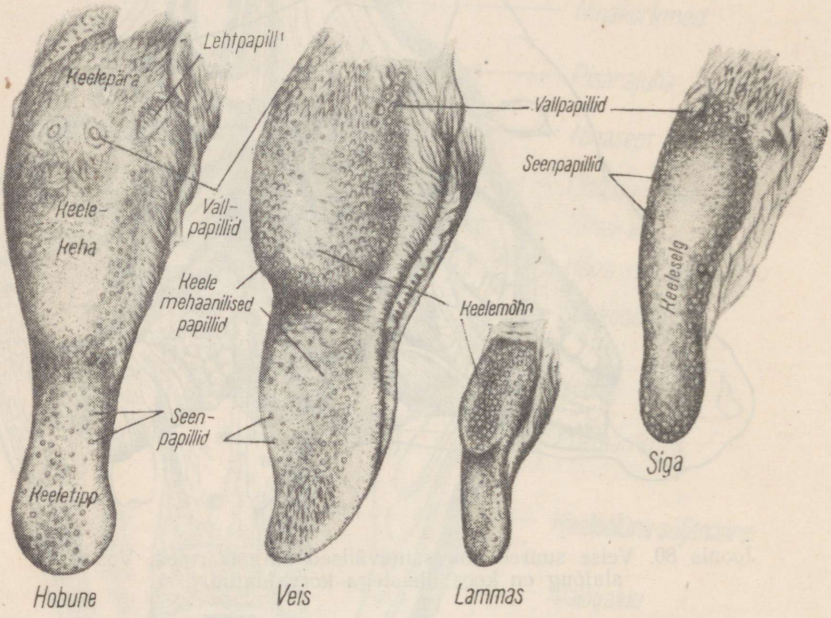
tipu all keelekida kõrval *keelealuse näsakese* kaudu. Keelealune nääre asetseb suu limaskesta all, alalõualuu keha ja keele vahel. Tavaliselt koosneb ta kahest osast, milledest üks avaneb suukoopasse lõuaalusenäärme juha läheduses ainsa juhaga ja teine osa paljude juhade kaudu keele kõrvale. Hobusel esimene (ainujuhaline) osa näärmest puudub.

Keel (*lingua*)

Keel on limaskestaga kaetud suukoopa lihaseline lisaorgan, mis täidab suletud suukoopa üleni. Tema ülesandeks on toidu haaramise ja suhu juhtimise kõrval toidupala suunamine mälumispindade (hambakaarte) vahele kui ka abiks olemine toidupala neelamisel. Lisaks sellele toimib keel maitsmisnäsade varal *maitsmis- (kemo-) retseptorina*. Lõuanurgalt ja keeleluult

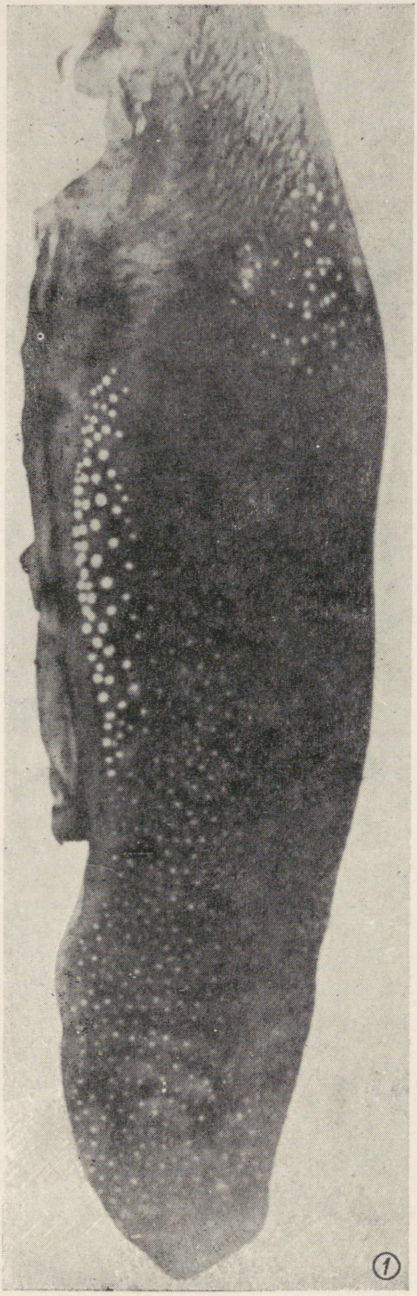
algavad vöötlihased, mis keeles kulgevad longitudinaalsete, transversaalsete ja vertikaalsete kiududena, võimaldavad tahtelist igasuunalist keele liigutamist kui ka tema mitmekülgset kuju muutmist.

Keel koosneb tipust kui keele vabast osast, kehast kui selgmist pinda ja külgpindu omavast keele osast ja pärast, mis omab ainsat (dorsaalset) vaba pinda. Pära ja keha kaudu kinnitub keel keele- ja alalõualuule. Keele tipu, keha ja pära dorsaalset pinda nimetatakse keele seljaks.

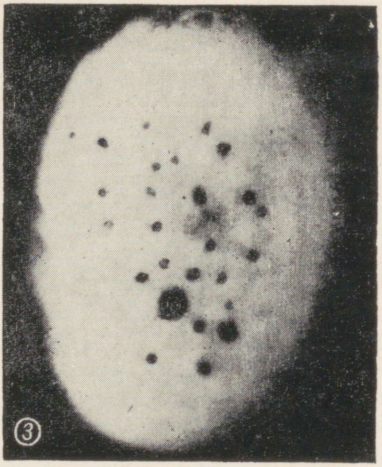


Joonis 81. Põllumajandusloomade keeled. (Orig.)

Limaskest keele külgedel ja all on sile, kuid keele seljal on ta kaetud mitmesuguste näsade ehk papillidega, millede kujust tuletub nende nimetus: 1) niit- ehk mehaanilised papillid, 2) seenpapillid, 3) vallpapillid ja 4) lehtpapillid. Viimased kolm näsade liiki on tuntud maitsmispapillidena. Niitpapille leidub hajusalt igal pool keele dorsaalsel pinnal. Veisel on nad (eriti keele tipul asetsevad) väga tugevad, okkataolised, mistõttu veise keel tundub karedana. Seenpapille leidub eelmistest vähemal arvul (hobusel 400—450, veisel 200—250, lambal umbes 500 ja seal 750—1150) nii keele seljal kui ka külgedel, kuid vall- ja lehtpapillid (viimased mäletsejalistel puuduvad) asetsevad ainult keele päral. Vallpapillide ühepoolne arv on hobusel ja seal 1, veisel 8—17 ja lambal 18—28.









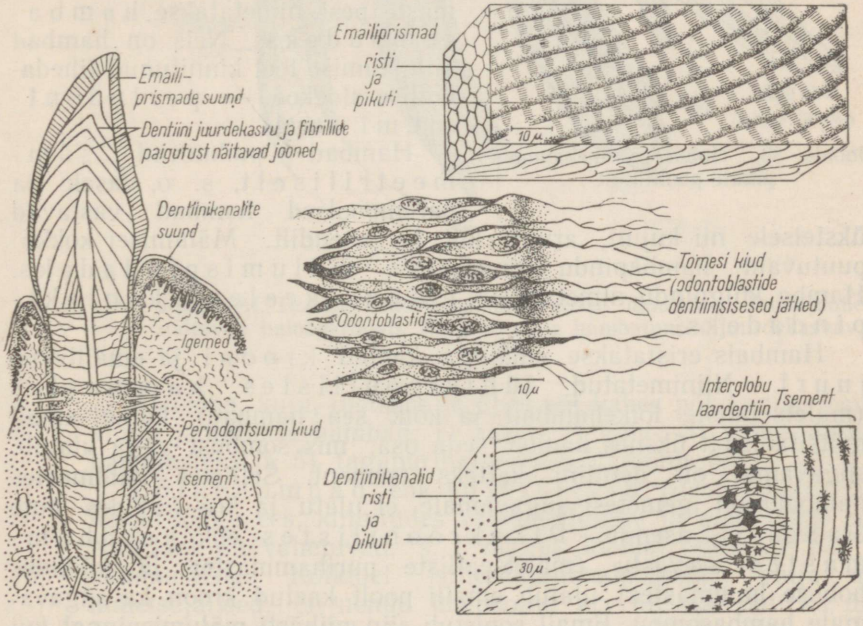
Sea keele maitsmis- ja mehaanilised papillid. (Orig.)
1 — seenpapillide paigutus; *2* — lehtpapill; *3* — maitsmispoorid seenpapilli pinnal; *4* — mehaanilised papillid.
Esimesel pildil normaalne suurus, teisel 7,5-, kolmandal 90- ja neljandal 20-kordne suurendus.

Maitsmis- (seen-, vall- ja leht-) papillide epiteelis asetsevad maitsmiskarikad ehk -pungad — ovaalsed moodustised, mis koosnevad maitsmis- ja tugirakkudest ja mis suukoopaga on ühendatud maitsmispooride kaudu. Peale nimetatud kohtade leidub maitsmiskarikaid veel pehme suulae ja kõrikaane epiteelis.

Mäletsejaliste keelele on omane tema kehaosas asetsev keelemõhn, mida eestpoolt piirab sügav ristvagu. Mäletsejaliste keelemõhnal asetsevad seen- ja mehaanilised kuhikpapillid. Muud erinevused põllumajandusloomade keeles (suurus, kuju, vall- ja lehtpapillide arv jne.) on näha jooniselt 81 ja tahvlilt VI. Keele tipu all asetsevat limaskesta pikikurdu nimetatakse keelekidaks.

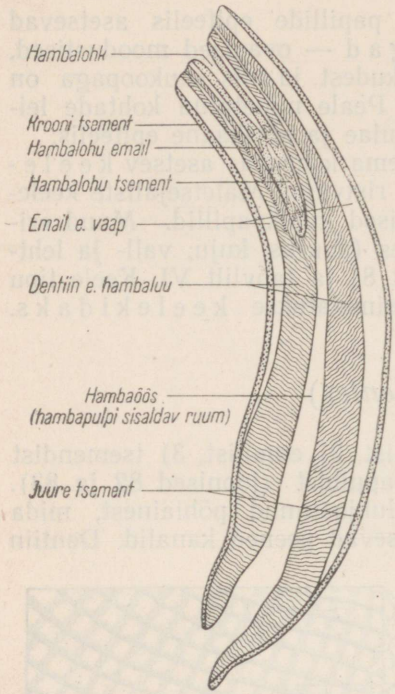
Hambad (*dentes*)

Hambad moodustuvad: 1) dentiinist, 2) emailist, 3) tsemendist ja 4) hambaõõnes asetsevast hambapulbist (joonised 82 ja 83). Dentiin koosneb rakuvabast lubjastunud põhiainest, mida läbivad hamba pikiteljega risti asetsevad peened kanalid. Dentiin



Joonis 82. Hamba ehituse skeem. (Orig.)

ümbritseb hambaõõnt, mis on täidetud veresoonte- ja närvikiududerikka õrna sidekoega — hambapulbiga. Üksikud närvikiud tungivad siit edasi ka dentiinikanalitesse.



Joonis 83. Hobuse lõikehammas pikuti poolitatult.

Email on organismis kõige kõvem aine ja koosneb peaaegu ainult anorgaanilisest substantsist. Värvuselt valge emaili struktuurielementidena esinevad pikad kuuekandilised prismad, millede kulg on enam-vähem sirgjooneline ja mis välispinna suhtes paiknevad perpendikulaarselt.

Tsement moodustab hamba välise osa, kattes seejuures kas ainult hamba juurt (mäletsejaliste lõikehambad ühes alumiste eespurihammastega) või koguni hamba välispinda — niihästi dentiini kui ka vaapa (mäletsejaliste puri- ja ülemised eespurihambad ning kõik hobuse hambad). Ehituselt sarnaneb tsement luuga.

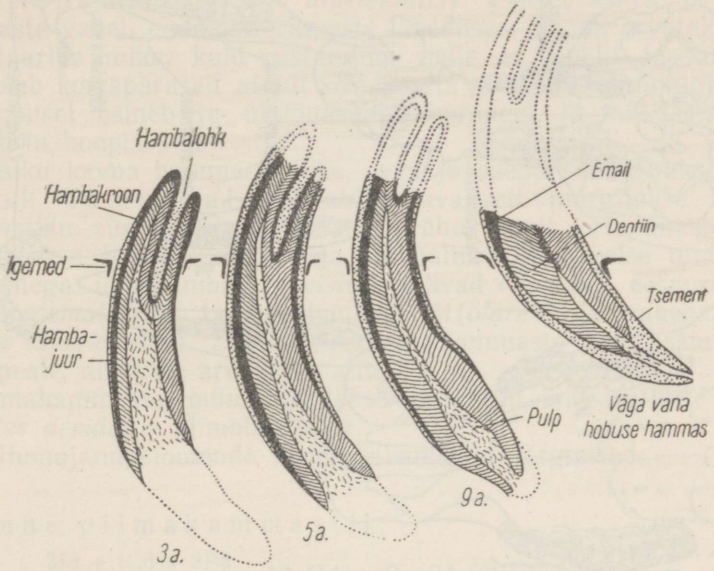
Lõualuudes asetsevaid hammaste pesi nimetatakse hamba-sompudeks. Neis on hambad kiilustumise teel kinnitunud tihedakiulise sidekoe — periodontsiumi varal.

Hambad paiknevad sümmeetriliselt, s. o. vasak- ja parempoolsed hambad vastavad üksteisele nii kujult, arvult kui ka asendilt. Mälumisel kokkupuutuvaid hambapindu nimetatakse mälumispindadeks. Hamba külgpindu nimetatakse esiku-, keele- ja kontaktpindadeks.

Hambais eristatakse emailiga kaetud krooni ja emailivaba juurt. Niinimetatud lühikroonilistes hammastes (mäletsejaliste lõikehambad ja kõik sea hambad) katab email mütsitaoliselt üksnes hamba seda osa, mis sombust välja ulatub; sügavamal on dentiini katteks tsement. Sellistes hammastes hambakroon igemetest sügavamale ei ulatu ja ära kuludes uute osadega ei asendu. Pikakroonilistes ehk kurdhammastes seevastu (mäletsejaliste purihammastes ja kõikides hobuse hammastes) ulatub emaili poolt kaetud kroon ka sügavamale hambasompu. Email sopistub siin niihästi mälumispinnal kui ka hamba külgpindadel ja teda katab omakorda väljastpoolt tsement. Krooni vaba (igemetest väljaulatuv) osa püsib pikakroonilistes hammastes enam-vähem ühepikkusena seetõttu, et paralleelselt hamba kulumisega mälumispinnalt hammas samal määral sombust väljapoole nihkub. Vastandina lühikroonilistele hammas-

tele ei lõpe siin hamba kasv sombus mitte hamba murdumise ajaks, vaid jätkub veel aastaid hiljem (joonis 84).

Enamik hammastest esineb algul ajutistena — p i i m a h a m m a s t e n a — ja alles hiljem asenduvad nad jäävhammastega. Ainsas põlvkonnas esinevat (mittevahetuvat) hammastikku nimetatakse m o n o f ü o d o n t s e k s (molaarid ehk tagapurihambad ja vahehammas) ja kahekordselt (piima- ja jäävhammastena) esinevat d i f ü o d o n t s e k s (lõikehambad, kihvad ja eespurihambad).

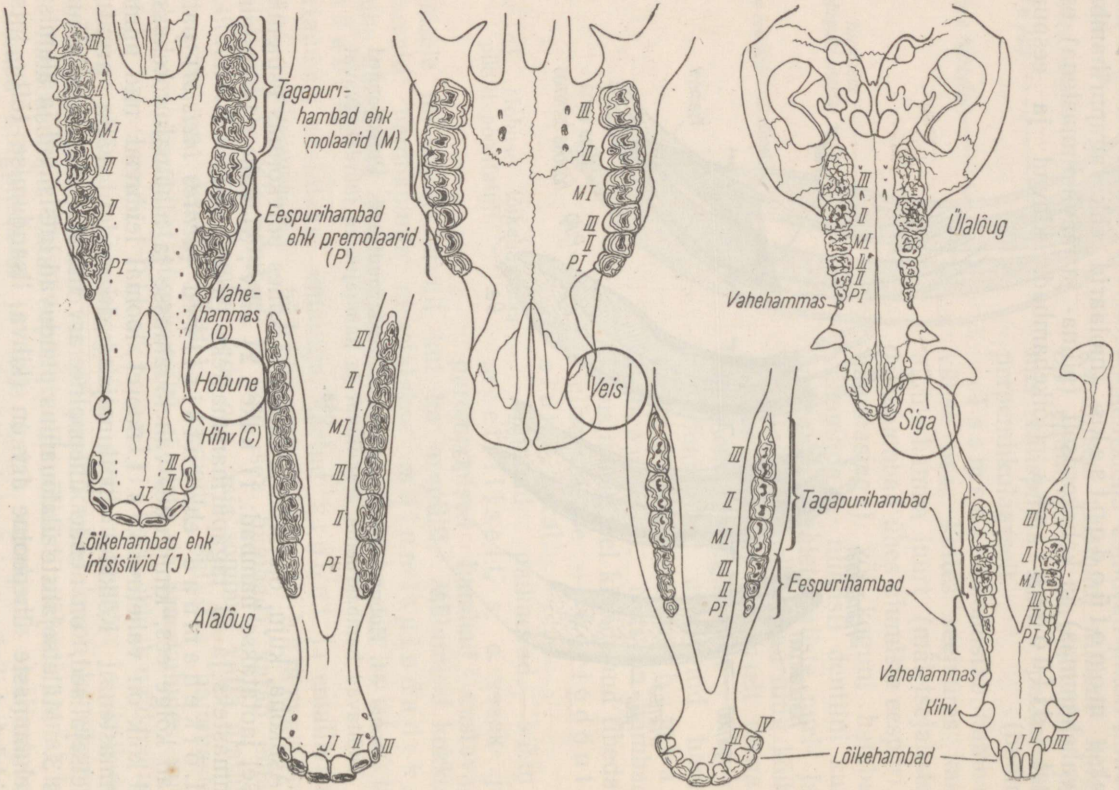


Joonis 84. Hobuse lõikehammaste ealised muutused. Punktjooned näitavad hambakroonis ärakuluvat ja hambajuures juurdekasvavat osa.

Asukoha, kuju, otstarbe ja ühes või kahes põlvkonnas esinemise alusel jaotatakse hambad: 1) lõike-, 2) kihv-, 3) vahe-, 4) eespurihammasteks ja 5) tagapurihammasteks (joonis 85).

L õ i k e h a m b a d ehk i n t s i s i i v i d (*dentes incisivi*) paiknevad kõige ees, kinnitudes vahelõualuusse ja alalõualuu kehasse. Nad kõik on vahetuvad, s. t. noorel loomal leiduvad nad piimahammastena. Kõikidel põllumajandusloomadel, välja arvatud mäletsejalised, on nende ühepoolne arv nii ala- kui ka ülalõualuus 3. Mäletsejaliste ülalõualuus puuduvad intsisiivid ja alumiste lõikehammaste ühepoolne arv on (kihva lisandumise tõttu intsisiividele) 4.

P u r i h a m b a d seisavad (hambakaare harusid moodustades) kõige taga ja tavaliselt ületavad nad lõikehambaid nii suuruses kui ka arvus. Purihambad jagunevad omakorda kahte alaliiki, vas-



Joonis 85. Põllumajandusloomade hambad. (Orig.)

tavalt sellele, kas nad vahetuvad (eespurihambad ehk premolaarid) (*dentes praemolares*) või ei vahetu (tagapurihambad ehk molaarid) (*dentes molares*). Premolaare ja molaare on kõigil põllumajandusloomadel (ühepoolselt) kummaski lõualuus 3.

Kihvad ja vahehambad asetsevad lõike- ja purihammaste vahel.

Kihva (*dens caninus*) leiame arenenult vaid seal. Taimtoidulistel on ta vähe arenenud (täkk) või puudub ümberkujunemise tõttu lõikehambaks hoopis (mäletsejalised).

Vahehammas (*dens diastematis*) asetseb kihva ja purihammaste vahel, enamasti viimaste läheduses. Sageli arvatakse ta premolaaride hulka, kuid vastandina neile ei vahetu ta kunagi. Ta esineb korrapäraselt ainult sea üla- ja alalõuas kummalgi poolel. Hobusel esineb ta ülalõuas harukordadel ja mäletsejalistel puudub ta hoopis.

Üksiku looma hammaste liike, arvu ja asendit märgitakse ülevaatlikult hambavalemi abil. Tavaliselt märgitakse selles hammastiku sümmeetria tõttu ainult ühte poolt. Hammaste arv tähendatakse selles numbriga ja hambaliik ladinakeelse nimetuse algustähega: lõikehambad *I*(*ncisivi*), kihvad *C*(*anini*), eespurihambad *P*(*raemolares*), tagapurihambad *M*(*olares*) ja vahehambad (*dentes diastematis*) *D*-ga. Ülemiste hammaste arv asetatakse joone peale, alumiste arv joone alla.

Piimahammaste puhul lisatakse mainitud initsiaalidele täht *d*(*dentes decidui* = piimahambad).

Põllumajandusloomade hambavalemid on järgmised:

Hobune: piimahammastik:

$$\frac{3Id + 1Cd + 3Pd}{3Id + 1Cd + 3Pd} = 12\ (14) \times 2 = 24\ (28)\ \text{hammast;}$$

jäävhammastik:

$$\frac{3I + (1C) + 3P + 3M}{3I + (1C) + 3P + 3M} = 18\ (20) \times 2 = 36\ (40)\ \text{hammast.}$$

Kodumäletsejalised (veis, lammas):

piimahammastik:

$$\frac{-Id + -Cd + 3Pd}{4\,Id + -Cd + 3Pd} = 10 \times 2 = 20\ \text{hammast;}$$

jäävhammastik:

$$\frac{-I + 3P + 3M}{4\,I + 3P + 3M} = 16 \times 2 = 32\ \text{hammast.}$$

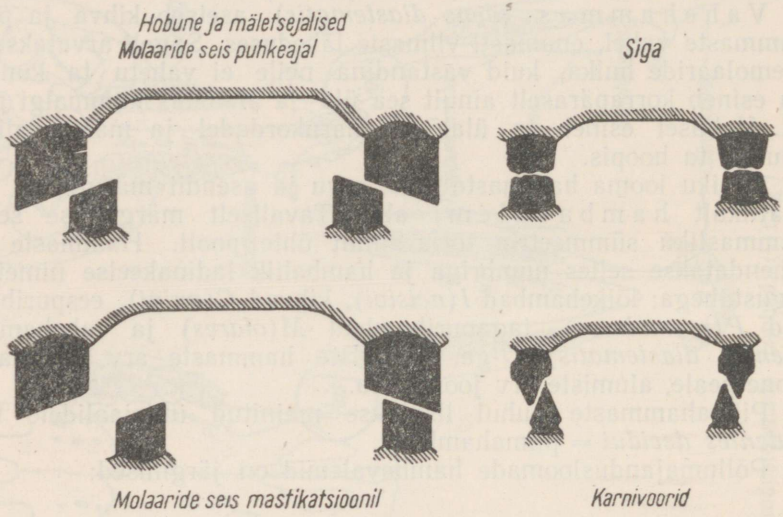
Siga: piimahammastik:

$$\frac{3Id + 1Cd + 3Pd}{3Id + 1Cd + 3Pd} = 14 \times 2 = 28\ \text{hammast;}$$

jäävhammastik:

$$\frac{3I + 1C + 1D + 3P + 3M}{3I + 1C + 1D + 3P + 3M} = 22 \times 2 = 44 \text{ hammast.}$$

Üksiku hamba nimetuse saame tema liigi ladinakeelse nimetuse initsiaali ja hamba järjenumbrit üheaegselt tarvitades. Järjekorra suund on eest tahapoole. Nii tähendab I1 keskmist lõikehammast mõlemal küljel, M3 viimast tagapurihammast jne.



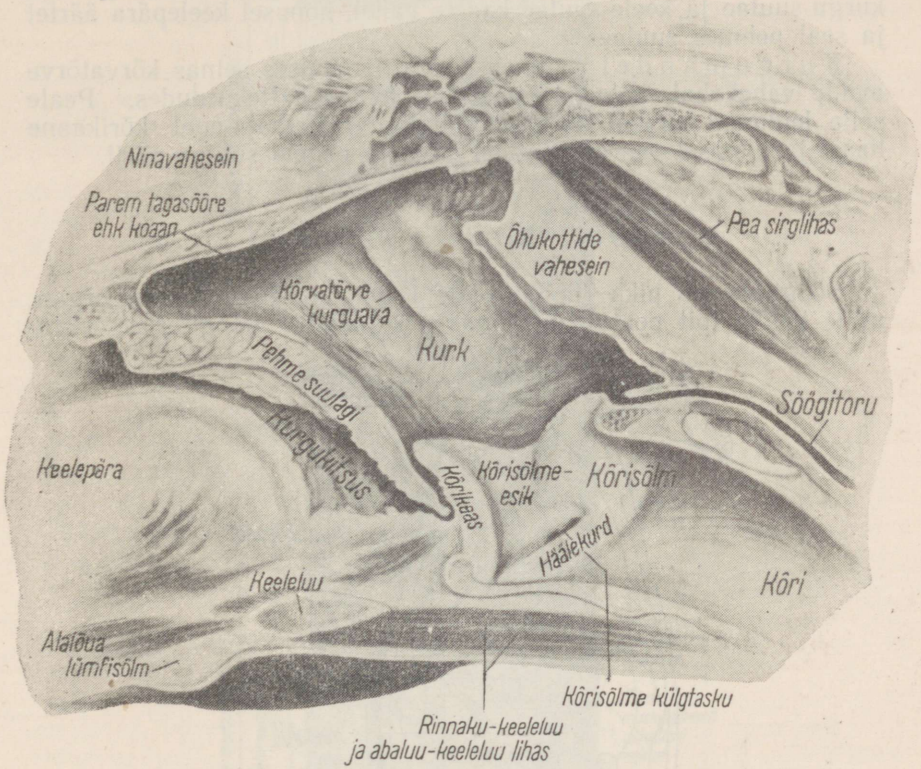
Joonis 86. Ülemiste ja alumiste purihammaste ridade vastastikune paigutus. (Orig.)

Ülemiste ja alumiste purihammaste read asetsevad seal (isognaatne hammastik) kohakuti; taimtoidulistel aga on ülemine hambakaar alumisest laiem (anisognaatne hammastik) (joonis 86).

KURK (*PHARYNX*)

Kurk on lehtritaoline limaskestaga kaetud muskulaarne organ, mis asetseb suu- ja ninakoopa taga, ulatudes kolju baasilt söögitoru ja kõrisõlme avadeni (joonis 87). Kurk kuulub üheaegselt nii seede- kui ka hingamisorganite hulka, sest tema kaudu leiavad edasipääsu nii neelatav toit kui ka sisse- ja väljahingatav õhk. Hingamisteena on ta (välja arvatud neelamismoment) alati avatud. Ümbritsevate õõnesorganitega seostub kurk seitsme ava kaudu: 1) kurgukitsus, 2) ja 3) tagasõõrmed ehk koaanid (ühendus ninakoopaga), 4) ja 5) Eustachi torude (kõrvatõrvede) avad

(ühendus parema ja vasaku keskkõrvaga), 6) söögitoru- ja 7) kõrisõlmeava. Funktsioonilt ja limaskesta ehituselt jaguneb kurk eesmiseks ning dorsaalseks n i n a o s a k s ja tagumiseks ning ventraalseks k õ r i o s a k s. Kurgu ninaosa ulatub ninakoopa pikendina koaanidest ehk tagasõõrmetest ja kolju baasilt k u r g u - s u u l a e k a a r t e n i. Nimetatud kaared, mis neelamise ajal sügavale kurgu



Joonis 87. Hobuse pikipoolitatud kurk ja selle ümbruskond.

valendikku ulatuvad, on kurgu nina- ja kõriosa piiriks. Limaskest vastab ninaosas hingamisteede ja kõriregioonis suukoopa (kutaansele) limaskestale. Neelamise ajal hingamistee sulgub ja söögitee moodustub sel viisil, et kurgupuri üles tõuseb ning kõrikaas kõrisõlme avale laskub. Seal asetseb söögitoruava peal umbne kurgu sopistis, mis maosondi kasutamist tõkestab.

Hobusel asetsevad kolju baasi, ventraalsete kaelalihaste ja kurgu taga- ning külgseinte vahel kõrvatõrvede limaskesta põietaolised sopistised — õ h u k o t i d, mis kurgupõletikkude korral sageli ühes haigestuvad, täitudes mõnikord mädaga.

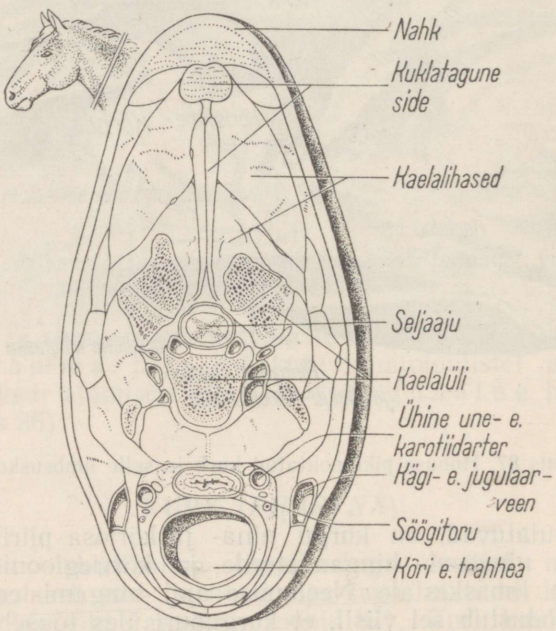
Tonsillid ehk mandlid (*tonsillae*)

Keelepäras, suulaes ja kurgus esinevaid, ümbrusest kiulise sidekoega eraldunud lümfisõlmekesi sisaldava lümforetikulaarse koe kogumikke nimetatakse tonsillideks ehk mandliteks. Keelemandel asetseb keelepäral; lambal ta puudub. Paarilised suulaemandlid paiknevad peale hobuse ja sea kurgu-suulae ja keele-suulae kaarte vahel, hobusel keelepära äärtel ja seal pehmes suulaes.

Kurgumandel paikneb kurgu dorsaalses seinas kõrvatõrve avade vahekohal, hobusel nimetatud avade kattekurdudes. Peale selle leiduvad lambal ja seal mandlid mõlemal pool kõrikaane baasi ja hobusel paaritu mandel kõva ja pehme suulae piiril.

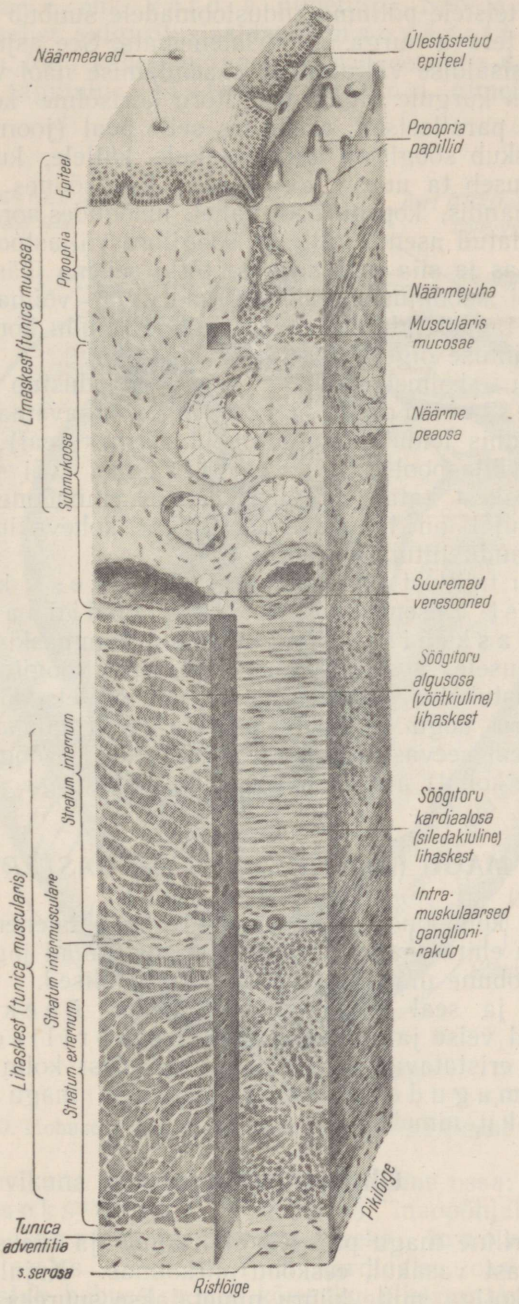
SÖÖGITORU (*OESOPHAGUS*)

Söögitoru on pikk (hobusel üle 1 m) lihaseline torujas organ, mille kaudu toit peatumatult makku suundub. Söögitorus erista-



Joonis 88. Hobuse kaela ristlõige. Lõike asukohta näitab joonis vasakul üleval.

takse paiknevuse alusel kaela-, rinna- ja kõhuosa. Et söögitoru diafragmat söögitorulahi kaudu läbides kohe (lehterjalt laienedes) makku suubub, on kõhuosa hoopis lühike.



Joonis 89. Söögitoru seina histoloogiline ehitus. (Orig.) Joonise vasakul poolel on lihaskesta osas kujutatud organi kurgupoolne ja paremal maopoolne osa.

Vastandina teistele põllumajandusloomadele suubub hobusel söögitoru makku terava nurga all ja laienemata. See asjaolu teeb sellel loomal maosisaldise väljutamise oksendamise näol võimatuks.

Järgnedes kurgule algab söögitoru kõrisõlme kohal ja kulgeb edasi kõriga paralleelselt, asetsedes selle peal (joonis 88). Kaela keskosas laskub söögitoru kõri vasakule küljele, kuid rinnaõõnde tungides tõuseb ta uuesti kõri peale. Rinnaõõnes kulgeb söögitoru keskseinandis, kopsutiibade vahel, möödudes aordikaarest paremalt. Kirjeldatud asendi tõttu on söögitoru väljastpoolt kombeldav vaid kaelaosas ja siia oma suuruse tõttu seisma jäänud toidutükke (kartuli- või söödajuurikatükkide näol) on võimalik käsikaudu uuesti suhu tagasi juhtida. Samuti on siitkaudu kontrollitav maosondi sisseviimise õige (söögitorukaudne) tee.

Söögitoru kolmekestaline sein moodustub seespoolsest kutaansest limaskestast (mille sügavamas — submukoosses — kihis leidub limanäärmeid üksnes seal), vahepealsest lihas- ja väljaspoolsest adventitsiaal- või seerooskestast. Serooskest katab söögitoru üksnes rinnaõõne postkardiaalses osas; mujal on ta naaberorganitega kohevakiulise adventitsiaalkesta kaudu liitunud (joonis 89).

Söögitoru talitlust kandev tugev lihaskest koosneb tsirkulaarsest (sisemisest) ja longitudinaalsest (välimisest) lihaskihist. Kiudude suund kummaski kihis ei vasta täiesti nimetusele, sest nad asetsevad, eriti söögitoru algusosas, üksteisele vastukäiva suunaga spiraalselt. Mäletsejalistel on lihaskest söögitoru kogu ulatuses vöötkiuline (punaka värvusega); hobusel ja seal seevastu asendub vöötlihaskude söögitoru lõpposas (kõriharguse kohal) aegamööda silelihaskiududega.

MAGU (*VENTRICULUS* ehk *GASTER*)

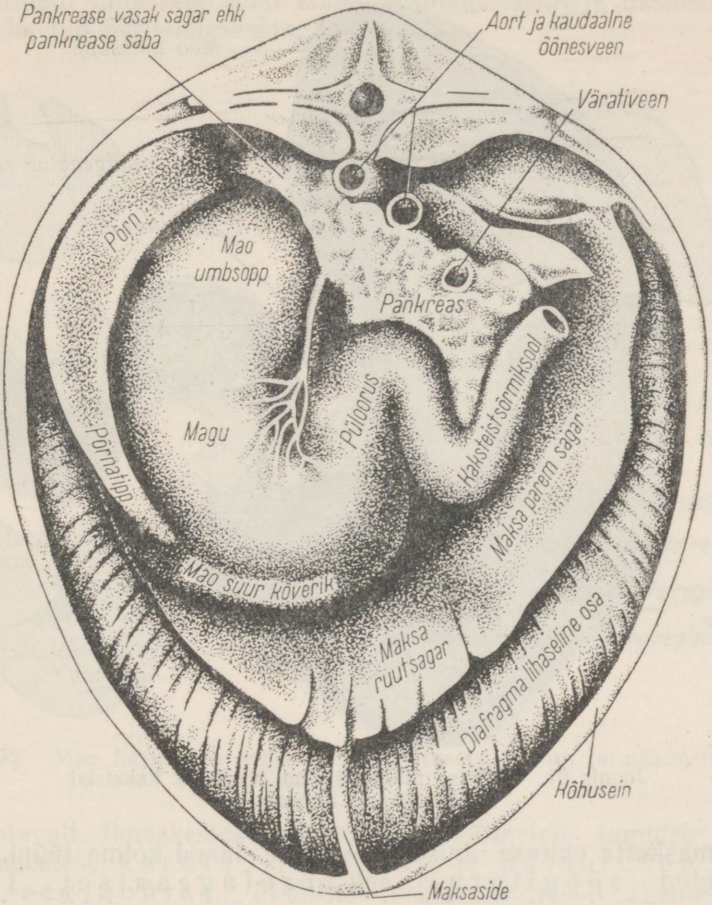
Magu on kõhuõõnes asetseva seedekanali laienenud algusosa, mille kuju ja ehituse alusel põllumajandusloomad jagunevad kahte rühma: 1) hobune ning siga ja 2) mäletsejalised.

Hobusel ja seal on ainuõõneline ehk ühekambriline magu, kuid veise ja lamba mitmekambrilises maos on välispidiselt eristatavad neli alaosa, milledest kolm eesmist kannavad eesmagude ja soolde üleminev magu pärismao ehk libediku nimetust.

Ühekambriline magu

Ühekambriline magu paikneb diafragma ja maksa tagaküljel, mediaanpinnast vasakul, eeskõhu piirkonnas. Kujult sarnaneb ta kõverdunud kotiga, mille küüru nimetatakse suureks kõverikuks ja söögitoru ning mao lõpposa vahel asetsevat nõgusat seina väikeseks kõverikuks. Söögitoru makku suubumise koht kan-

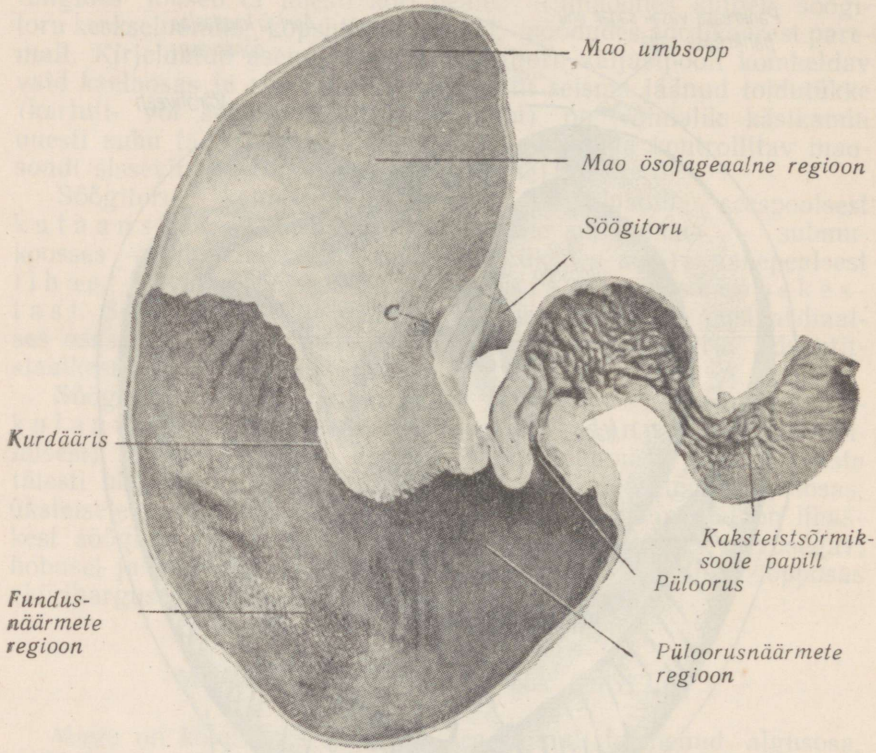
nab maolävе ehk kardia nimetust. Soolde avaneb magu tugevat lihaselist sulgurit sisaldava maovärati ehk püloorruse kaudu. Mao kahest pinnast kannab eesmine diafragmapinna ja tagumine vistseraapinna nimetust (joonised 90 ja 91).



Joonis 90. Hobuse magu, maks, põrn ja pankreas tagant vaadatuna.

Magu tervikuna jaotatakse tavaliselt kolme ossa: vasakpoolseks kardiaalseks osaks, keskmiseks maopõhjaks ehk fundaalseks osaks ja parempoolseks maovärati- ehk pülooriliseks osaks. Piiri kardiaalse osa ja maopõhja vahel märgistab hobusel suure kõveriku piirkonnas nähtav madal ringjas nõgu ehk soonis ühest küljest ja söögitoru suubumise paik vastasseinas. Hobusel nimetatakse mao kardiaalset osa sageli

ka umbsopiks. Seal asetseb mao kardiaalses osas söögitoru suubumise paigast vasakul umbes rusikasuurune maoseina väljasopistis — mao divertiikul. Mao põhja ja maovärati ala piiri märgistab mao väikese kõveriku kohal asetsev lõhetaoline süvend, mis on tekkinud maoseina sissesopistumisest mainitud piirkonnas.

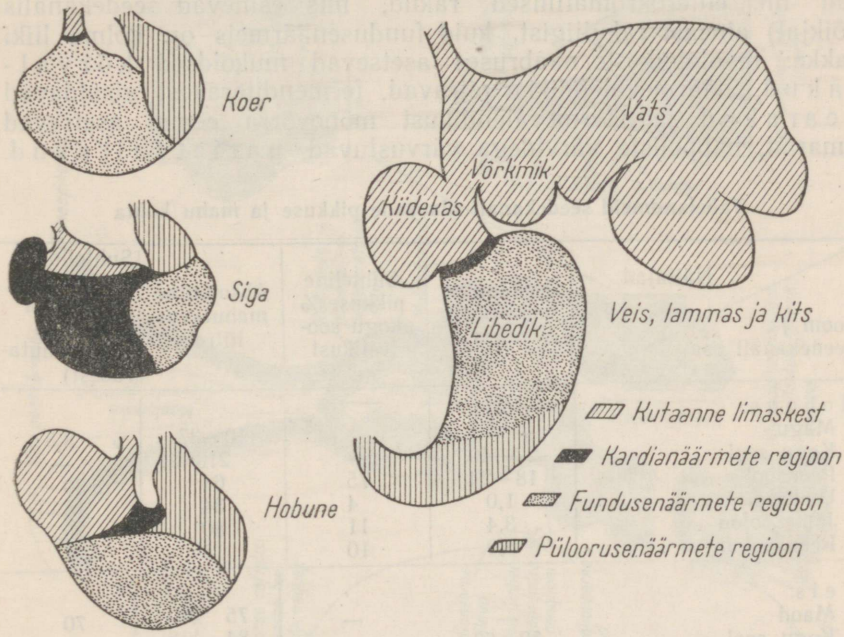


Joonis 91. Hobuse pikipoolitatud magu ja kaksteistsõrmiksoole algusosa.

Limaskesta ehituse alusel jaotatakse maod kolme tüüpi. Niinimetatud söögitoru- ehk ösofageaalset tüüpi magu (mis koduloomadel ei esine) on kogu ulatuses kaetud näärmetevaba nahkja ehk kutaanse limaskestaga. Teises, soole- ehk intestinaalset tüüpi maos (inimesel, koeral, kassil jt.) esineb mao kogu ulatuses näärmeid sisaldav pärislimaskest. Kolmandas, vahepealses, ösofagointestinaalses maos, mis esineb hobusel ja seal, on osa maost kaetud nahkja ja teine osa näärmelise pärislimaskestaga, kusjuures nahkja limaskestaga kaetud ala maost nimetatakse söögitoru- ehk ösofageaalseks osaks ja pärislimaskestaga kaetud ala soole- ehk intestinaalseks osaks.

Sitke koetusega ja heleda näärmetu nahkja limaskestaga kaetud söögitoruosa katab hobusel mao kogu kardiaalset ala (umbes kaks viiendikku mao kogupinnast) ja lõpeb pärislimaskesta piiril sakilise kurdäärisega (joonis 91).

Seal esineb kutaanne limaskest umbes peopesasuurusel alal söögitoru suubumise paiga ümbruses. Mäletsejalistel katab nahkjas ja näärmetu limaskest kõiki kolme eesmagu üleni ja üksnes libedik on kaetud pärislimaskestaga.



Joonis 92. Mao limaskesta jagunemine limaskesta ehituse ja näärmete iseloomu alusel.

Vastavalt limaskestas esinevatele näärmetele jaguneb mao pärislimaskest kardia-, funduse- ja pülоorusenäärmete regiooniks. Mainitud regioonide piirid (joonis 92) on määratavad vaid mikroskoopilise uurimise teel ja mao välispidiselt teostatavate jaotustega on nende ühtimine ainult osaline. Makroskoopiliselt eristub fundusenäärmete regioon kardia- ja pülоorusenäärmete regioonist vaid mõnevõrra suurema paksusega ja punakama (tumedama) värvusega.

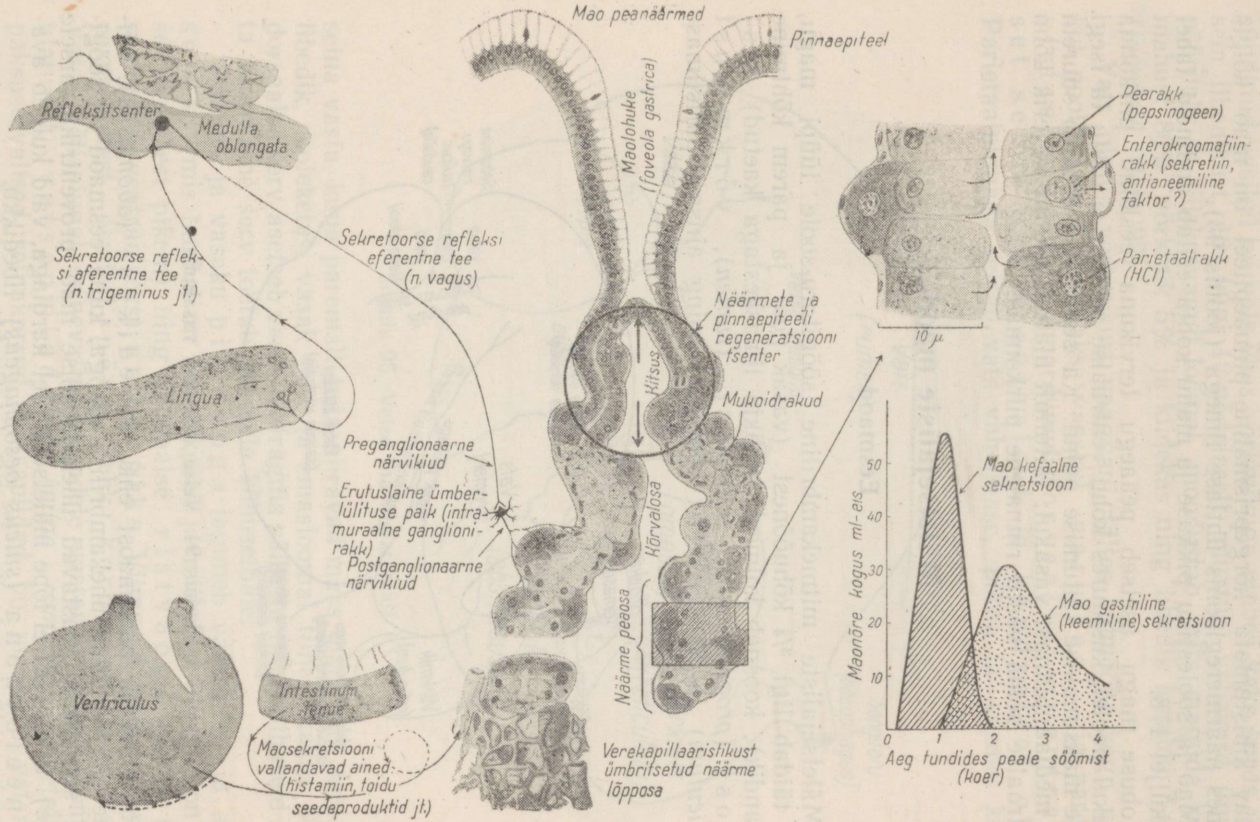
Mao pärislimaskesta pinnal asetsevad ja isekeskis võrgukujuliselt liituvad vaod jagavad limaskesta sisepinna korrapäratult kandilisteks väljakesteks ehk areoolideks. Areoolide pinnal, aga ka nendevahelistes vagudes asetsevad (pülоoruse suunas süvenevad) mikroskoopilised süvendid — maolohuke-

sed, millede põhja avaneb erinev arv (üks kuni mitu) maonäärmeid.

Nii kardia-, funduse- kui ka püloorusenäärmed on hargnenud torunäärmed. Nendest fundusenäärmeid iseloomustavad võrdlemisi sirge kulg ja väga tihe paigutus. Püloorusenäärmete lõpposad on enamasti väänilised ja rikkalikuma sidekoe varal üksteisest eraldatud. Veelgi üksikasjalisemalt võimaldab nimetatud maonäärmete liike üksteisest eraldada neid moodustavate rakkude iseloom. Kardia- ja püloorusenäärmed koosnevad (välja arvatud nn. enterokromafiinsed rakud, mis esinevad seedekanalis kõikjal) ainsast rakuliigist, kuid fundusenäärmeis on kolme liiki rakke: maolohukeste naabruses asetsevad mukoidsed kõrvalrakud, näärmevalendikku piiravad, fermenditerakesi sisaldavad pearakud ja näärmevalendikust mõnevõrra eemal asetsevad ümarad, happeliste värvidega värvustuvad parietaalrakud.

Tabelandmeid seedekanali alaosade pikkuse ja mahu kohta

Näitajad / Loom ja seedekanali osa	Absoluutne pikkus m-eis	Suhteline pikkuse % kogu soolestikust	Absoluutne mahutavus liitreis	Suhteline mahutavus (% mao ja soolestiku kogumahutavusest)
Hobune:				
Magu	—	—	10—37	8,5
Kogu sool	22—40	—	210	—
Peensool	18—24	75	64	30
Umbsool	1,0	4	34	15
Jämekoolon	3,4	11	80	38
Peenkoolon	3,0	10	15	7
Veis:				
Maod	—	—	75 240	70
Kogu sool	39—63	—	84 118	—
Peensool	32—49	81	66	18
Umbsool	0,9	2	10	2,8
Koolon	10	17	28	8
Lammas:				
Maod	—	—	16—30	
Kogu sool	20—42	—	15	
Peensool	17—34	80	9	20,4
Umbsool	0,4	1	1	2,3
Koolon	6,2	19	4,6	10,4
Siga:				
Magu	—	—	4,5—6	29,2
Kogu sool	22—24	—	24 - 32	—
Peensool	17—19	78	11—13,6	33,5
Umbsool	0,2	1	1— 2	5,6
Koolon	4,3—5	21	5 - 10	31,7



Joonis 93. Mao fundusenäärmete ehituse, innervatsiooni ja sekretoorse talitluse skeem. (Orig.)

Viimastele omistatakse soolhappe valmistamist ja pearakkudele valku lõhustava fermendi — pepsiini — produtseerimist. Lima valmistav kihistumata kõrgeprismaline pinnaepiteel on mao kõigis kolmes näärmeregioonis ühtlase ilmega (joonis 93).

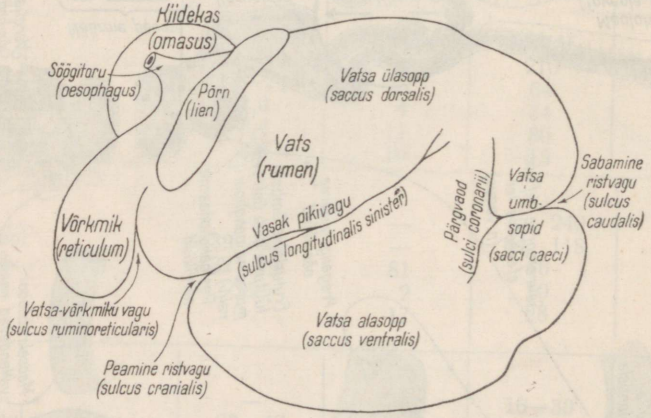
Mao ja soolestiku pikkuse ja mahu kohta esitab andmeid tabel leheküljel 178.

Hobuse magu asetseb peaaegu tervikuna eeskõhu piirkonna vasakul poolel, kusjuures kõhu ventraalse seinani ei ulatu ta isegi mitte maksimaalse täitumise puhul. Ka sea maost asetseb suurem osa mediaanpinnast vasakul; täitunult ulatub ta suur kõverik kõhu ventraalse seina vastu rinnalehe piirkonnas.

Mäletsejaliste maod

Eesmaod

Mäletsejaliste mitmekambriline söögitoru-soole tüüpi magu, mis täidab ligi 3/4 kõhuõõnest (vasak pool ja pärem kõhtmine neljandik), koosneb kolmest (nahkja limaskestaga kaetud) eesmaost (*proventriculi*): vatsast (*rumen*), võrkmikust (*reticulum*) ja kiidekast (*omasus*), ning ainsast pärislimas-



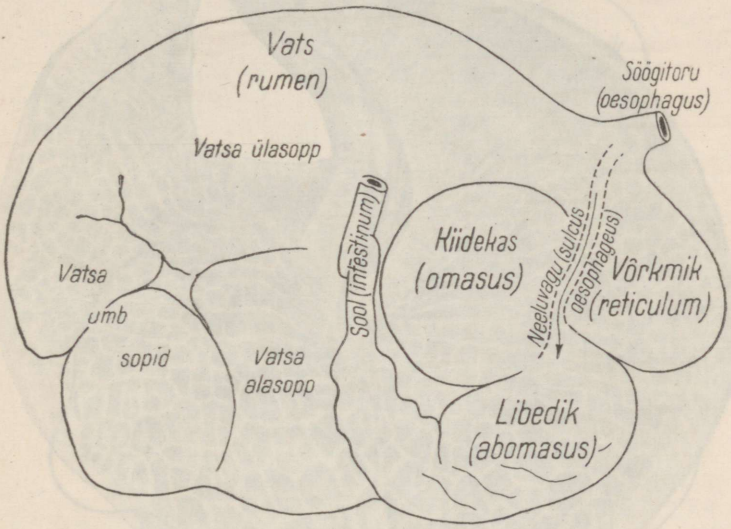
Joonis 94. Veise eesmaod vasakult.

kestaga kaetud pärismaost ehk libedikust (*abomasus*). Viimane on võrreldav ühekambrilise maoga, kuna eesmaod on söögitoru sopistised (vastavad ühekambrilise mao proventrikulaarsele osale). Söögitoru ei lõpe mäletsejalistel kardiaga, vaid kulgeb avatud neeluvaona (*sulcus oesophageus*) libedikku.

Mäletsejaliste magude maht varieerub seoses looma vanuse ja suurusega. Keskmise suurusega täiskasvanud veisel võr-

dub see 120—160, suurtel loomadel 160—240 ja väikestel 75—120 liitriga. Lamba vatsa maht on 13 kuni 23 liitrit. Vastsündinud vasikal on vats ühes võrkmikuga umbes kaks korda väiksem libedikust, 10- kuni 12-nädalaselt muutub vahekord ümberpöörduks ja täiskasvanud loomal moodustab vats magude kogumahust 80%, võrkmik 5% ja kiidekas ning libedik kumbki 7—8% (joonised 94 ja 95).

Vats ulatub võrkmikust vaagnani, täites kõhuõõne kogu vasakut poolt. Temas eristatakse vasakut parietaal- ja paremat vistseraalpinda, ümardunud dorsaalset ja ventraalset serva ning kraniaalset ja kaudaalset otsa. Parietaalpinnaga seisab vats vahelihase, põrna ja vasaku kõhu-



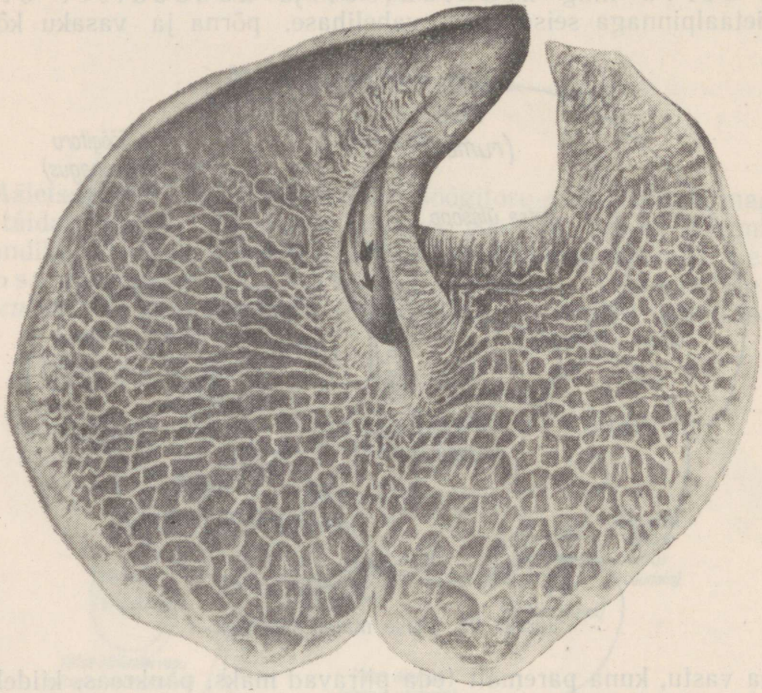
Joonis 95. Veise maod paremalt.

seina vastu, kuna paremalt teda piiravad maks, pankreas, kiidekas, libedik, sooleketas, vasak neer ja emasloomal tiine emakas. Vatsa dorsaalne serv asetseb vastu diafragma sääri ja nimmelihaseid ning ta ventraalne serv toetub pehmele kõhuseinale.

Parema ja vasaku pikivaoga jaguneb vats üla- ja alasopiks (mis lambal on ühepikkused ja milledest ülemine on veisel alumisest pikem) ning kaudaalse ristvaoga kaheks (dorsaalseks ja ventraalseks) umbsopiks. Viimased eralduvad vatsa eespoolsetest osadest pärg- ehk koronaarvagudega. Vatsa välispinnal esinevatele vagudele vastavad vatsa sisemusse ulatuvad, vatsapiitadeks (*pilae ruminis*) nimetatavad paksuservalised seinakurrud. Vatsapiidad on mainitud vatsasoppide seespoolseteks eraldajateks. Piitade nimetused ühtivad nende kohal asetsevate vagude nimetustega (kraniaalne ja kau-

daalne vatsapiit, parem ja vasak pikipiit ja pärg- ehk koronaarpiidad). Neist kõige tugevamad (kõrgemad) on kraniaalne ja kaudaalne vatsapiit; vatsa pikivagude suunas nad kord-korrait madalduvad.

Vatsa tumepruuni värvusega limaskesta sisepind on kaetud tihedalt üksteise kõrval asetsevate keele- või lehekujuliste vatsahattudega, millede pikkus on kõige suurem soppide põhjas (lambal kuni 5 mm ja veisel kuni 10 mm). Vatsapiitade suunas muutuvad hatud väiksemaks ja piitade heledatel servadel nad kaovad peaaegu hoopis.

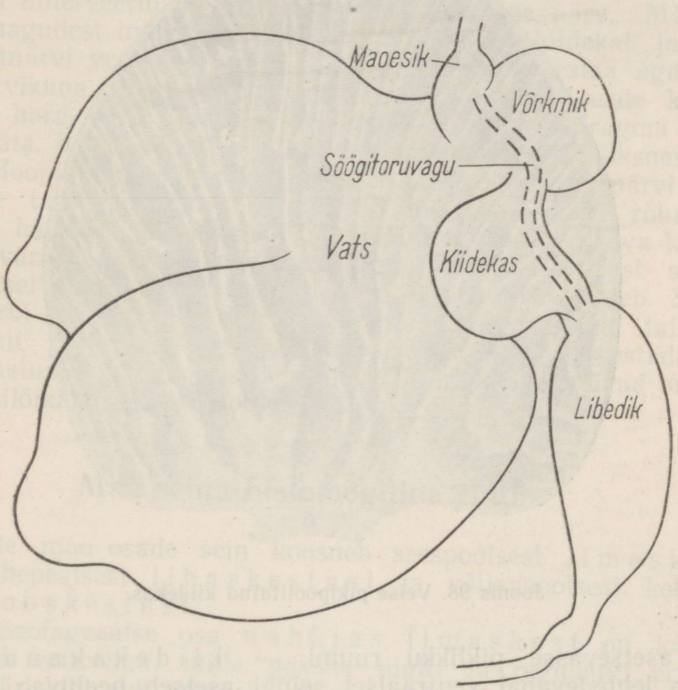


Joonis 96. Veise lahtilõigatud võrkmiku sisepind. Nool asetseb söögitoru (neelu-) vaos.

Võrkmik. Mediaanpinna poolt poolitatud võrkmik on eesmagudest kõige väiksem ja kõige kraniaalsema asendiga; rinnaõõnes asetsevast südamest on ta vaid paari sentimeetri võrra eraldunud. Tagapool asetsevast vatsast eraldab teda perpendikulaarne vatsa-võrkmiku kurd ehk piit, mille kohal väljaspool asetseb vatsa-võrkmiku vagu. Vatsa-võrkmiku piida kohal ühenduvad mõlemad eesmaod avara vatsa-võrkmiku avause kaudu. Võrkmiku sisepinnal esinevad õhukesed, kuid suhteli-

selt kõrged (umbes 1 sm) limaskesta kõrgendid — võrkmikuliistud, mis isekeskis liitudes moodustavad 4- kuni 6-küljelisi võrkmikukanne. Kogu organi sisepind on seetõttu kärgja ilmega (joonis 96).

Maoesik. Söögitoru avaneb võrkmiku ja vatsa vahekohal asetsevasse lehtrikujulisse ruumi — maoesikusse ehk viskemakku (joonis 97). Mitmed autorid kirjeldavad teda iseseisva (neljanda) eesmao osana, sest et funktsionaalselt ta seda ongi. Tema talitluslik omapära avaldub mao kontraktsioonide jälgimisel röntgenipildis või magu innerveeriva uitnärvi ärritamisel katseloomal. Maoesiku tugevate kontraktsioonide toimel paisatakse tema

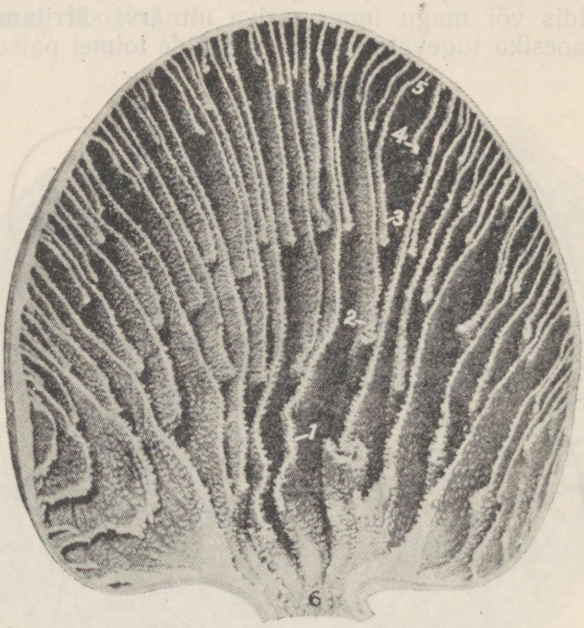


Joonis 97. Mäletsejaliste maod.

sisaldis 1—2 korda minutis võrkmikku ja võrkmikust vastassuunaliselt uuesti tagasi. Surnud loomal läheb maoesik ilma märgatava piirita üle võrkmiku ja vatsa seinaks.

Kiidekas. Külgedelt veidi kokkulitsutud kerajas kiidekas asetseb mediaanpinnast paremal, ligikaudu 9.—12. rinnalüli kohal, dorsaalselt võrkmikust ja libedikust. Parempoolse pinnaga ulatub ta vastu diafragmat ja maksa ning vasaku pinnaga vastu vatsa. Tema sissepääsu- ja väljumisava asetsevad nõgusal ventraalsel serval teineteise läheduses.

Kiideka selgmisest seinast ja külgedelt väljuvad õhukesed, korrapärase asendiga ja erineva laiusega limaskesta (osaliselt ka lihaskestast moodustunud) kurrud — kiidekalehed, millede arv on veisel ligikaudu 100 ja lambal 80. Kõrguse alusel jagunevad kiidekalehed veisel 4 liiki (joonis 98). Lehtede küljed on kaetud väikeste tugevate näsadega rasplitaoliselt. Kiidekalehtede vahel asetsevad kiidekakambriteks nimetatavad pilujad ruumid, mis avanevad lehtede vabade servade ja kiidekaseina



Joonis 98. Veise pikipoolitatud kiidekas.

vahel asetsevasse piklikku ruumi — kiidekakanalisse. Kiideka lehtedevabal ventraalsel seinal asetseb neeluvao jätkuna külgkurdude ehk huulte poolt piiratud umbes 10 sm pikkune kiidekavagu, mis ühendab mõlemapoolseid kiidekaavasid ja on teeks vedelike transpordil söögitorust libedikku.

Libedik paikneb pikliku pirnja moodustisena ventraalsel kõhuseinal, vatsast ja võrkmikust paremal. Suure kõverikuga asetseb ta vastu paremat kõhuseina ja väikese kõverikuga vastu kiidekat ja soolestikku. Libediku püloorusepoolne ahenenud lõpposa tõuseb üles ja ette. Libedikku katab kogu ulatuses kardia-, fundus- ja püloorusenäärmeid sisaldav limaskest, mis organi algusosas moodustab 13—14 kõrget (kuni üle 10 sm), pülooruse suunas madalduvat spiraalkurdu.

Eesmagudel on suur taastekkimis- (regeneratsiooni-) võime.

Kui kahe- kuni neljanädalastel kitsetalledel vats või kiidekas operatiivselt kõrvaldada, kasvavad need peaaegu endises suuruses ja ehituses uuesti, kusjuures koresööt soodustab eesmagude arengut noortel loomadel.

Neeluvagu. Söögitoru jätkub avatuna kardiast ja kulgeb veidi spiraalsena ventraalsuunas mööda maoesiku ja võrkmiku paremat seina kiidekasse (pikkus 18—20 sm). Spiraalse paigutuse tõttu vaatavad algul taha suunatud neeluvao huuled vao lõpul ettepoole. Neeluvao huuled võivad toruks sulguda ja selliselt vedelat toitu (piima) ja vett söögitorust otse libedikku juhtida ainult noorel loomal.

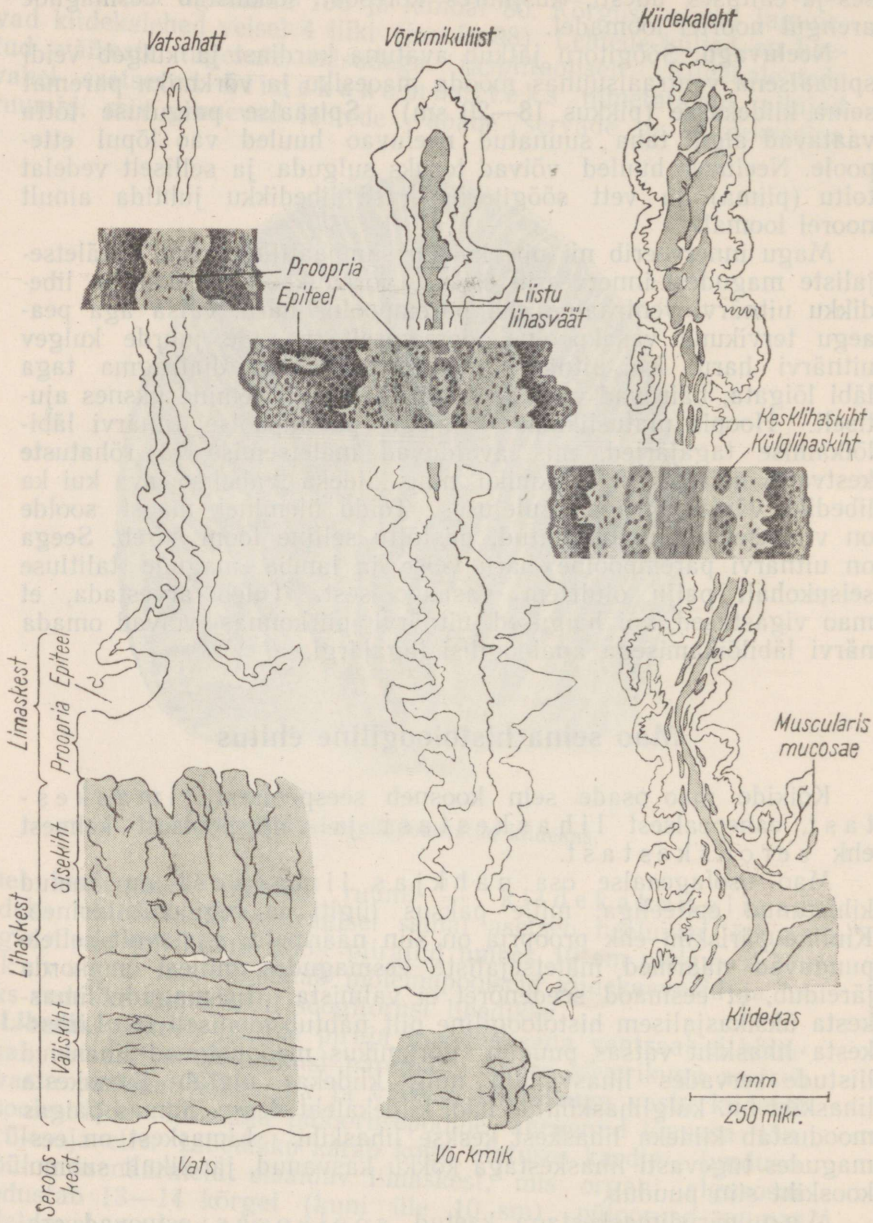
Magu innerveerib nii uit- kui ka sümpaatiline närv. Mäletsejaliste magudest innerveerib esikut, võrkmikku, kiidekat ja libedikku uitnärvi ventraalne ehk parempoolne haru, vatsa aga peaaegu tervikuna vasakpoolne, dorsaalselt magude juurde kulgev uitnärvi haru. Kui uitnärvi vasakpoolne haru diafragma taga läbi lõigata, häiruvad vatsa liigutused ja mäletsemine üksnes ajutiselt. Hoopis ulatuslikumad on aga parempoolse uitnärvi läbilõikamise tagajärjed, mis avalduvad mäletsemise ja röhatuste kestvates häiretes ja võrkmiku ning kiideka vahelise ava kui ka libediku värati püsivas suletuses. Toidu üleminek maost soolde on viimasel puhul tõkestatud, mistõttu selline loom sureb. Seega on uitnärvi parempoolne haru veise ja lamba magude talitluse seisukohalt palju olulisem vasakpoolsest. Tuleb arvestada, et mao vigastused või haigused uitnärvi piirkonnas võivad omada närvi läbilõikamisega analoogilisi tagajärgi.

Mao seina histoloogiline ehitus

Kõikide mao osade sein koosneb seespoolsest limaskestast, vahepealsest lihaskestast ja väljaspoolsest kelmest ehk seerooskestast.

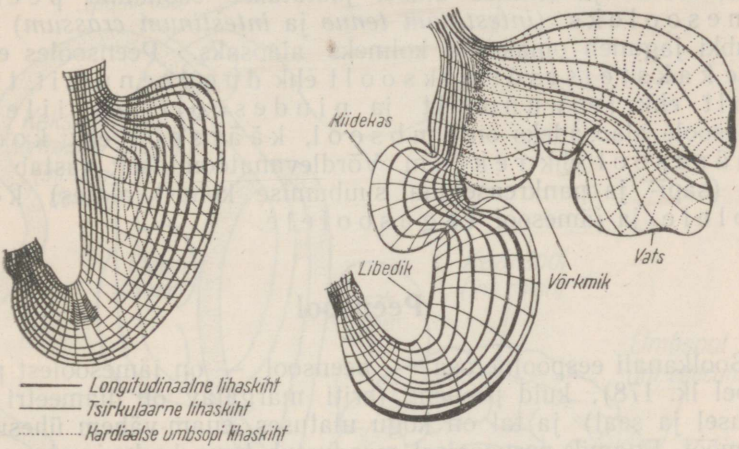
Mao ösofageaalse osa nahkjas limaskest on kaetud kihistunud epiteeliga, mille paksus liigiti ja regiooniti erineb. Kiuline päriskiht ehk proopria on siin näärmetu; vastavalt sellele puuduvad näärmed mäletsejaliste eesmagudes, millest omakorda järeldub, et eesmaod seedenõret ei valmista. Eesmagude limaskesta üksikasjalisem histoloogiline pilt nähtub jooniselt 99. Limaskesta lihaskiht vatsas puudub. Võrkmikus moodustavad lihaskiud liistude servades lihasväädid ning kiidekas ulatub limaskesta lihaskiht nn. külglihaskihtide näol kiidekalehtedesse. Samas paigas moodustab kiideka lihaskest keskse lihaskihi. Limaskest on eesmagudes tugevasti lihaskestaga kokku kasvanud, järelikult submukooskiht siin puudub.

Mao pärislimaskestaga kaetud sooleosas esinevad arenenud limaskesta lihaskiht ja suhteliselt paks submukoosa. Siinses limaskestas esinevaid näärmeid oleme iseloomustanud eespool.



Joonis 99. Veise eesmagude seina ja limaskesta kõrgendite histoloogiline ehitus. (Orig.)

Siledakiuline lihaskest koosneb ühekambrilises maos väljaspoolsest longitudinaalsest ja seespoolsest tsirkulaarsest kihist. Üksnes kardiaosas lisandub nimetatule kõige seesmisemana põikkiudude kiht. Vatsas ja võrkmikus, mis on välja arenenud ühekambrilise mao kardiaalse umbsopi edasise laienemise teel, on põikkiududest arenenud seesmine lihaskiht. Kiudude suund on siin ülekaalukalt vertikaalne, peamiste piitade suhtes perpendikulaarne. Väliste lihaskihtide kiud paiknevad siin enam-vähem horisontaalselt. Kiideka ja libediku lihaskest moodustub seespoolsest tsirkulaarsest ja väljaspoolsest longitudinaalsest lihaskihist. Põiklihaskiht siin puudub (joonis 100).



Joonis 100. Lihaskiudude kulg lihtmao (vasakul) ja liitmao (paremal) seinas. Tsirkulaarne lihaskiht asetseb sees- ja longitudinaalne väljaspool.

Seerooskest koosneb kihistumata lame-epiteelist ja kiulisest päriskihist. Ta asendub kohevakoelise adventitsiaalkestaga paikades, kus magu on naaberorganitega kokku kasvanud.

Lihaskestas (lihaskihtide vahel) ja submukoosas asetsev (ganglionirakke sisaldav) seinasisene närvipõimik tagab magude liikumise automaatsust. Uit- ja sümpaatilise närvi vahendusel allub ta kesknärvisüsteemi reguleerivale toimele.

SOOLKANAL

Soolkanal on seedetrakti kõige pikem, püloorusest algav ja pärakuga lõppev osa, mis (välja arvatud mäletsejalised) täidab enamikku kõhuõõnest. Tema pikkus ja üksikosade areng sõltuvad looma toitumise laadist. Suhteliselt kõige pikem sool on mäletsejalistel, vahepealne hobusel ja seal ning kõige lühem lihatoidulistel.

Viimaste soolkanal ületab keha pikkust 5-, hobusel 10—12-, seal 12—15-, veisel umbes 20- ja lambal umbes 25-kordselt. On selgunud, et elava looma sool moodustab surnud looma soole pikkusest vaid ühe kolmandiku.

On arusaadav, et soolkanali pikkus ei võimalda talle kõhuõõnes sirget kulgu; kõikidel loomadel on soolte kulg kõhuõõnes väänileline, kuid seejuures ometi korrapärane ja igale loomale karakteerne. Sooled kinnituvad dorsaalsele kõhuseinale kõhukelme kaksiklehe — keskmete ehk mesenteeriumi abil. Vähemal määral seostuvad nad isekeskis ning osaliselt on nad kõhuseinaga seotud ka kohevakiulise sidekoe varal.

Diameetri ja ehituse alusel jaotatakse soolkanal peen- ja jämesooleks (*intestinum tenue* ja *intestinum crassum*) ning kumbki jaguneb omakorda kolmeks alaosaks. Peensooles eristatakse kaksteistsõrmiksoolt ehk duodeenumit, tühisoolt ehk jejuunumit ja niudesoolt ehk iileumi. Jämesoole alaosadeks on umbsool, käärsool ehk koolon ja pärasool ehk rektum. Võrdlevanatoomiliselt vastab peensool (sapi- ja pankreasejuha suubumise kohast alates) kesksoolele ja jämesool tagasoolele.

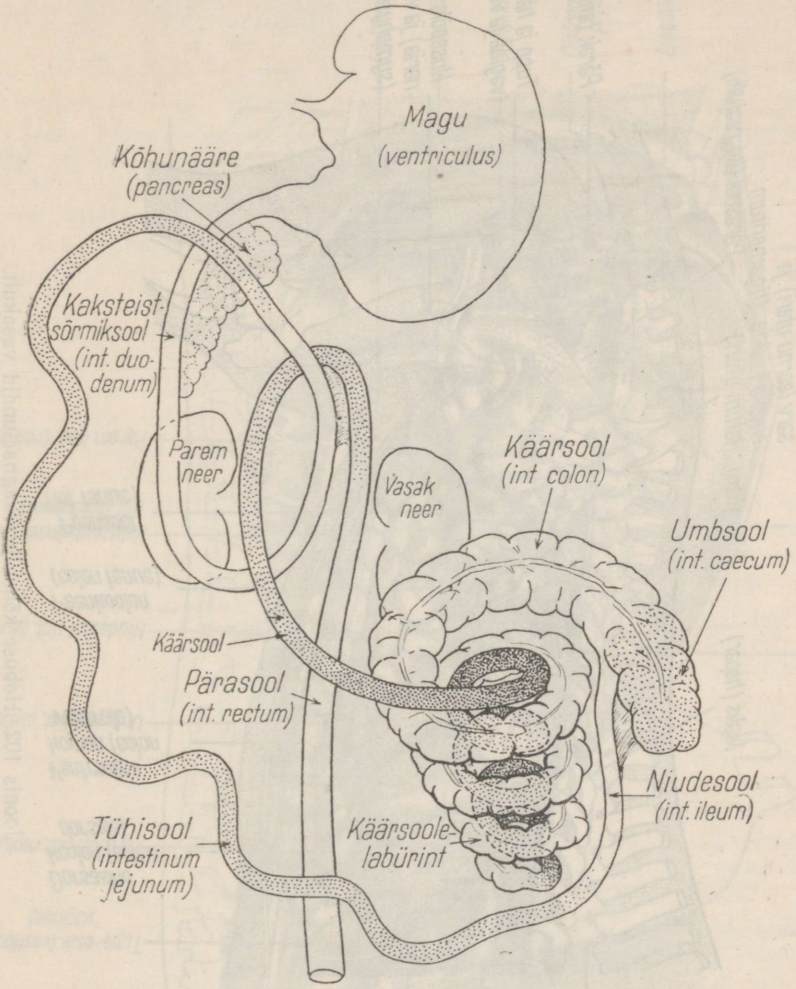
Peensool

Soolkanali eespoolne osa — peensool — on jämesoolest pikem (tabel lk. 178), kuid peenem (eriti märgatav on diameetri vahe hobusel ja seal) ja tal on kogu ulatuses enam-vähem ühesugune läbimõõt. Enamik peensoolest moodustub tema keskmisest osast — tühisoolest. Peensoole algus- ja lõpposa (duodeenum ja iileum) on lühikese mesenteeriumiga ja seetõttu ka kindla paigutuse ehk kuluga kõhuõõnes. Tühisool seevastu kinnitub (peale mäletsejaliste) pikale mesenteeriumile, mis võimaldab temale ulatuslikku nihkumist paigast teise. Mäletsejalistel on tühisoole lingud tihedasti seostunud käärsoole kettaga ehk labürindiga. Piirjoone peensoole alaosade vahel määrab mitte soolkanali enda iseloom või ehitus, vaid tema seos keskmetega ja tema topograafiline asend (joonis 101).

Kaksteistsõrmiksool asetseb maost väljudes maksa tagapinnal, kulgedes hobusel paremale, üles ja taha ning moodustades seejuures s-taolise koolu, milles duodeenumisse suubuvad maksa- ja pankreasejuhad. Parema neeru tagaserva kohal kraniaalse ja kaudaalse keskmete juure vahelt vasakule suundudes läheb duodeenum hobusel ja seal märkamatult üle tühisooleks. Mäletsejalistel tuleb duodeenum niudeluu tiiva piirkonnast uuesti maksa juurde tagasi, minnes siin üle tühisoolde.

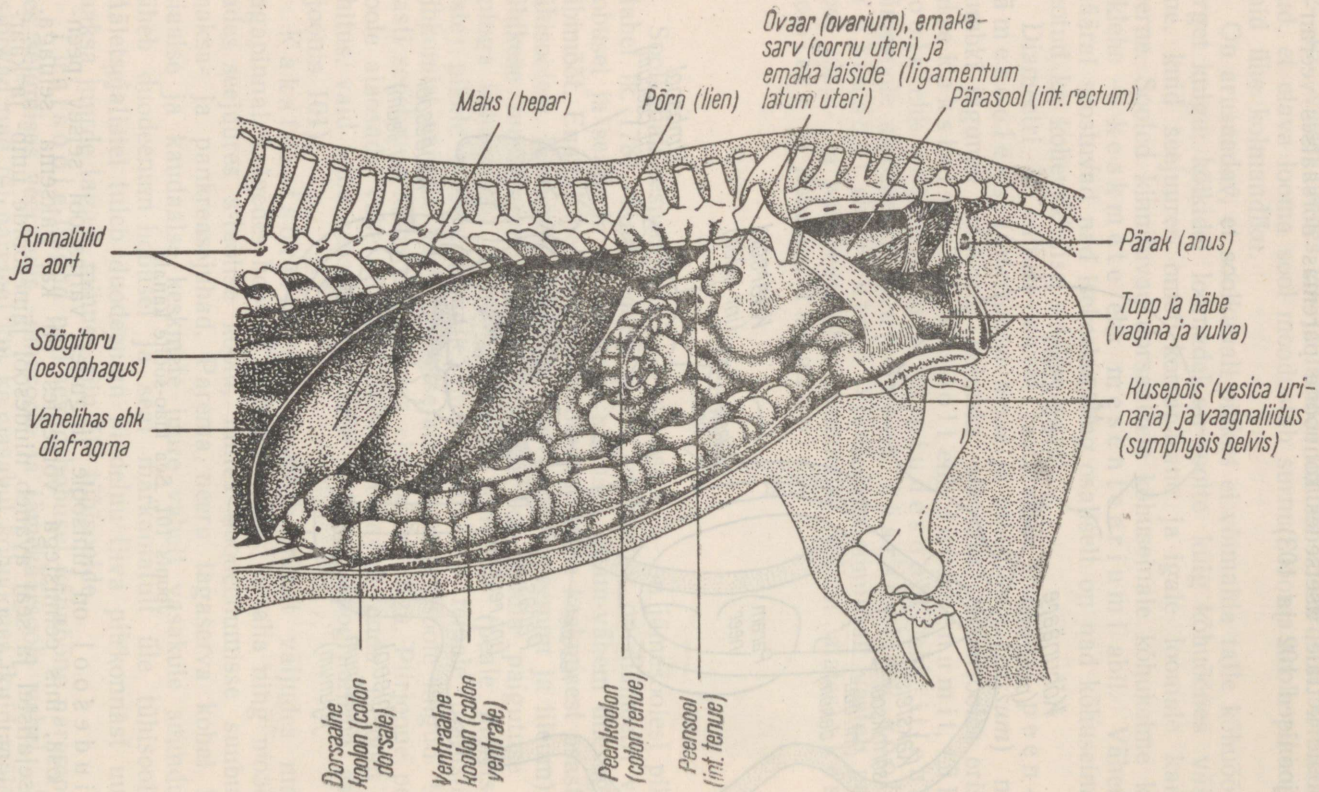
Tühisoole lingud paiknevad hobusel kõhuõõne parempoolses selgmises veerandis, umbsoole ja jämekäärsoole vahel. Seal esinevad nad nii paremal kui ka vasakul kõhuõõnes, kuid mäletse-

jalistel on nad tiheda väänilise massina kinnitunud poolkaares käärsoole kettale, asetsedes kõhuõõne paremas dorsaalses veerandis (joonised 102 ja 103).

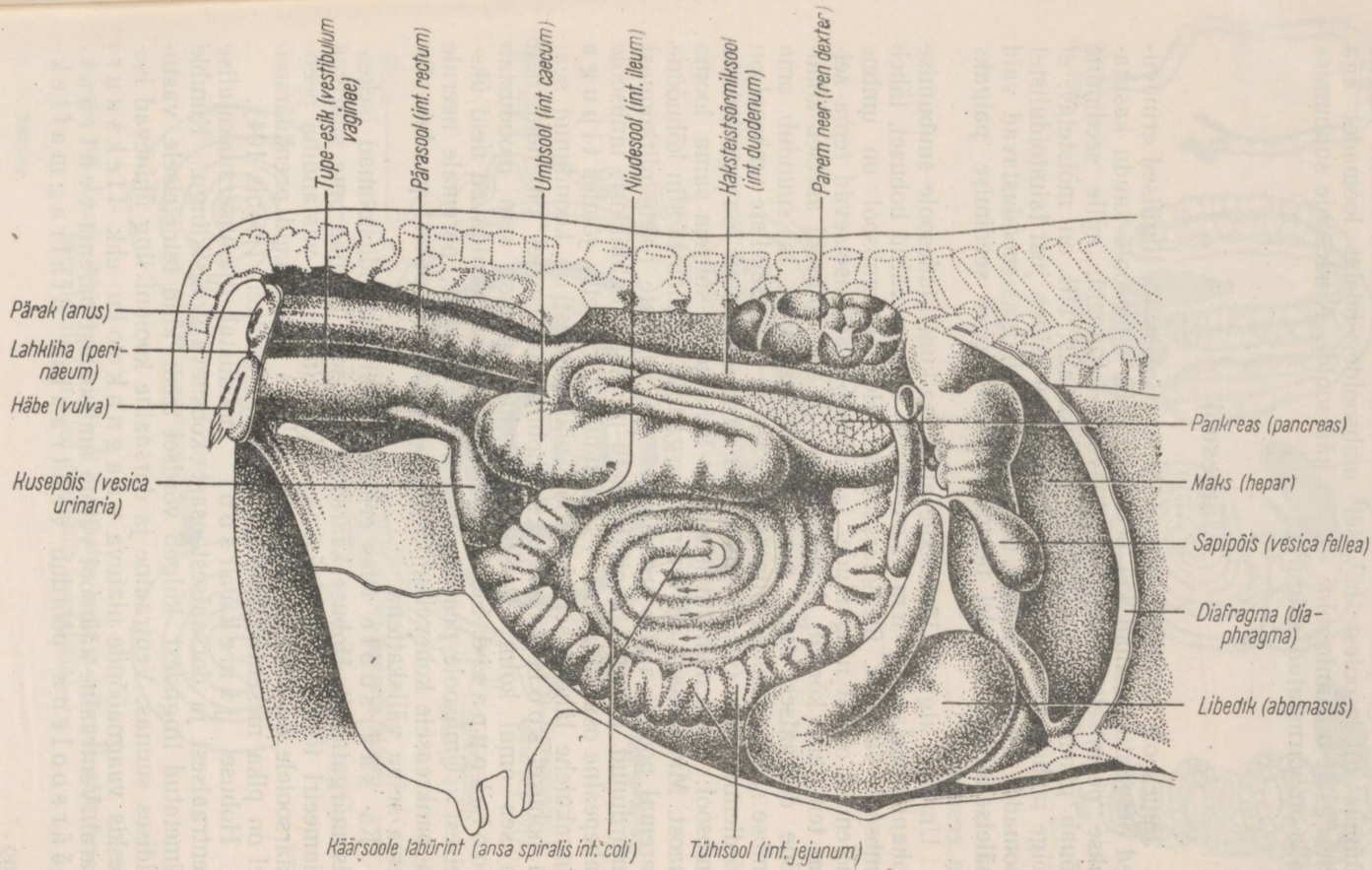


Joonis 101. Sea mao-soolte kanal.

N i u d e s o o l on tühisoole lingudest väljaspool seisev peensoole osa, mis eelmistega võrreldes on ka paksema seinaga. Mäletsejalistel ja seal avaneb niudesool jämesoolde umb- ja käärsoole piiril, hobusel aga umbsoolde selle väikese kõveriku kohal.



Joonis 102. Hobuse kõhu- ja vaagnaelundid vasakult.



Joonis 103. Lehma kõhu- ja vaagnaelundid paremalt.

Temaga kõrvuti paikneb käärsoole suue. Vastavalt sellele valgub küümus niudesoolest hobusel umbsoolde, teistel loomadel aga üheaegselt nii umbsoolde kui ka käärsoolde. Niudesoole suubumise paik on varustatud sulguriga.

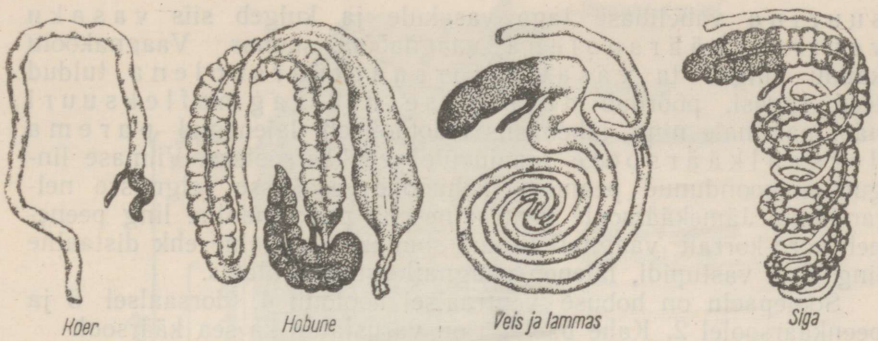
Jämesool

Jämesoole mahu, pikkuse, välimuse ja asendi liigilised erinevused on ulatuslikumad kui peensoolel. Et jämesoole kaudu kasutatakse peamiselt raskesti seeditavaid toitaineid, mille seedimine nõuab pikemaajalist viibimist seedekanalis, siis on mõistetav, et kõige mahukam ja kõige pikem jämesool esineb just taimtoidulistel loomadel. Teatava erandi taimtoiduliste hulgas moodustavad vaid mäletsejalised, kelledel peamiseks tselluloosi seedimise paigaks on eesmaod.

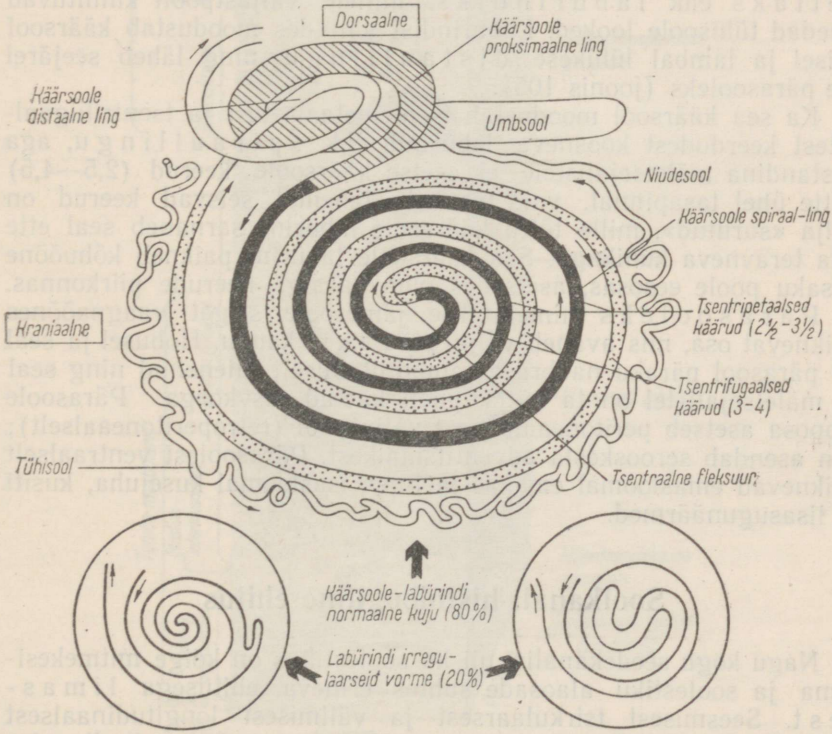
Umbselt algavat jämesoole algusosa kuni niudesoole suubumise kohani nimetatakse u m b s o o l e k s. Välja arvatud hobusel, läheb umbsool vahetult üle käärsooleks. Hobuse umbsool on umbne mõlemast otsast ning niude- ja käärsoole ava asetsevad tema seinas teineteise kõrval. Mäletsejaliste ja sea umbsool asetseb kõhuõõne dorsaalses osas nimmepiirkonnas, kust ta suundub oma umbse sopiga taha ja alla (seal). Sea ja mäletsejaliste umbsool on võrdlemisi pikk (veisel umbes 50 sm); eriti suur on aga hobuse umbsool: tema mahutavus on üle kahe korra suurem sama looma maost. Maotaoliselt kõverdunud organina paikneb ta siin kõhuõõne paremal poolel, alates nimmelülide ja viimaste roiete piirkonnast ümardunud p e a g a (seisab vastu paremat tühimikku); umbsoole vahepealne osa — k e h a — suundub alla ja ette, jõudes t i p u g a rinnakulehe lähedusse. Umbsoole pikilihaskest on koondunud seal ja hobusel s o o l e p a e l t e k s; hobuse umbsoolel on neid neli ja sea omal kolm. Paelte vahekohal asetsev sein moodustab s o o l e k o p p a s i d. Seina poolkuujad kurrud eraldavad neid üksteisest. Umbsoole pea kinnitub nimmelihastele, paremale neerule ja pankreasele kohevakiulise sidekoe abil. Serooskest puudub siin tema seina väliskattena.

Ka k ä ä r s o o l e osas erinevad põllumajandusloomad isekeskis märgatavalt. Hobuse käärsoole algusosa kannab oma suurema diameetri tõttu j ä m e k ä ä r s o o l e nimetust; vastandina peenkäärsoolele on tal kindlakujuline kulg ja asend, kuid peenkäärsoolel on pika mesenteeriumi tõttu muutuv asukoht (joonis 104).

Hobuse j ä m e k ä ä r s o o l moodustab hobuserauakujulise ventraalsest ja dorsaalsest osast koosneva kaksiklingu. Kumbki nimetatud lingudest kulgeb võrdset teed, kuid teineteisele vastupidises suunas. Ventraalne ja dorsaalne kooloni ling ühinevad isekeskis vaagnaõõnde ulatuva v a a g n a k o o l u ehk -f l e k s u u r i varal. Ventraalne käärsool väljub umbsoolest parema v e n t r a a l k ä ä r s o o l e n a, pöördub v e n t r a a l s e d i a f r a g m a f l e k-



Joonis 104. Käärsoole (hobusel jämekäärsoole) kulg.



Joonis 105. Lamba käärsoole-labürindi normaalne kuju ja käärude paigutuse kõrvalekallete näited (vasakult vaadatuna).

suurina vahelihase taga vasakule ja kulgeb siis vasaku ventraalkäärsoolena vaagnaõõne suunas. Vaagnakoolu kaudu kulgeb ta vasaku dorsaalkäärsoolena tuldud teed tagasi, pöördub dorsaalse diafragmafleksuuri näol paremale ning läheb siis maotaoliselt laienenud parema dorsaalkäärsoole kaudu üle peenkäärsooleks. Viimase lingud on koondunud peamiselt kõhuõõne vasakusse selgmisse neljandikku. Jämekäärsoole ventraalne ehk proksimaalne ling peeneneb kord-korralt vaagnafleksuuri suunas, dorsaalne ehk distaalne ling aga, vastupidi, laieneb vaagnafleksuurist alates.

Soolepaelu on hobuse ventraalsel koolonil 4, dorsaalsel 3 ja peenkäärsoolel 2. Kahe paelaga on varustatud ka sea käärsool.

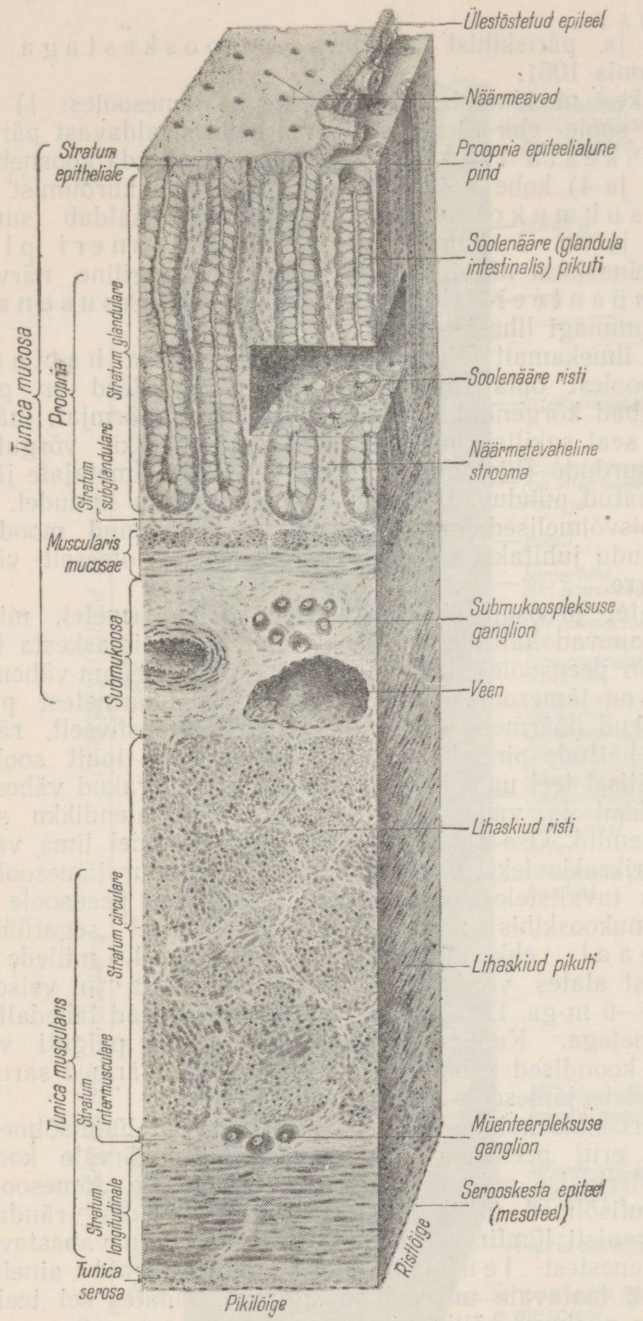
Mäletsejaliste käärsool ei erine märgatavalt peensoolest oma jämeduselt, ka puuduvad temas sopised ja paelad. Väljudes umbsoolest moodustab ta algul lühikese kahekordse proksimaalse lingu, millele järgneb veisel $1^1/_2$—2 ja lambal 3 tsentripetaalset keerdu ja niisama palju eelmiste vahel asetsevaid tsentrifugaalseid keerde. Vastassuunaliselt kulgevad spiraalsed keerud on lühikeste keskmete varal seostunud ümmarguseks plaadiks — käärsoole kettaks ehk labürindiks, millele väljastpoolt kinnituvad tihedad tühisoole looked. Labürindist väljudes moodustab käärsool veisel ja lambal lühikese distaallingu ning läheb seejärel üle pärasooleks (joonis 105).

Ka sea käärsool moodustab tsentripetaalsetest ja tsentrifugaalsetest keerdudest koosneva labürindi ehk spiraallingu, aga vastandina mäletsejalistele ei asetse käärsoole keerud (2,5—4,5) mitte ühel tasapinnal, vaid tsentrile lähemal seisvad keerud on välja «surutud», mille tõttu käärsoole labürint sarnaneb seal ette alla teravneva kuhikuga. Sea käärsoole labürint paikneb kõhuõõne vasaku poole eesosas, asetsedes oma baasiga neerude piirkonnas.

Pärasooleks nimetatakse jämesoole sirget vaagnaõõnes paiknevat osa, mis avaneb välja päraku kaudu. Hobusel ja seal on pärasool päraku naabruses ampullitaoliselt laienenud ning seal ja mäletsejalistel on ta väljastpoolt kaetud rasvkoega. Pärasoole lõpposa asetseb peritoneaalõõnest väljaspool (retroperitoneaalselt); siin asendab serooskesta adventitsiaalkest. Pärasoolest ventraalselt paiknevad emasloomal emakas ja tupp, isasloomal kusejuha, kusiti ja lisasugunäärmed.

Soolkanali histoloogiline ehitus

Nagu kogu seedekanalis, nii ka soolestikus on kõige mitmekesisema ja soolestiku alaosade suhtes erineva ehitusega limaskest. Seesmisest tsirkulaarsest ja välimisest longitudinaalsest kihist koosnev lihaskest on (välja arvatud longitudinaalse kihi koondumine soolepaelteks hobuse ja sea jämesooles) ühtlase ehitusliku ilmega nii peen- kui ka jämesooles. Sama lugu on ka



Joonis 106. Jämesoole histoloogiline ehitus. (O r i g.)

epiteelist ja päriskihist koosneva seerooskestaga (tahvel VII ja joonis 106).

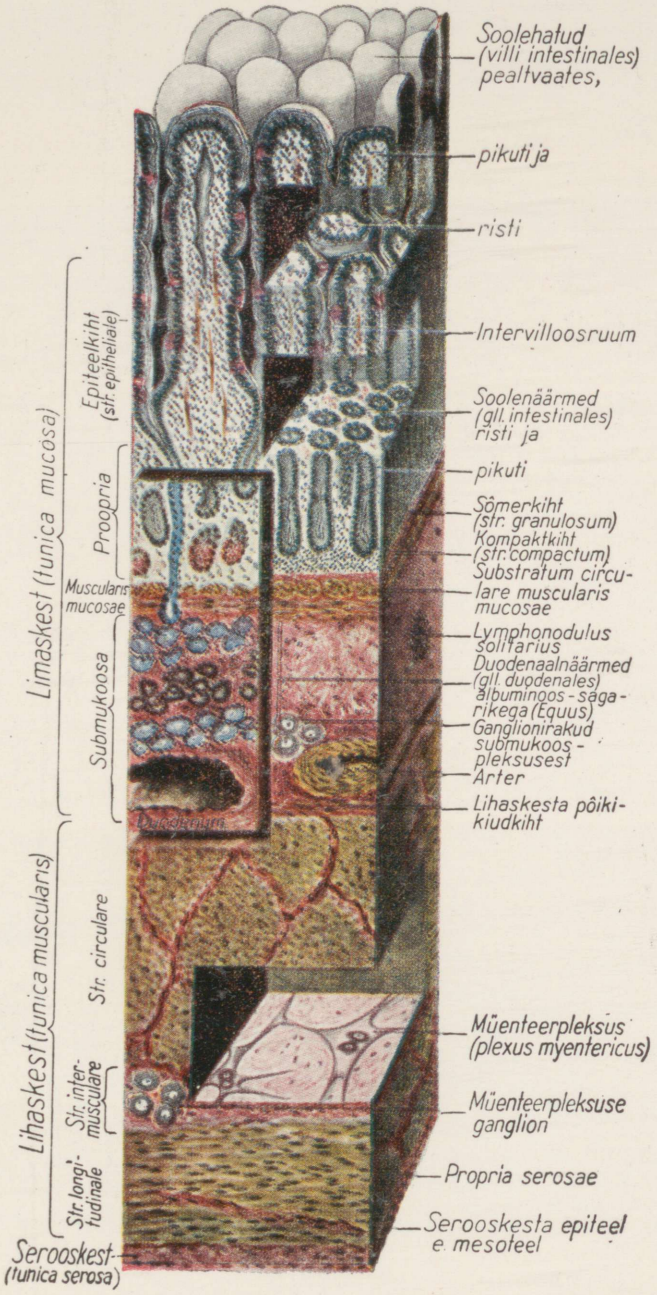
Limaskest moodustub nii peen- kui ka jämesooles: 1) epiteelkihist, 2) soole- ehk Lieberkühni näärmeid sisaldavast päriskihist, 3) limaskesta lihaskihist (mis omakorda koosneb kahest alakihist) ja 4) koheva ehitusega ja limaskesta kurdumist võimaldavast submukooskihist. Viimane sisaldab suuremaid veresooni ja nn. submukoos- ehk Meissneri pleksusena seinasisest närvipõimikut. Teine analoogiline närvipõimik asetseb müenteer- ehk Auerbachi pleksusena lihaskestas, kummagi lihaskihi vahel.

Kõige ilmekamalt erineb peensool jämesoolest hattude esinemise poolest oma limaskesta sisepinnal. Need on päriskihi näärmevabad kõrgendid, mis hobusel omavad sõrmjat, mäletsejalistel ja seal sakilisi harju omavate ja isekeskis võrgutaoliselt liitunud kurdude (liistude) kuju (tahvel VIII). Imetajate jämesooles soolehatud puuduvad, kuid nad leiduvad siin lindudel. Hatud on liikumisvõimelised imendustalitluseks kohanenud moodustised. Nende kaudu juhitakse seeditud toitained kas otseselt või lümfi kaudu verre.

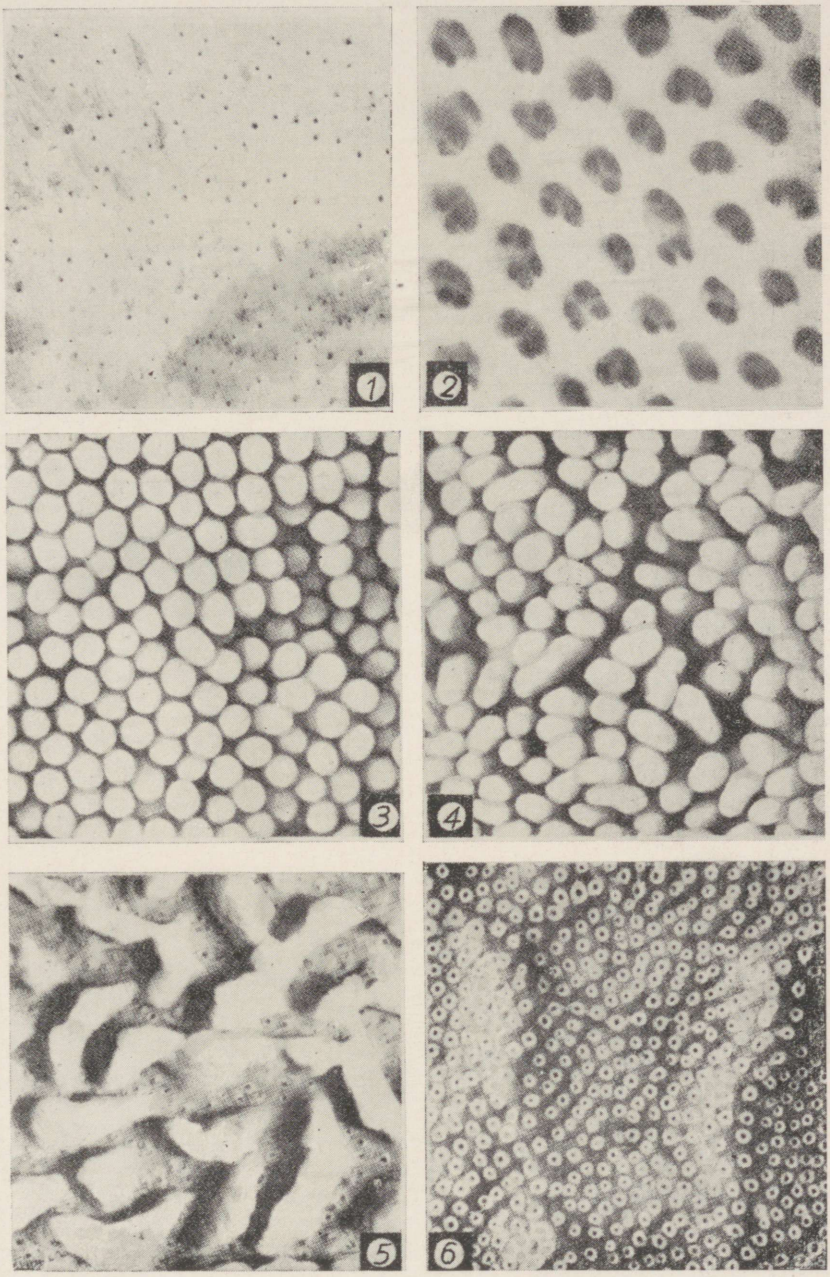
Torujatel ja osaliselt hargnevatel soolenäärmetel, mis peensooles avanevad hattude vahele ja jämesooles limaskesta tasasele pinnale, on peensooles looklev ja jämesooles enam-vähem sirge kulg. Ka on jämesoole näärmed peensoole näärmetest pikemad. Epiteelirakud näärmete põhjas paljunevad intensiivselt, rändavad siit välja hattude pinnale ja lahkuvad hattude tipult soolevalendikku. Sellisel teel uuenduvad peensoole epiteelirakud väheste päevade jooksul ja vabastavad enestest soolevalendikku sattudes seedefermendid. Osa rakke kujuneb sellisel rändel lima valmistavateks karikrakkudeks; viimaste arv on eriti suur jämesooles.

Lisaks tavalistele soolenäärmetele esinevad peensoole algusosa submukooskihis mukoossed (või hobusel segatüübilised) duodenaal- ehk Brunneri näärmed, millede ulatus püloorusest alates võrdub seal umbes 50 sm-ga ja veisel ning hobusel 3—6 m-ga. Duodenaalnäärmed sarnanevad lähedalt püloorusenäärmetega. Ka sea jämesooles leiduvad paiguti väikesed näärmete koondised submukoosas, kuid need näärmed sarnanevad igati tavaliste jämesoole näärmetega.

Nii päriskihis kui ka submukoosas leiduvad lümfisõlmed moodustavad, eriti peensoole lõpposas, üksteise kõrvale koondudes antimesenteriaalse paigutusega soolenaaste. Jämesooles esinevad lümfisõlmed üksiksõlmedena. Lümfisõlmedest rändab alaliselt hulganisti lümfirakke soolevalendikku. Siin vabastavad nad hävides enestest leukiinideks nimetatavaid aineid, mis pidurdavad teatavate mikroobide sigimist, aidates sel teel kaasa soolefloora püsivuse säilitamisele.



Peensoole mikroehitus. (Orig.)



Seedekanali mikroreljeef pealtvaates. (O r i g.)
1 — koera söögitorunäärmete avad; *2* — kassi maolohukesed nende põhjas asetsevate näärmeavadega; *3* — hobuse, *4* — koera ja *5* — veise peensoolehatud; *6* — sea jämesoole epiteelivaba pind (jämesoole näärmed nähtavad valgete sõõridena).
Suurendus joonise 1 puhul 7,5-kordne, joonise 2 puhul 80-kordne ja ülejäänud jooniste puhul 20-kordne.

SEEDEKANALI VEREVARUSTUS JA INNERVATSIOON

Peas asetsevad seedeorganid toituvad verega välise unearteri harude (välimise ja sisemise lõuaarteri — *a. maxillaris externa* ja *a. maxillaris interna*) kaudu, söögitoru kaelaosa ühiskarotiidarteritest väljuvate harude ning söögitoru rinnaosa aordist otseselt (või koos bronhiaalarteriga) väljuva iseseisva haru (söögitoruarteri) kaudu.

Magu, põrna, maksa, pankreast ja kaksteistsõrmiksoolt varustavad verega aordist paarituna väljuva kõhuarteri (*a. coeliaca*) harud, ülejäänud peensoolt ja enamikku jämesoolest kraniaalne keskmete arter (*a. mesenterica cranialis*) ja käärsoole lõpposa koos pärasoolega kaudaalne keskmete arter (*a. mesenterica caudalis*).

Peast pärinev venoosne veri koguneb välimisse kägiveeni, söögitoru kaelaosa veri valgub otseselt kägiveeni ja söögitoru rinnaosa veri söögitoruveeni kaudu nn. paaritusse veeni, mis suubub kraniaalsesse õõnesveeni.

Maoseinast, põrnast, pankreasest ja kogu soolestikust (peale pärasoole lõpposa) pärinev venoosne veri koguneb kõik ainsasse lühikesse ühistüvesse — värati- ehk portaalveeni, mis maksas teistkordselt kapillaaristiku läbib ja siis maksaveenide kaudu kaudaalsesse õõnesveeni suubub.

Peas asetsevaid seedeorganeid innerveerivad niihästi somaatilised ehk tserebrospinaalsed kui ka vegetatiivsed närvid, kuid mao-soolte kanalil on üksnes vegetatiivne innervatsioon. Motoorseks närviks mokkadele ja põskedele on näonärv (*n. facialis*), mälumislihastele kolmiknärv (*n. trigeminus*) ja keelelihastele keelealunenärv (*n. hypoglossus*). Aferentsete ehk sensiiblite närvidena toimib mokkade, hammaste ja suukoopa limaskesta osas kolmiknärv ning maitsmisimpulsside kandjaiks on kolmiknärvi kõrval keele-kurgu närv ja osaliselt ka uitnärv. Ülejäänud seedeorganeid, nagu ka peas asetsevaid süljenäärmeid, innerveerivad niihästi sümpaatilised kui ka parasümpaatilised närvikiud. Peaaegu kogu seedekanali ulatuses on parasümpaatiliseks närviks uitnärv (*n. vagus*), välja arvatud soole lõpposa, mida parasümpaatiliselt innerveerib vaagnanärv (*n. pelvicus*). Sümpaatilised närvikiud, mis kesknärvisüsteemist väljuvad üksnes rinna- ja nimmeaju piirkonnas, jõuavad sümpaatikusetüve läbides lõpporganitesse väga erinevaid teid kaudu, moodustades seejuures oma teekonnal naabritega liitudes põimikuid. Nii sümpaatilistele kui ka parasümpaatilistele närvikiududele on ühine see, et nad kesknärvisüsteemist lõpporganitesse kulgedes oma teekonnal üks kord ümber lülituvad: tsentrist tulev närvikiud lõpeb perifeersel ganglionirakul ja alles viimasest algav närvikiud jõuab lõpporganisse. Selline ümberlülitumine toimub sümpaatilise süsteemi puhul lõpporganist väljaspool, parasümpaatiliste närvikiudude puhul aga tavaliselt lõpporganis endas. Seinasisesed närvipõimikud, milledes toimub parasümpaatiliste impulsside

ümberlülitumine, asetsevad seedekanalis ühelt poolt submukooskihis (Meissneri põimik) ja teiselt poolt (söögitoru silelihaskoelise lihaskesta esinemise paigast alates) lihaskesta eri (tsirkulaarse ja longitudinaalse) kihtide vahel (Auerbachi põimik).

Aferentsed ehk sensiiblid närvikiud, mis kulgevad sümpaatiliste ja parasümpaatiliste (eferentsete) närvikiududega üheskoos, kannavad siseorganitest närviimpulsid kesknärvisüsteemi. Viimasel ajal aga esitatakse kaalukaid arvamusi selle kohta, et aferentse impulsi ülekandumine eferentsele teele võib siseorganites toimuda ka paikselt, ühe ja sama organi piirkonnas, väljaspool kesknärvisüsteemi. Sellega seletub muuseas ka asjaolu, et seedeorganid oma talitlust (motoorikat) peale organismist kõrvaldamist jätkavad.

MAKS (*HEPAR* ehk *JECUR*)

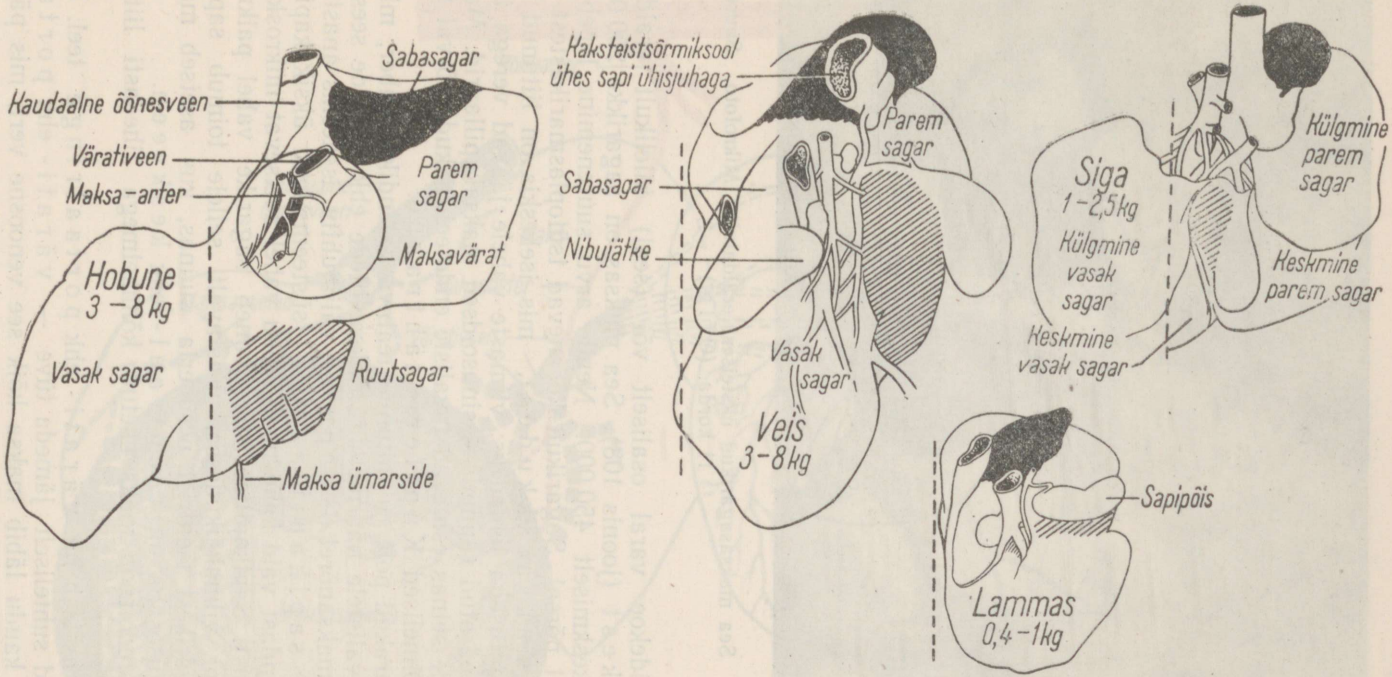
Kõige suurema näärmekujulise organina asetseb pruunivärviline maks vahetult diafragma taga, seostudes sellega lühikeste sidemete varal. Suurem osa maksast asetseb mediaanpinnast paremal, olles täielikult paremale poole nihkunud mäletsejalistel (joonis 107).

Maksal eristatakse eespoolset diafragma- ja tagapoolset (naaberorganite jäljendeid kandvat) vistseraalpinda, enamasti ümarat (põllumajandusloomadest vaid seal teravat) ja diafragmaga liitunud dorsaalset serva ning teravat, sälke sisaldavat ventraalset serva. Dorsaalsel serval leiduvad ümardunud väljalõiked — söögitorujäljend ja õõnesveeniauk — võimaldavad nimetustes väljendatud organitele sirget kulgu. Maksa vistseraalküljel asetseva maksavärati (*porta hepatis*) kaudu tungivad maksa või väljuvad sellest veresooned, sapijuhad ja närvid, olles ümbritsetud samal kohal fibroos- (Glissoni) kihnuga.

Maks jaotatakse sapipõiest paremale jäävaks (seal kahestunud) paremaks sagaraks, ümarsideme (nabaveeni keeliku) kohal asetsevast vaost vasakule või allapoole jäävaks vasakuks sagaraks (seal kahestunud mediaalseks ja lateraalseks vasakuks sagaraks) ja ümarsideme ning sapipõie vahel paiknevaks kesksagaraks; viimane jaguneb maksaväratipealseks sabasagaraks ja allpoolseks ruutsagaraks. Sabasagarast väljuvad paremale hobusel teravatipuline ja mäletsejalistel tömp sabajätke ning maksavärati poole suunatud nibujätke (joonis 107).

Maksa kaal on hobusel 5—8 kg (vanematel loomadel 2,5—3 kg), veisel 3—8 kg, lambal 0,4—0,9 kg ja seal 1—2,4 kg. Maksa kuivaine (umbes 30%) moodustub peamiselt valgust ja loomsest tärklisest (polüsahhariidist glükogeenist).

Maks moodustub väikestest (diameeter 0,4—1,6 mm) kandi-



Joonis 107. Põllumajandusloomade maksad vistseraalpinnalt (tagant ehk kõhuõõne poolt) vaadatuna. (Orig.) Vertikaalne joon kujutab mediaanpinda.



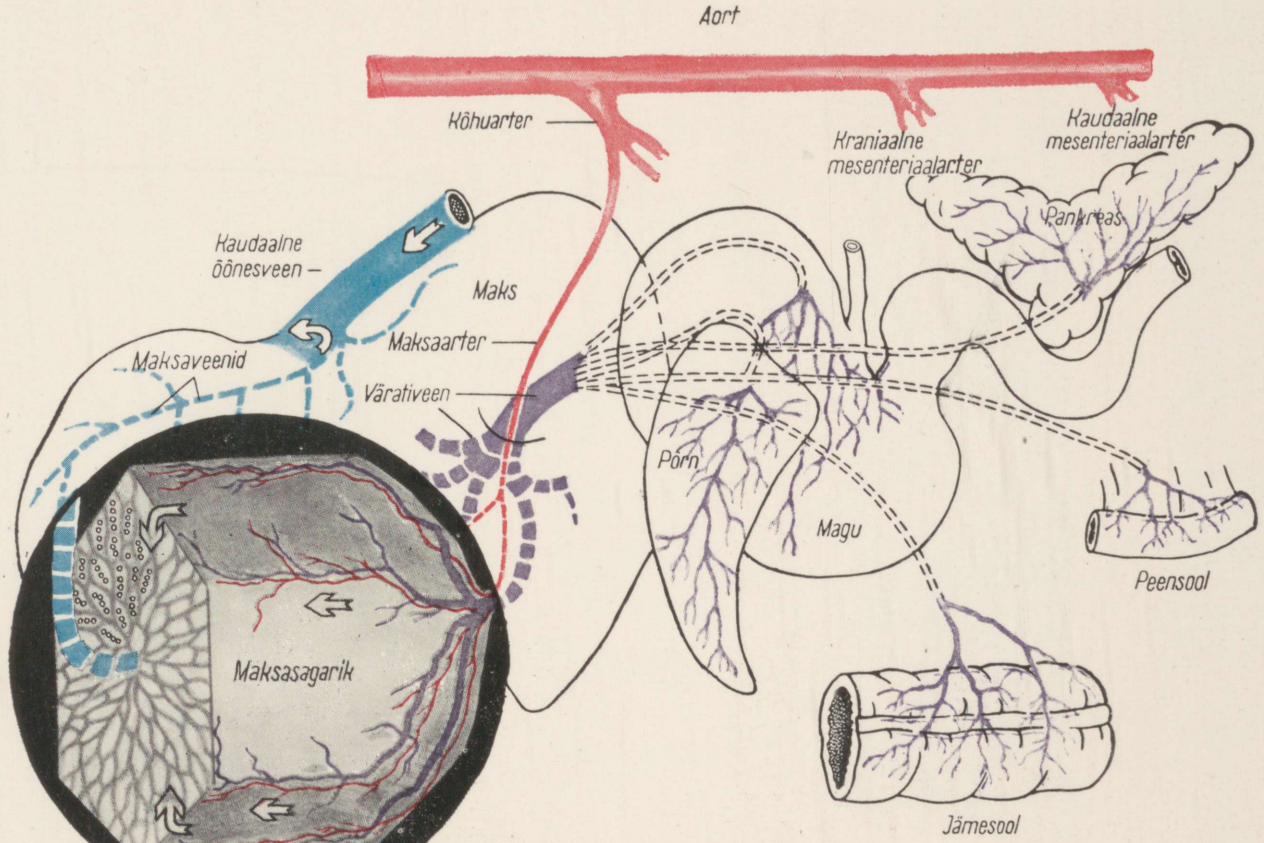
Joonis 108. Sea maksasagarikud üksteisest eraldatult. Mikrofoto. Suurendus 11 korda. (Orig.)

listest, sidekoe varal osaliselt või (seal) täielikult eraldatud sagarikest (joonis 108). Sea maksas on sagarikke 200 000—800 000, keskmiselt 450 000. Nende arvu suurenemine lõpeb 5—7-päevasel põrsal. Sagarikud koosnevad tsütoplasmarikastest kandilistest maksarakkudest, mis isekeskis on liitunud radiaalse paigutusega lehtedeks; viimaste vahele jäävad verega täitunud korrapäratud ruumid — sinusoidsed maksakapillaarid. Maksasinusoidide seinas esinevad tavaliste endoteelirakkude kõrval fagotsütoosivõimelised Kupfferi tähtrakud.

Maksarakud pole rühmitunud teatava valendiku ümber, mis on omane tavalistele näärmetele. Maksalehtede ehk plaatide sees esineb küll maksanõret — sappi — väljajuhtiv, isekeskis anastomoseerunud sapikapillaaride süsteem, kuid üksik kapillaar kujutab endast vaid kahe naaberraku vahel asetsevat mikroskoopilist õõnsust. Sapikapillaaristik avaneb sagarike vahel paiknevatesse sapi viimakäikudesse. Vastavalt sellele toimub sapivool maksasagarikest tsentrist perifeeria suunas, kus asetseb maksaveeni algusosana nn. tsentraal- ehk keskveen.

Väljastpoolt on maks kaetud kõhukelmega tihedasti liitunud kihnuga.

Maks asetseb nn. värati- ehk portaalringe teel. Lühikese, kuid suhteliselt jämeda tüve — värati- ehk portaalveeni kaudu läbib maksa kõik see venoosne veri, mis pärineb

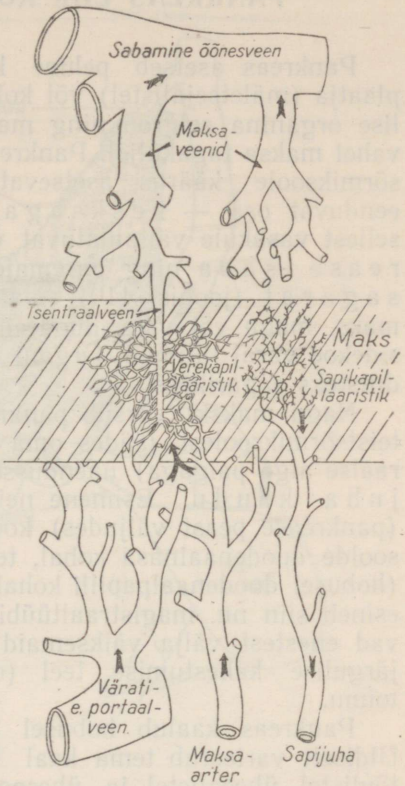


Väratiringe skeem. (O r i g.)

TAHVEL IX

maost, pankreasest, põrnast ja peen- ning jämesoolest. Hoopis väiksemal määral varustub maks arteriaalse verega, mida siia kannab kõhuarteri haruna maksaarter (tahvel IX ja joonis 109). Maksaarter ja värativeen suunavad oma lõpphargused sagarikevahelisse sidekoesse (sagarike välispinnale), kust nende veri läbi maksasinusoidide üle kandub sagarike tsentris paiknevate tsentraalveenide kaudu maksaveenidesse ja viimastest tagumisse õõnesveeni. Seega käib suure ringe vere see osa, mis läbib maksa, kaks korda läbi kapillaaristiku: algul läbi seedeorganite ja põrna kapillaaristiku ning teistkordselt läbi maksasinusoidide.

Sapipõis (*vesica fellea*). Maksa vistseraalküljele kinnituva pirnja (hobusel puuduva) sapireservuaari — sapipõie — alumist osa nimetatakse põhjaks, keskmist kehaks ja ahenevat ülemist osa kaelaks. Viimasest väljuv sapipõiejuha ühineb maksast väljuva maksajuhaga sapi ühisjuhaks, mis avaneb kaksteistsõrmiksoolde püloorusest liigiti ja indiviiditi erinevas kauguses (seal 2,5—5 sm, lambal 2,6—3,2 sm ja veisel umbes 5,5 sm). Hobusel valgub sapp kaksteistsõrmiksoolde maksajuha kaudu; viimane avaneb kaksteistsõrmiksoolde 10—20 sm püloorusest eemal asetsevana koos suure pankreasejuhaga. Teistel põllumajandusloomadel avaneb sapi ühisjuha pankreasejuhast eraldi.



Joonis 109. Maksa soonte süsteemi skeem. Nooled näitavad vere ja sapi voolu suunda.

Sapipõie maht on veisel 200—575 ml ja lambal 15—50 ml.

Sapipõie sein koosneb mukoosnäärmeid sisaldavast limaskestast, kahekihilisest lihas- ja välisest seerooskestast. Analoogilise ehitusega on ka maksavälised sapiteed. Maksasagarike-vahelises sidekoes paiknevad sapi viimakäigud erinevad samas asetsevatest veresoontest eeskätt oma epiteliaalse katte (kuupepiteel) poolest, mis veresoontes on kihistumata ja lame.

Maks on olulisemaid organeid organismis. Tema operatiivset kõrvaldamist ei talu loom isegi ühte päeva.

PANKREAS EHK KÕHUNÄÄRE (*PANCREAS*)

Pankreas asetseb pehme konsistentsiga roosakashalli piklikplaatja (mäletsejalistel) või kolmeharulise (seal, hobusel) näärmelise organina selgroo ning mao ja kaksteistsõrmiksoole algusosa vahel maksa tagaküljel. Pankreases eristatakse keskmist, kaksteistsõrmiksoole käärus asetsevat või kaksteistsõrmiksoole suunas eenduvat osa — kesksagarat ehk pankrease pead, sellest vasakule väljaulatuvat vasakut sagarat ehk pankrease saba ning paremale suunduvat pankrease paremat sagarat (joonis 110). Naaberorganitega (diafragma sääred, maks, magu või vats, duodeenum, põrn jt.) on pankreas koheva sidekoe varal liitunud. Organi sisse tungiv sidekude jagab ta kandilisteks sagarikeks.

Nagu makski, võrsub pankreas varajases embrüonaaleas kaksteistsõrmiksoolest, jäädes oma tekkekohtadega (dorsaalse ja ventraalse alge paigaga) ühendusse pankrease pea- ja abijuha kaudu. Esimene neist (puudub veisel ja seal) avaneb (pankrease peast väljudes) koos sapi ühisjuhaga kaksteistsõrmiksoolde duodenaalnäsa kohal, teine (mis puudub lambal) tagapool (hobusel duodenaalpapilli kohal, kuid vastasseinas). Viimasüsteem esineb siin nn. magistraaltüübilisena: pankrease tüvejuhad saadavad enestest välja väiksemaid harusid; nende hargnemist järkjärgulise kahestumise teel (dihhotoomne jagunemine) siin ei toimu.

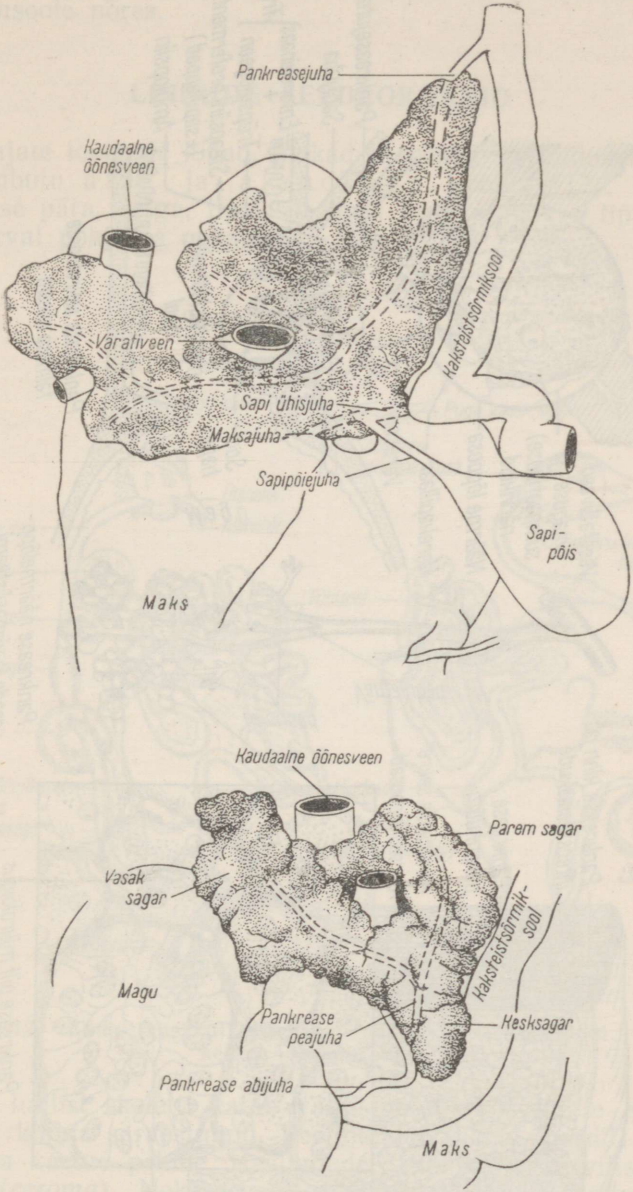
Pankreas kaalub hobusel 200—300 g ja veisel 240—500 g. Üldiselt varieerub tema kaal tugevasti isegi üheliigilistel, ühetõulistel, üheealistel ja ühesoolistel loomadel. Tema absoluutne kaal kasvab mõnevõrra paralleelselt looma vanusega.

Verd kannavad pankreasesse kõhu- ja kraniaalse mesenteriaalarteri harud. Pankreast innerveerivad vegetatiivsed (sümpaatilised ja parasümpaatilised) kiud, mis väljuvad kõhu- ja kraniaalsest mesenteriaalpõimikust.

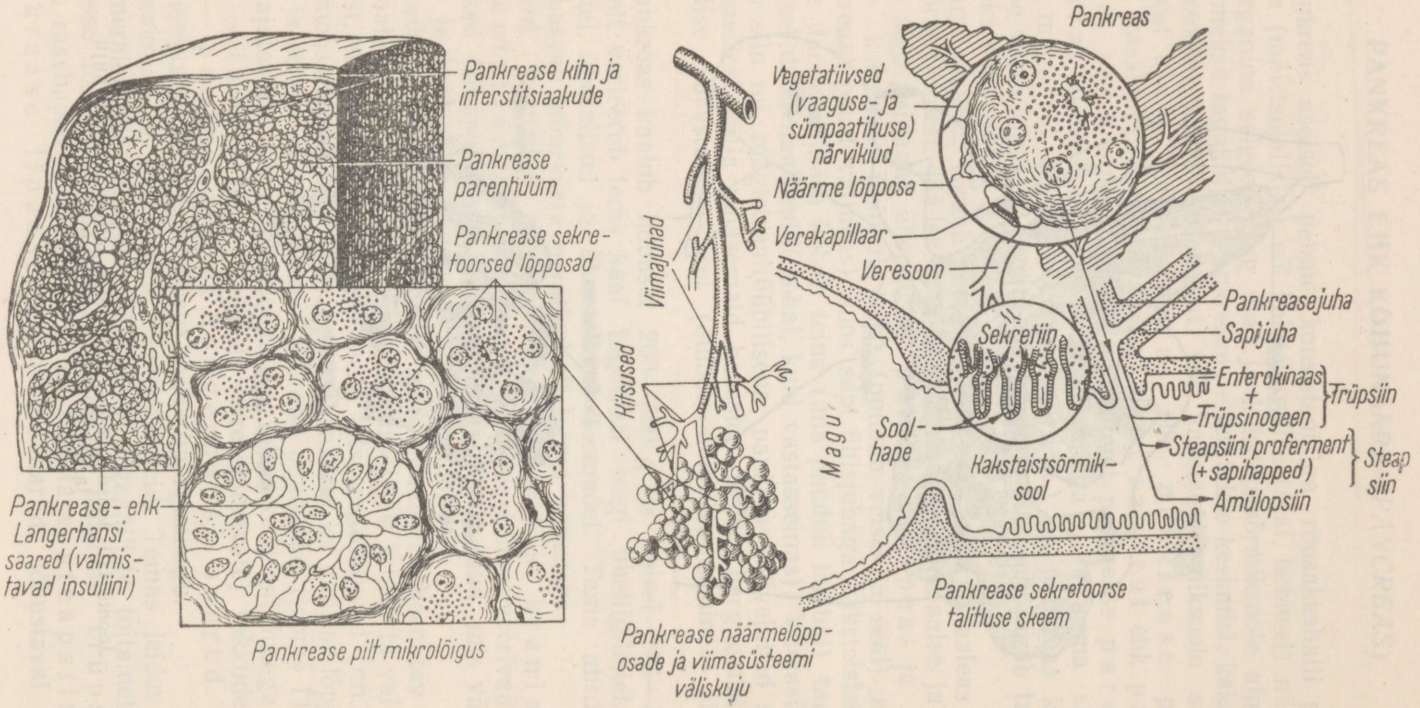
Pankreas on mikroehituses parotiidnääret meenutav liitne tubuloalveolaarne albuminoosnääre. Parootisest erineb ta vaid selle poolest, et pankreases viimasüsteemi kitsused ulatuvad (nn. tsentroatsinoossete rakkude näol) erineval määral ka näärme-lõpposade sisse ja et siin viimasüsteemis juttosad puuduvad (joonis 111).

Hajutatuina esinevad pankreases inkretoorse talitlusega (oma nõret — insuliini — vahetult verre suunavate) rakkude kogumid — pankrease- ehk Langerhansi saared. Viimaseid iseloomustame koos teiste endokriinorganitega.

Pankreas on olulisemaid seedenäärmeid. Temas leiduv ainus näärmeraku liik valmistab kõikidesse orgaaniliste toitainete rühmadesse toimivaid fermente: valkudesse toimivat trüpsiini, rasvu rasvhapeteks ja glütseriiniks lõhustavat steapsiini ehk pankrease lipaasi ning polüsahhariide lõhustavat amü-



Joonis 110. Veise (üleval) ja hobuse (all) pankrease kuju ja asend tagant vaadatuna.

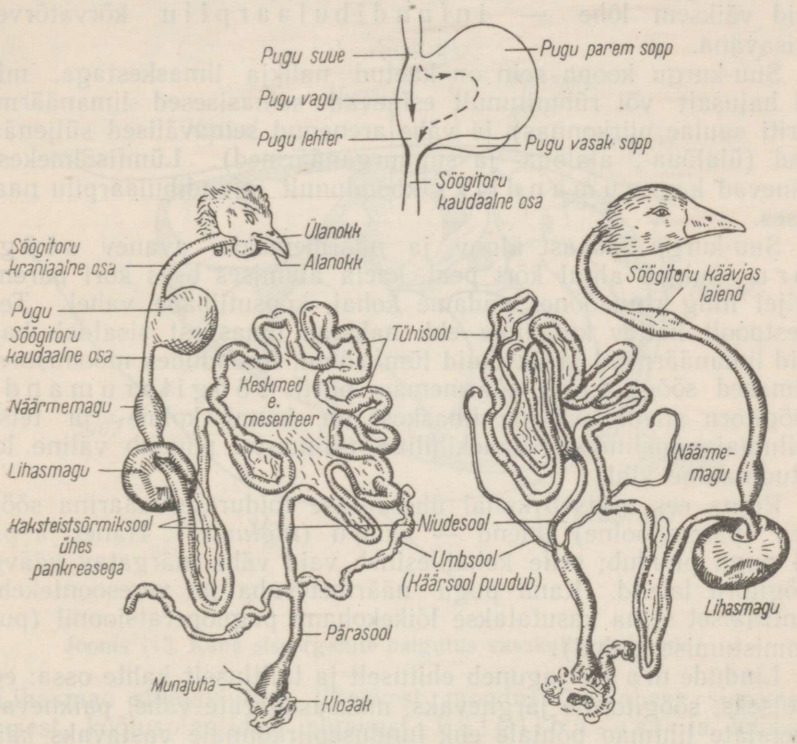


Joonis 111. Pankrease ehituse ja talitluse skeem. (Orig.)

laasi. Mainitud ained esinevad pankrease näärmerakkudes inaktiivsete profermentide näol. Profermendid aktiviseeruvad peensoole nõres.

LINDUDE SEEDEORGANID

Imetajate loomade lõuad, mokad ja põsed on lindudel asendunud hambutu ülа- ja alanokaga (joonis 112). Ülanokas eristatakse pära, selga, tippu ja servi ning alanokas tipu ja servade kõrval põhja ja nokanurki.



Joonis 112. Kana (vasakul) ja hane (paremal) seedeorganid. Üleval keskel — kana pugu.

Noka luulist skeletti katab väljastpoolt nahk, mille epidermis on paksu kihina sarvestunud. Veelindudel (hanel, pardil) on ülanoka pära kaetud pehme, isaslindudel mõnikord värvilise vahanahaga (*ceroma*). Nokaservad on toitu nokkivatel lindudel siledad, toitu tükeldavatel saagjad. Hanel ja pardil on noka servad kaetud risti asetsevate plaatidega, mis toimivad sõelana saagiga koos suhu sattunud vee väljajuhtimisel.

Kujult nokale vastav keel (kanal teravatipuline, veelindudel

dorsoventraalselt lamestunud) on jädemelise lihastikuga ja eesosas kaetud tugeva sarvkihiga. Näsadest on esindatud ainult keelepäral ainsasse (keelega risti asetsevasse) ritta koondunud niitpapillid. Keelepäral, suulael ja mujal õhema epiteelkattega aladel esinevate maitsmispungade asukoht on siin makroskoopiliselt märgistamata, kuna maitsmis- (seen-, vall- ja leht-) papillid lindudel puuduvad.

Pehme suulae ehk kurgupurje puudumise tõttu läheb suukoobas vahetult üle kurguks. Ninakoobas avaneb suu-kurgu õõnde mediaanpinnas paikneva kõva suulae pilu — k o a a n l õ h e kaudu. Sellest tagapool asetseb kurgu dorsaalses seinas analoogiline, kuid väiksem lõhe — i n f u n d i b u l a a r p i l u kõrvatõrvede ühisavana.

Suu-kurgu koopa sein on kaetud nahkja limaskestaga, mille all hajusalt või rühmitunult esinevad seinasisesed limanäärmed (eriti suulae piirkonnas) ja vähe arenenud seinavälised süljenäärmed (ülalõua-, alalõua- ja suunurganäärmed). Lümfisõlmekesed esinevad k u r g u m a n d l i k s koondunult infundibulaarpilu naabruses.

Suu-kurgu koopast algav ja näärmemakku avanev s ö ö g i t o r u kulgeb algul kõri peal, kaela alumises osas kõri paremal küljel ning rinnaõõnes südame kohal, kopsutiibade vahel. Teda seestpoolt kattev kutaanne ehk nahkjas limaskest sisaldab hajusaid limanäärmeid ja üksikuid lümfisõlmi. Koondudes moodustavad viimased söögitoru ja näärmemao piiril s ö ö g i t o r u m a n d l i. Söögitoru silelihaskiuline lihaskest on kanal kolme- ja teistel põllumajanduslindudel kahekihiline (viimastel puudub väline longitudinaalne kiht).

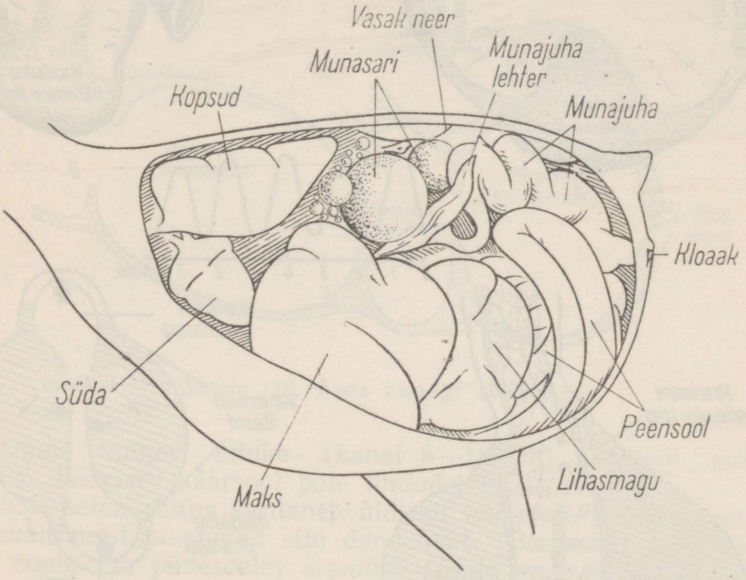
Rinna ees asetseb kanal ühesopilise toidureservuaarina söögitoru (parempoolne) laiend — p u g u (*ingluvies*). Hanel ja pardil pugu puudub; selle kohal esineb vaid vähe märgatav käävjas söögitoru laiend. Kana pugu näärmetevaba ja veresoontekehva ventraalset seina kasutatakse lõikekohana puguoperatsioonil (pugu ummistumise puhul).

Lindude m a g u jaguneb ehituselt ja talitluselt kahte ossa: eespoolseks, söögitorule järgnevaks, maksasagarate vahel paiknevaks, imetajate lihtmao põhjale ehk fundusepiirkonnale vastavaks käävjaks n ä ä r m e m a o k s (*pars glandularis ventriculi*) ning sellele ahenenud osa (v a h e t s o o n i) kaudu järgnevaks tagapoolseks, imetajate mao püloorilisele osale vastavaks läätsekujuliseks (külgedelt lamestunud) l i h a s m a o k s (*pars muscularus ventriculi*). Lihasmagu paikneb maksa taga viltu, ühe servaga paremale alla ja vastasservaga vasakule üles (joonis 113). Näärmemao suubumise ja kaksteistsõrmiksoole väljumise paigad asetsevad lihasmao eesservas üksteise naabruses (joonis 114).

Näärmemao paks limaskest sisaldab imetajate fundusenäärmetega sarnanevaid (soolhapet ja pepsiini valmistavaid) pindmisi ja süvasid näärmeid. Süvad näärmed on koondunud makroskoopi-

liste avade kaudu pinnale suubuvate viimakäikude ümber. Vahetsoonis esinevad üksnes pindmised näärmed. Lihaskesta kihistised on söögitoru omadega võrdsed.

Lihasmagu on seestpoolt kaetud kurrustunud sarvja plaadiga — h õ õ r l a g a (*radula*), mis kaitseb lihasmao seina toidu purustamise puhul vigastuste eest. Toimib ju lihasmagu linnul puuduvaid hambaid asendava veskina. Linnu pikemaajalisel pehme toiduga (pudruga) söötmisel pehmub hõõrel. Hõõrel tekib tema all seisvate, imetajate püloorusenäärmetega sarnanevate sirgete torujate näärmete sekreedist selle kalgendudes keratiinitaoliseks aineks. Hõõrel on eriti paks lihasmao külgseinte kohal.

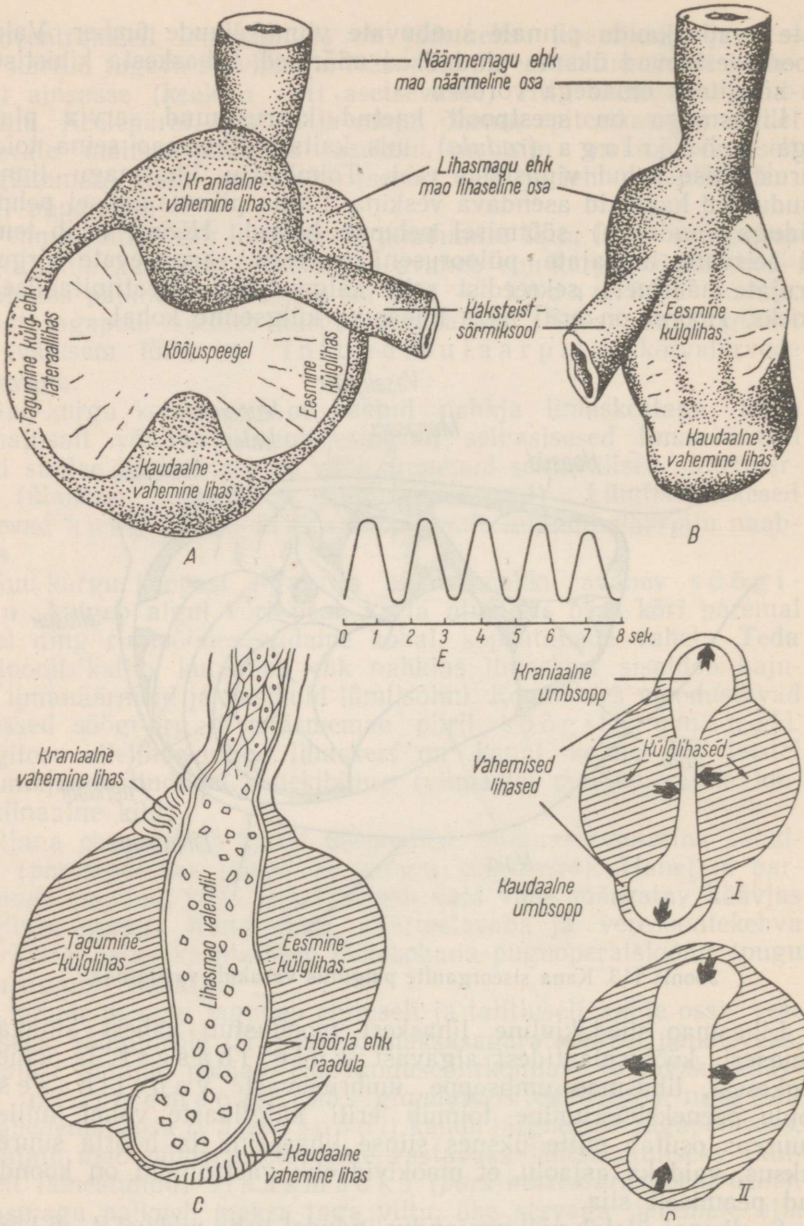


Joonis 113. Kana siseorganite paigutus vasakult vaadatuna.

Lihasmao siledakiuline lihaskest moodustub kahest sinakaspunasest, kõõlusplaatidest algavast k ü l g l i h a s e s t ja kahest õhukesest, lihasmao umbsoppe ümbritsevast v a h e l i h a s e s t. Toidu peenekshõõrumine toimub eriti külglihaste vahel, millele muuseas osutab mitte üksnes siinse lihasseina ja hõõrla suurem paksus, vaid ka asjaolu, et maokivid ehk gastroliidid on koondunud peamiselt siia.

Soolkanal ületab põllumajanduslindudel keha pikkust 4—6-kordselt. U-kujuliselt lingustunud peensoole algusosa, kaksteistsõrmiksool, paikneb lihasmaost paremal, ulatudes taha vasakule suunduva lingutipuga vaagnasse. Duodenaallingus asetseb pankreas.

Ülejäänud pikem, laiale mesenteeriumile kinnitunud peensooleosa (tühi- ja niudesool) asetseb mao ja kloaagi vahel, kulgedes

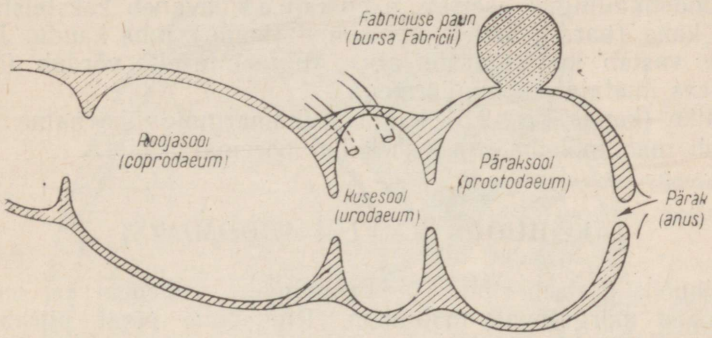


Joonis 114. Kana lihasmagu pinnalt (*A*) ja servalt (*B*) vaadatuna, lapiti poolitatult (*C*) ja kontraheeruvana (*D*). *E* — kontraktsioonilainete sagedus. *I* — kontraktsiooni I faas (külglihased kontraheerunud, mao valendik ahenenud, vahemised lihased lõtvunud; *II* — kontraktsiooni II faas (vahemised lihased kontraheerunud, külglihased lõtvunud, mao tsentraalne valendik avardunud).

lõpposas paralleelselt duodenaallinguga ning avanedes samasuunaliselt jätkuvasse pärasoolde. Peensoole keskel leidub hanel sageli (kanal harva) lootelise rebupõie jädemena väike sopis — Meckeli divertiikul.

Kaksteistsõrmiksoole pikkus on kanal keskmiselt 30, hanel 45 ja pardil 35 sm, kuna ülejäänud peensoole pikkus on samadel lindudel vastavalt 150, 240 ja 160 sm.

Peen- ja jämesoole piirilt algavad lindudel kaks vasakule ja mao poole suunduvat (lühikese mesenteeriumi varal niudesoolega seostunud) umbsoolt, millede pikkus on kanal 20—25, hanel 23—28 ja pardil 15—20 sm.



Joonis 115. Kana kloaagi alaosad.

Sirgelt kulgev lühike (kanal 8—10 sm) pärasool avaneb kloaaki. Iseseisev käärsool pole lindudel eristatav.

Soole seina ehitus sarnaneb üldiselt imetajate loomade omaga. Erinevalt neist puuduvad siin duodenaal- (Brunneri) näärmed ja kogu soole (ka jämesoole) sisepind (peale umbsoole tippude) on kaetud hattudega.

Kloaagiks (*cloaca*) nimetatakse lindude soolkanali laienenud lõpposa, millesse avanevad ühtlasi ka kuse- ja suguorganite viimateed. Kahe kloaagisisese limaskesta ringkurru varal jaguneb ta sisemus kolmeks üksteisele järgnevaks ruumiks — koprodeumiks, urodeumiks ja proktodeumiks (joonis 115). Esimene neist on pärasoolest omakorda eraldatud limaskesta ringkurru abil. Keskmisse ruumi, urodeumisse, avanevad kusejuhad dorsolateraalselt, seemnejuhad lateraalselt ja (ainus) munajuha vasakult.

Fabriciuse paun (*bursa Fabricii*) on kloaagi selgmise seina ja selgroo vahel väljaspool kõhuõõnt asetsev paaritu ümarik või pirnjas umbne kott, mis temast väljuva kanali kaudu on ühenduses kloaagiga (proktodeumiga). Seestpoolt on ta kaetud näärmeid sisaldava kurrulise limaskestaga. Leidudes peaaegu kõikidel lindudel, on ta hästi arenenud vaid noortel lindudel, redut-

seerudes hiljem peaaegu jäljetult. Nii on ta maksimaalse suurusega (2—3 sm pikk ja 1,5 sm lai) 4- kuni 5-kuusel tibul; aastasel kanal on ta veel vaid hernesuurune. Fabriciuse paun toimib lümfotsüütide valmistajana ja oletatavasti ka endokriinse organina.

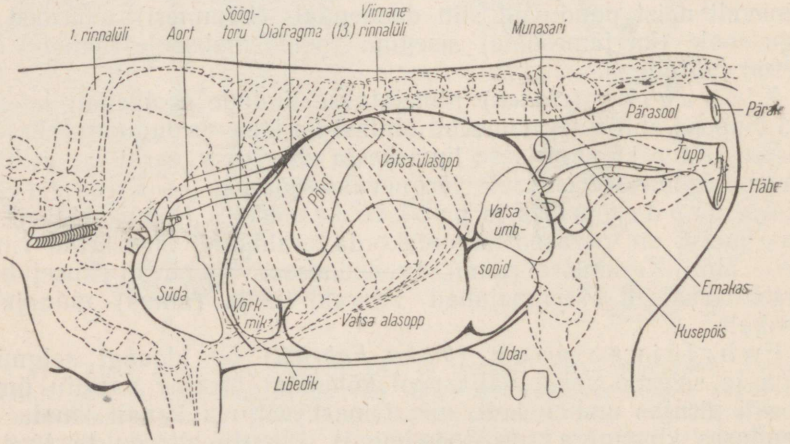
Lindude kahesagaraline maks (kana maks näib vasakus sagaras leiduva sügava sälgu tõttu koguni kolmesagaralisena) asetseb rinnakul (kinnitudes sellele sirpja sidemega) südame taga, kattes näärme- ja osalt ka lihasmagu ühes peensoolega. Paremast sagarast pärinev sapp koguneb siia kinnituvasse sapipõide, kuna vasakpoolse sagara sapp juhitakse maksajuha kaudu kaksteistsõrmikusse otseselt. Sagarikuline ehitus on lindudel ebaselge. Tsentraalveenid siin puuduvad.

Duodenaallingus asetsev pankreas avaneb kaksteistsõrmikusse kahe (pardil, hanel) või kolme (kanal) juha kaudu. Juhade arvule vastab ka sagarate arv. Mikroehituselt võrdub lindude pankreas imetajate kõhunäärmega.

Väike (kanal 1,5—2,5 g kaaluv) ümmargune või ovaalne põrn asetseb mao mõlema osa vahekohal paremal poolel.

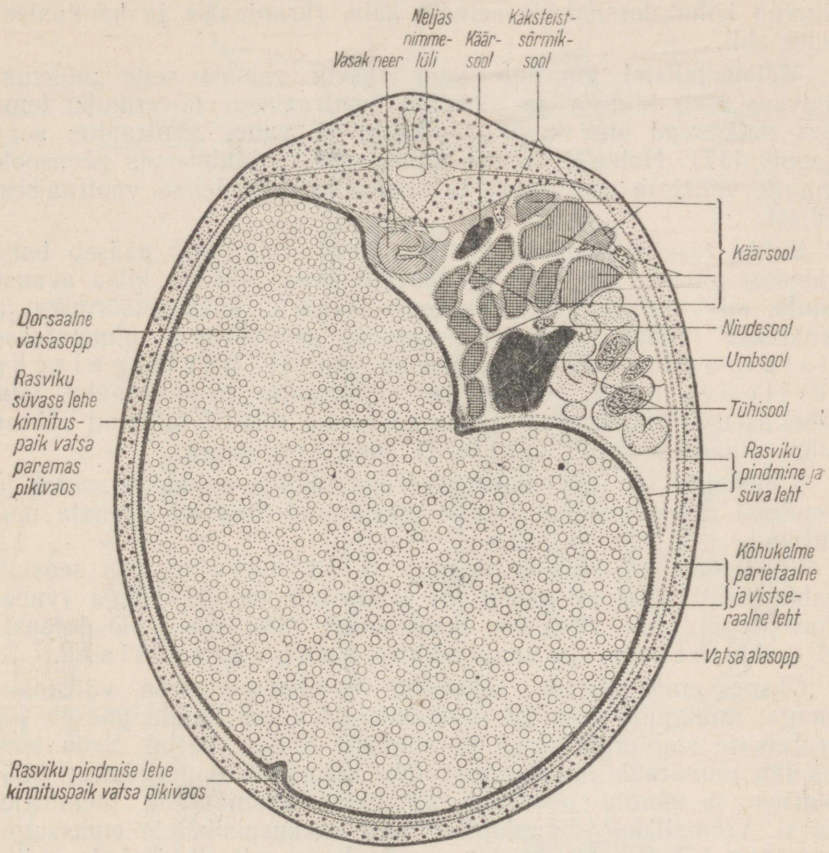
KÕHUÕÕS (*CAVUM ABDOMINIS*)

Kõhuõõs asetseb rinna- ja vaagnaõõne vahepeal ja on neist mõlemaist märgatavalt mahukam. Rinnaõõne poolt piirab teda vahelihas ehk diafragma, kuid vaagnaõõnega on kõhuõõs lahtises ühenduses; piiriks kõhu- ja vaagnaõõne vahel on luise vaagna eesserv. Diafragma ettekummumise ja ülevalt ette-alla paiknemise tõttu asetseb kõhuõõs ulatuslikult ka rinnakorvi piirkonnas (joonis 116).



Joonis 116. Veise kõhuõõne paigutuslik vahekord rinnakorviga. Kõhu- ja vaagnaorganid.

Külgedelt piiravad kõhuõõnt naha kõrval järgmised moodustised: 1) pealt (dorsaalselt) nimmelülid ühes ristjätketega ja neile kinnituvate lihastega, 2) ventraalselt kõhu sirglihas ühes teda seest- ja väljastpoolt katva kiudkestaga; taimtoidulistel (hobusel ja mäletsejalistel) lisandub viimasele väljastpoolt k õ h u k o l l a s s i d e. Lootelises eas toimunud kõhuseina kokkukasvamise kohana



Joonis 117. Veise kõhuõõne ristlõige 4. nimmelüli kohalt.

püsib ventraalses kõhuseinas mediaanpinnas kõõlusja ehitusega väät — v a l g e j o o n (*linea alba*); 3) kõhuõõne külgseinad moodustuvad eestpoolt roietekaarest ühes roiete vahel ja kohal asetsevate lihastega ning tagapool kõhulihastest. Ainuüksi lihastest moodustunud kõhu külgseina nimetatakse n i u d e k s.

Seestpoolt on kõhuõõs kaetud õhukese, niiskepinnalise, läikiva ja läbipaistva kelmega ehk serooskestaga — k õ h u k e l m e g a ehk p e r i t o n e u m i g a. Kõhuõõne dorsaalsest (mao- ja maksa-

osas ka ventraalsest) seinast laskub kõhukelme mainitud ööntes paiknevatele organitele, kattes organeid väljastpoolt ja moodustades samas neid kõhuseinaga ühendavaid sidemeid. Iga organi side kannab erinevat nimetust, kusjuures mao sidemeid nimetatakse rasvikuteks (suur rasvik kinnitub mao suurele kõverikule ja väike rasvik väikesele kõverikule) ja soolte sidemeid keskmeteks ehk mesenteeriumiks. Keskmed kinnituvad kõhu dorsaalsele seinale kahe (kraniaalse ja kaudaalse) juure abil.

Mäletsejalistel kinnitub suur rasvik vatsale selle mõlemas pikivaos ning kiideka ja libediku ventraalsele kõverikule; tema sees paiknevad siin kogu soolkanal ja vatsa ventraalne sopp (joonis 117). Hobusel asetseb suure rasviku umbne ots peensoole lingude vahel ja seal katab ta soolestikku «põllena» ventraalsest küljest.

Suure rasviku sõõrjast kinnitusviisist tingituna pääseb tema lehtedest piiratud sisemusse (rasvikupauna) üksnes kitsa avause kaudu, mis asetseb maksa parema sagara, kaksteistsõrmiku ja pankrease vahel. Organeid katvat peritoneumi nimetatakse vistseraalseks ja kõhuseina katvat parietaalseks peritoneumiks. Kõhukelme vistseraalse ja parietaalse lehe vahel asetseb pilujas peritoneaalõõs, mis on täidetud vähese hulga (mõnikümmend milliliitrit) seroosvedelikuga.

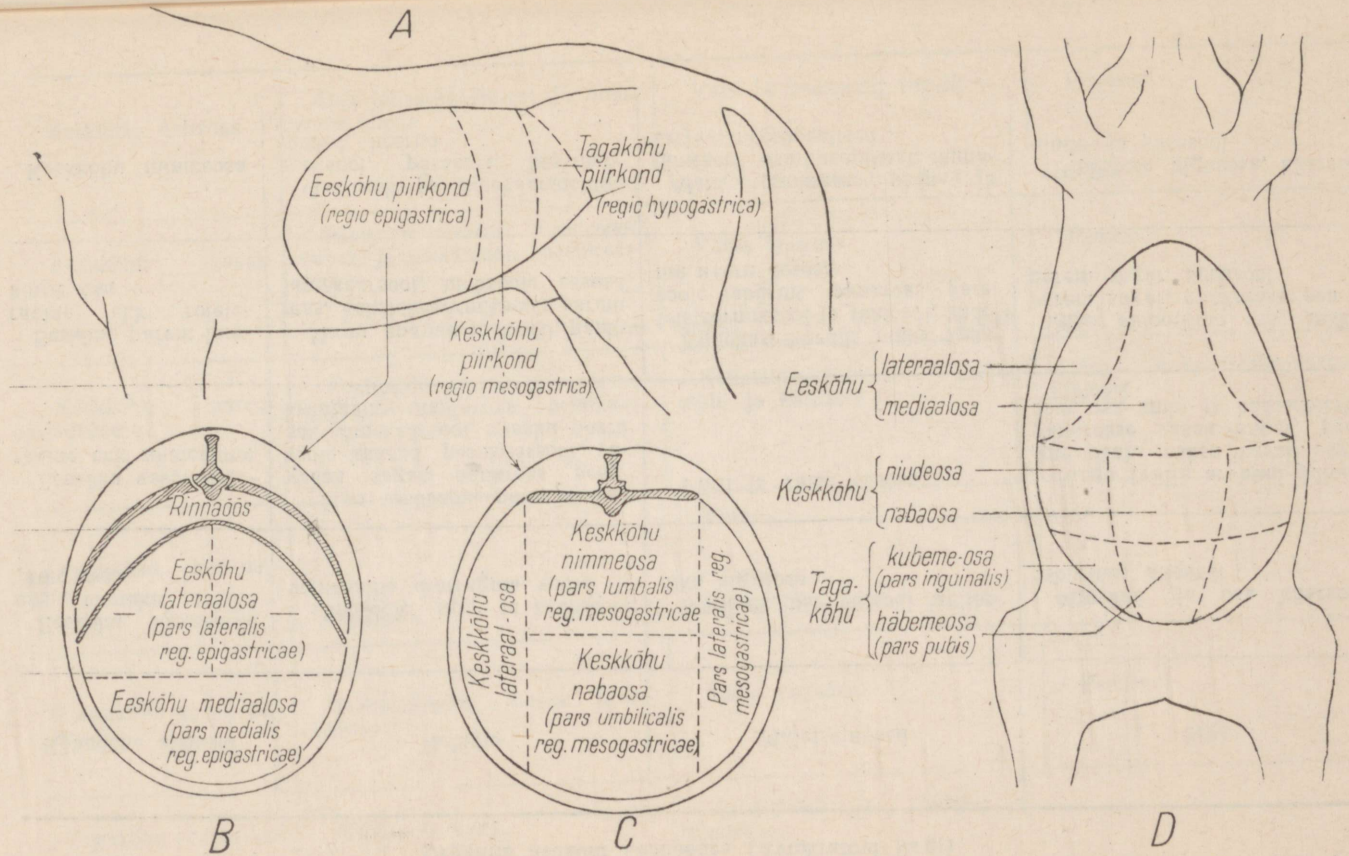
Kõhukelme on (eriti hobusel) väga tundlik nakkuste suhtes ja seepärast on kõhuseina läbivad saastunud haavad loomale eluohtlikud.

Kõhukelme all asetseb kõhu ristfastsia, mis seostub eraldamatult tema all asetsevate kõõlusjate moodustistega (vahelihasepeegel, kõhu ristlihase lamekõõlus) ning läheb üle dorsaalsel seinal niude- ja vaagnaõõnes vaagnafastsiaks.

Üksnes emasloomade kõhuõõnel on kaudne seos välismaailmaga: munajuha eesmise (abdominaalse) ava kaudu pääseb siit torujatesse suguorganitesse ja viimaste kaudu välja. Seda teed kasutab munarakk munasarjast läbi kõhuõõne munajuhasse pääsemiseks ja sündiv noorloom emakast välismaailma ülemineku korral. Võimalikku vastupidist rännet nakkuspisikutele emassuguorganitest kõhuõõnde tõkestab munajuhade epiteeli ripskate, mille löögid on suunatud emaka poole.

Peale diafragmas leiduvate avauste läbib isasloomade kõhuseina kubeme- ehk ingvinaalkanal, mille kaudu kõhukelme tuppjätkena munandikotti ehk skrootumisse välja sopistub.

Transversaalpinnad, milledest üks riivab (tangeerib) viimase roide tagaserva ja teine puusanukki eest, jaotavad kõhuõõne ees-, kesk- ja tagakõhupiirkonnaks. Igaüks neist jaguneb omakorda ventraalseks, lateraalseks ja (keskkõhu kohal) dorsaalseks osaks järgmiselt (joonis 118):

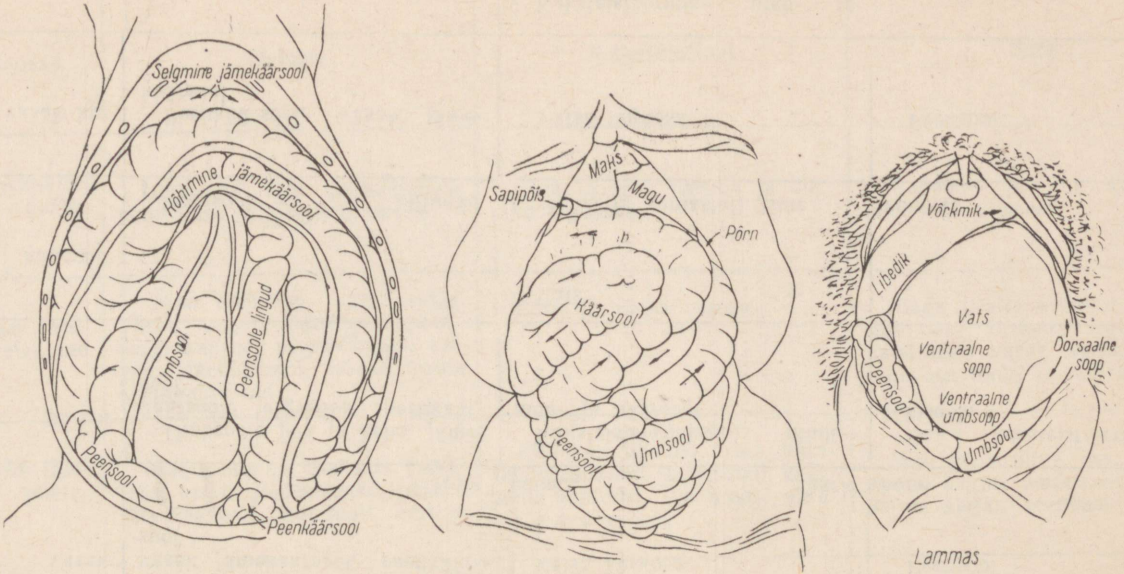


Joonis 118. Kõhuregioonid küljelt (*A*) ning alt (*D*) vaadatuna ja ristlõikes (*B* ja *C*) (Peamiselt Klimovi ja Akajevski järgi.)

Organite asukoht kõhuõõnes (Avtokratovi järgi)

Kõhuõõne alaosad	Hobune	Mäletsejalised	Siga
Eeskõhu mediaalne ehk rinnaku mõõkjätke osa	Umbsoole tipp ja käärsoole ventraalne diafragma koold	Võrkmik, osa vatsast ja libediku algusosa	Maopõhi ja osa käärsoole labürindi allosast
Eeskõhu vasak lateraalne ehk roietealune osa	Mao umbsopp, põrn, maksa vasak sagar, pankreas, peensoole käärud, peenkäärsool, vasak jämekäärsool, vasaku neeru kraniaalne ots	Põrn ja vatsa eesosa	Magu (välja arvatud pülooriline osa), maksa vasak sagar, pankrease vasak sagar, peensool, osa umb- ja käärsoolest
Eeskõhu parem lateraalne ehk roietealune osa	Magu, enamik maksast, pankreas, kaksteistsõrmiksool, parem jämekäärsool, umbsoole eesosa	Kiidekas, libedik, maks, kaksteistsõrmiksool ja tühisool, käärsoole labürint, pankreas, parema neeru eesosa	Mao pülooriline osa, maksa parem sagar, pankrease pea ja parem sagar, peensool
Keskkõhu nimmeosa	Osa umb- ja jämekäärsoolest, peensool, pärasool; keskmete juured, neerud	Vats, pankreas, peen- ja jämesool, osa kusejuhast, munasarjad, neerupealised	Umbsoole algusosa, käärsool, niude- ja pärasool

Keskkõhu nabaosa	Osa jämekäärsoolest ja umbsoole allosa	Vats ja peensool; rasvik	Peensool
	Täitunud	kusepõis ja (emastel) tiine	emakas
Keskkõhu vasak niudeosa	Tühisoole käärud, niudesool, vasak jämekäärsool, peenkäärsool	Vatsa keskosa	Peensool
	Tiine	emaka vasak	sarv
Keskkõhu parem niudeosa	Umbsoole pea ja keha, jämekäärsoole algusosa, peenkäärsool	Kaksteistsõrmiksool, niude-, umb- ja käärsool	Osa kaksteistsõrmiksoolest, tühisool
Tagakõhu häbemeosa	Peensool, täitunud	Vats kusepõis ja (emastel) tiine	emakas
Tagakõhu vasak kubemeosa	Peenkäärsool, vasak jämekäärsool	Vatsa tagaosa	Peensool
Tagakõhu parem kubemeosa	Umbsoole keha	Kaksteistsõrmik-, umb- ja niudesool	
	Tiine	emaka parem	sarv



Joonis 119. Põllumajandusloomade kõhuelundid ventraalselt küljelt vaadatuna.

Eeskõhupiirkond
1) parem ja vasak lateraalne ehk roietealune osa
2) mediaalne ehk rinnaku mõõkjätke osa

Keskkõhupiirkond
1) parem ja vasak niudeosa
2) mediaal- ehk nabaosa
3) nimmeosa

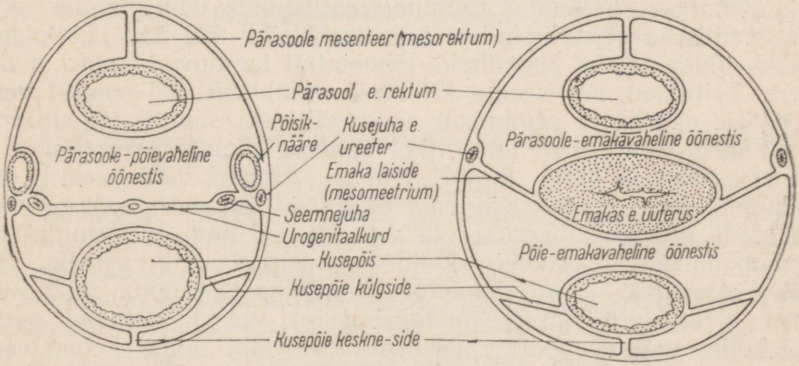
Tagakõhupiirkond
1) parem ja vasak kubemeosa
2) häbemeosa

Niudeosa ülemist, tavaliselt lohustunud ala nimetatakse t ü h i m i k u k s.

Kõhuõõnes paiknevad väga mitmesse süsteemi kuuluvad organid: seedeorganitest magu, sooled (joonis 119), maks ja pankreas; kuseorganitest neerud, kusejuhad ja osalt põis; suguorganitest isastel seemnejuha ja emastel munasarjad, munajuhad ja emaka eesosa; vereloomeorganitest lümfisõlmed ja põrn ning endokriinorganitest neerupealised. Neile lisanduvad veel verening lümfisooned ja närvid. Kõhuõõneorganite paigutus põllumajandusloomadel on tabeli kujul esitatud lk. 214 ja 215.

VAAGNAÕÕS (*CAVUM PELVIS*)

Vaagnaõõnt piiravad luine vaagen, vaagna laisidemed ja viimastest väljaspool asetsevad lihased. Vaagnaõõne eesmine osa on peritoneaalõõne kaudaalseks jätkuks. Kõhukelme tungib siin



Joonis 120. Organite paigutuslikud suhted ja kinnitusviis vaagnaõõne intraperitoneaalses osas isasloomal (vasakul) ja emasloomal (paremal).

vaagnaorganite vahel kaugele tahapoole, moodustades õ õ n e s t i s t e k s ehk e k s k a v a t s i o o n i d e k s nimetatavaid pilujaid ruume selgroo ja pärasoole, pärasoole ja emaka, emaka ja põie ning põie ja ventraalse kõhuseina vahel (joonis 120). Isasloomal

asetseb pärasoole ja põie vahel ainus kõhukelme sopis (pärasoole-põie õõnestis). Kõhukelme sopistest tagapool paiknevat vaagna-õõne osa nimetatakse retroperitoneaalseks ehk kõhu-kelmeväliseks. Siin asetsevad organid — pärasoole lõpposa, isas-loomadel kusiti vaagnaosa ühes lisasugunäärmetega ja emastel tupp ühes tupe-esikuga — on väljastpoolt ümbritsetud kohева-kiulise sidekoega.

Väljastpoolt märgatavat, päraku ja välissuguorganite (häbeme, munandikoti) vahel asetsevat vaagna tagaseina nimetatakse lahklihaks ehk perineumiks.

SEEDESÜSTEEMI TALITLUS

Seedimise ja seedefüsioloogia mõiste ning ülesanded

Seedekanalis toimuvaid protsesse, mille kaudu toitained muu-detakse imenduvaks, s. o. soolest verre pääsevaks, nimetatakse seedimiseks. Kitsamana kasutatult haarab seedimise mõiste vaid toitainete lõhustuslikke protsesse seedekanalis, kuid laiemas ja tavalisemas mõttes kuuluvad siia ka seedeorganite endi talitlus-likud protsessid. Seedefüsioloogia kirjeldab mitte üksnes toidu muutumist seedekanalis, vaid on suuremal määral huvitatud seedeorganite endi füsioloogiast, suukoopa ülesandest, mao ja soolte talitlusest jne. Seedeorganite talitluse abita võivad toitained vaid matsereeruda või roiskuda; nende korrapärane seedumine eel-dab seedeorganite regulaarset ja kooskõlastatud talitlust.

Loomorganism suudab toitaineid ehituslikuks ehk plastiliseks ja energeetiliseks otstarbeks kasutada vaid siis, kui nad kindlakuju-listeks lihtsamateks ühenditeks lõhustatult kanduvad seedekanalist verre. Toitained, mis seedumatult või muul põhjusel soolest verre ei pääse, ei rikasta organismi energeetiliselt; samuti jäävad toit-ained kasutamata sel juhul, kui nad organismi (verre) satuvad lõhustamatult ja seega liigivõõrastena. Viimane väide kehtib eriti valkude kohta. Toidus leiduvaid toitaineid suudab loomorganism omastada ehk assimileerida üksnes siis, kui nad on lammutatud neid moodustavateks «ehituskivideks»: valgud amiinhapeteks, ras-vad glütseriiniks ja rasvhapeteks, tärklis ja tselluloos glükoosiks. Need «ehituskivid» on (peale rasvhapete) vees lahustuvad; nende molekulide väiksuse tõttu pääsevad nad läbi soole seina verre ning nad on kaotanud liigi- ja organispetsiifika. Üksnes neid suu-dab organism kasutada energiaallikatena ja lähtematerjalina kehaomaste ainete sünteesimisel.

Seega on seedimise ülesandeks: 1) muuta toit vees lahustuvaks, sest üksnes sellisena võib ta alluda kiiretele keemilistele prot-sessidele, 2) muuta toitained imendumis- ehk resorptsioonivõimeli-seks nende lõhustamise teel «ehituskivideks» ja 3) kaotada valkude kasutamatust ja toksilisust põhjustav liigiomapära.

Seedimine toidu purustamise, toitainete lõhustamise ja lõhustatud toitainete imendumise näol teostub seedeorganite väga mitmekesise talitluse vahendusel. Seedeorganite talitlus jaguneb: 1) mehaaniliseks (toidu haaramine, purustamine, peenestamine, segamine, edasitoimetamine ja seedimata toiduosade kõrvaldamine rooja näol), 2) sekretoorseks (seedenõrede ja lima valmistamine seedenäärmete poolt), 3) ekskretoorseks (mitmekesiste orgaaniliste ja anorgaaniliste ainete kõrvaldamine organismist seedeorganite kaudu, 4) bakteriaalseks ja mikrofaunaliseks (bakterite ja infusooride poolt seedekanalis teostatav toitainete lagundamine) ja 5) imenduslikuks ehk resorptiivseks (seeditud toitainete suunamine seedekanali seina kaudu verre).

Lisaks loetletule toimub seedekanalis mitmete (B-rühma) vitamiinide (tiamiin, riboflaviin, püridoksiin, pantoteenhape, biotiin) sünteesimine bakterite poolt ning mao ja kaksteistsõrmiku limaskestas moodustuvad vereloomet stimuleerivad ained (antianeemilised faktorid), millede puudumisel langeb erütrotsüütide arv veres.

Toidu ja toitainete endi muutumiste seisukohalt lähtudes eristatakse mehaanilist seedimist (toidu purustamist ja peenestamist füüsilise jõuga) ja keemilist ehk fermentatiivset seedimist (toitainete lõhustamist «ehituskivideks» fermentide ehk ensüümide vahendusel).

Mitmetele seedeorganite talitlustele oleme osutanud juba nende anatoomilise kirjelduse osas. Järgnevalt aga vaatleme esiteks seedeprotsesside kulgemist seedekanali alaosades ja seejärel üksikasjalisemalt seedesüsteemi tema talitluste seikukohalt tervikuna, aluseks võttes talitluste ülal esitatud jaotust.

Seedeprotsesside kulgemine seedekanali alaosades

Suuseede. Imetajatel loomadel toimub suus toidu mehaaniline purustamine, toidu vedeldamine ja lahustuvate ainete ekstraheerimine (väljaleotamine) toidust sülje abil, toidu kontrollimine sobivuse suhtes maitsmisanalüsaatori poolt ja kogu seedekanali sekretoorsete ja motoorsete reflekside vallandamine suukoopas asetsevate retseptorite (eriti kemoretseptorite) ärritamise teel; ühtlasi libestatakse toit siin neelamise otstarbel limase sülje varal (põllumajandusloomadel peale sea söögitorus limanäärmeid ei leidu) ning mäletsejalistel säilitatakse suukoopasse avaneva parotiidnäärme leelisese nõre abil eesmagude sisaldise ühtlane reaktsioon. Keemilisele seedimisele seevastu toit suukoopas märkimisväärselt ei allu, sest põllumajandusloomade süljes puuduvad arvestataval määral fermendid ja ka toiduga kaasatoodud taimsete fermentide toimeks on suus viibimise aeg liiga lühike.

Suuseedet tuleb hinnata peamiselt mehaanilise seedimise seisukohalt. Mida tõhusamalt see toimub (mäletsejalistel teostub see hoopis kahekordselt), seda intensiivsem on kogu seedekanali talitlus ja seda põhjalikumalt toimub seedimine maos ja sooles. Põhjalikku suuseedet tagavad hammaste hea tervisliku seisundi kõrval toidu maitsvus ja füüsiline iseloom.

Seedimine eesmagudes. Eesmagudes jätkub toidu mehaaniline peenestamine vatsa ja võrkmiku jõuliste kontraktsioonide vahendusel ja kiidekalehtede vastastikuse hõõrdumise tagajärjel. Samal ajal toimub siin toiduosakeste pundumine, mis soodustab fermentide lõhustavat toimet. Peamine tähtsus eesmagudes toimuvas seedimises langeb bakterite ja ripsloomade fermentatiivsele talitlusele, mille tagajärjel lõhustatakse tselluloos ja muudetakse taimne valk bioloogiliselt väärtuslikumaks bakterite ja infusooride valguks, mis seeditakse hiljem libedikus.

Looma enda poolt produtseeritud fermente eesmagudes ei ole, sest eesmaod on näärmetud. Seetõttu puudub siin ka looma enda poolt produtseeritud tselluloosi lõhustav ferment — tsellulaas.

Koos fermentatiivsete lõhustusprotsessidega toimub eesmagudes (vatsas) olulisel määral ka süsivesikute, eriti tselluloosi lõhustusproduktide (äädikhappe, võihappe jt.) imendumine verre.

Maoseede. Libedikus ning hobuse ja sea maos toimub üksnes keemiline seedimine; toidu mehaaniline purustamine pärismaos puudub. Keemiline seedimine haarab maos kõiki orgaanilisi aineid (valke, rasvu ja süsivesikuid), kusjuures amülolüütilised (tärklist lagundavad) protsessid toimuvad peamiselt taimsete fermentide arvel ja libedikus ka nende fermentide varal, mida on valmistanud bakterid. Amülolüütilist seedimist maos soodustab mao vähene liikuvus maoläve (kardia) piirkonnas, mis võimaldab toidul pikemat aega säilitada amülaasi toimeks vajalikku aluselist või neutraalset reaktsiooni. Alles maosisaldise hapestumisel (maonõre tungimisel toidumassi sügavusse) algab intensiivne valkude seedimine, mille tagajärjel toiduvalgud muutuvad lihtsamateks ühenditeks — albumoosideks ja peptoonideks. Samaaegselt teostub siin ka rasvade lõhustamine rasvhapeteks ja glütseriiniks. Söömise järel toimuvad hobuse ja sea maos mõnda aega amülolüütiline ja proteolüütiline seedimine kõrvuti ja alles mõne tunni pärast asenduvad need puhtproteolüütilise seedimisega. Seedeproduktide suhtes maol märkimisväärset imendusvõimet ei ole. Mao liigutused tagavad maosisaldise segamist maonõrega ja maosisaldise edasitoimetamist maovärati piirkonda ning siit soolde.

Seedeülesande kõrval toimib magu toidu varupaigana, toidu soolde edasipääsemise reguleerijana ning teataval määral ka patogeensete (haigusttekitavate) mikroobide hävitajana (bakteritsiidne toime). Samuti on magu vereloomet (punaliblede teket) soodustav organ.

Sooleseede. Sooleseede ei alga mitte kõikidel loomadel vahetult pülooruse taga, vaid sõltuvuses pankreasejuha ja sapi ühisjuha

suubumispaiga kaugusest. Pankreasejuha suubub kaksteistsõrmikusse hobusel 10—12, seal 12—20, lambal 30—35 ja veisel 80—110 sm püloorusest eemal. Vastavalt sellele lakkab põllumajandusloomadel peale mäletsejaliste maoseede sooles järsku, kuid mäletsejalistel jätkub ta ka soole algusosas.

Sooleseede algab maosisaldise neutraliseerimise ja segunemise momendist pankrease nõrega ja sapiga. Kõige suurem osatähtsus on peensooles toimuvas seedimises pankrease fermentidel; nende toimel muutuvad valgud ja valkude peptilise seedimise produktid amiinhapeteks, tärklis ja teised süsivesikud (peale tselluloosi) monosahhariidideks ja rasv glütseriiniks ning rasvhapeteks, s. o. aineteks, mis on resorptsioonivõimelised ja millede energiasisaldus pole seejuures lähteainetega võrreldes oluliselt vähenenud. Rasva seedimises on oluline tähtsus sapil.

Peensoole sisaldis kannab küümuse ehk toitkõrdi nimetust. Ta on mäletsejalistel hele- kuni tumeroheline, hobusel kollakas kuni pruunikas ja seal kollakas vedelik. Tema koguse ja koostise kohta esitame andmeid alljärgneva tabeli kujul.

Põllumajandusloomade küümuse kogus ja koostis

Loomaliik	Küümuse ööpäevane kogus liitrites	Küümuse hulk 1 kg toidu kuivolluse kohta (liitrites)	Küümuse veesisalduse %	Küümuse valgusisalduse %	Küümuse mineraalainete sisalduse %	Seedenõrede hulk küümuses (liitrites)
Veis	250	14,5	95,6	1,18	0,86	üle 150
Lammas	25	14,0	94,2	1,36	0,91	15—20
Hobune	260	14,7	93,7	1,09	0,85	kuni 190
Siga	75	15,0	91,5	1,36	1,03	kuni 50

Esitatud andmetest nähtub küümuse koostise ulatuslik sarnasus põllumajandusloomadel ja tema koguse kindel vahekord toidu kuivolluse hulgaga, mida ta ületab keskmiselt 15-kordselt. Küümuse koostist kontrollitakse seedekanali kemoretseptorite poolt ja tema koostise kõikumised ei ole palju suuremad kui teiste füsioloogiliste vedelikkude (vere, lümfi, tserebrospinaalvedeliku) muutuste amplituudist.

Küümuse spetsiifiline koostis tagatakse seedenõrede suurte koguste ja koostise kaudu kui ka toidu edasitoimetamise erineva kiirusega. Toidu ettevalmistamine niisutamise, keetmise, sileerimise jne. näol aitab sellise koostisliku konstantsuse säilitamiseks kaasa.

Valgu, rasva ja süsivesikute seedeproduktide hulk väheneb peensooles pidevalt kaudaalses suunas imendumise tõttu.

Küümuse reaktsioon on sigadel, vasikatel ja lammastel tavaliselt nõrgalt happeline, harvemini nõrgalt aluseline. Hobusel ja

veisel seevastu piirdub happeline reaktsioon üksnes kaksteistsõrmiksoole algusosaga; tühisoole ja niudesoole sisaldis on neil loomadel enamasti nõrgalt alkaalne või neutraalne.

Seedimine jämesooles. Kõikidel põllumajandusloomadel, eriti taimtoidulistel, jätkub seedimine ja seeditud toidu imendumine veel olulisel määral jämesooles. Seedeprotsesside kandjaks on siin peensoolest ületulnud fermentide kõrval peamiselt bakterid ja ripsloomad. Jämesoole enda näärmete poolt valmistatud limase nõre vähene kogus on seedefermentide poolest väga vaene. Eriti suurt tähtsust omab jämesooles toimuv seedimine hobusel, sest jämesool on siin ainsaks tselluloosi seedimise paigaks (umbsool ja jämekäärsool). Aga ka teistel loomadel seisab jämesooleseede peamine tähtsus tselluloosi käärimises. Siin toimuv bakteriaalne seedimine sarnaneb üldiselt eesmagudes toimuva seedimisega.

Jämesoole lõpposas (hobusel peenkäärsoolest alates) asenduvad seedeprotsessid toidujääkide roiskumise protsessidega. Viimati mainitud protsesside kaudu tekkivad produktid pole enam organismi poolt kasutatavad: nad eemaldatakse kas roojaga või verre imendunult muudetakse maksas mürgivabaks ja eritatakse siis uriini kaudu.

Seedeorganite mehaaniline talitlus

Mehaaniline seedimine teostub seedekanali kõikides osades ja tema kandjaiks on hammaste kõrval lihaskoelised moodustised (keel, mokkade, põskede ja mälumislihased, seedekanali lihaskest). Mehaaniliseks ja keemiliseks seedimiseks vajalik energia pärineb toidust ja ta on seda suurem, mida koredam on toit. Eriti suur osa toiduenergiast kulub mehaanilise seedimise katteks taimtoidulistel loomadel (hobune ja mäletsejalised). Toitude ettevalmistamisega (hautamine, leelistega mõjustamine, pärmistamine) on võimalik vähendada nende peenestamiseks vajalikku energiakulu, tõstes samal ajal toidu maitsvust.

Seedekanali mehaanilist talitlust iseloomustame järgnevalt toiduvõtu, mälumise, seedekanali liigutuste ja roojamise kirjelduse näol.

Toiduvõtt. Toitu haaravad loomad mokkade, keele ja lõikehammaste varal, juhindudes toidu valikul nägemise, haistmise ja maitsmise abil.

Etteantud toitu haarab hobune mokkadega, karjamaarohtu aga mokkadest paljastatud lõikehammastega. Veis juhib toitu suhu kaugele välja ulatuva keelega, mille järel rohi lõikehammastega hambaplaadi vastu surutult peanõksakuga maapinnalt rebitakse. Lammas haarab rohtu hammaste ja mokkadega, lõigates seejuures rohu ära maapinnale lähemalt kui veised või hobused. Etteantud toidu korral kasutab siga lõugu ja keelt, kuid põllul umbrohu (eriti orasheina ja ohakate) juurte tuhnimisel nimetatuile lisaks kärssa.

Söömise intensiivsuse määrab toidu maitse kõrval tema füüsiline ilme. Eriti kehtib see karjamaa rohtkatte kohta. Veisel jaguneb ööpäev söömis-, mäletsemis-, jõudeoleku- ja puhkeajana niiviisi, et söömisajale, samuti nagu mäletsemisele, langeb sellest kummalegi keskmiselt 8 tundi. Selle aja kestel suudab ta piisavalt toituda vaid siis, kui karjamaarohi on küllalt tihe, kuid seejuures keskmise pikkusega (10—15 sm). Üle 20 sm pikka rohtu, mis on madalast hõredam, suudab veis sama aja jooksul süüa märgatavalt vähem, mis avaldub ka tema piimaproduktsioonis. On arusaadav, et sellist asjaolu tuleb kultuurkarjamaade rajamisel ja hooldamisel arvestada.

Joomine toimub põllumajandusloomadel imemise teel: imeva (negatiivse) rõhu tagajärjel, mis tekib keele tagasitõmbamise ning alalõua eemaldamise tõttu suukoopas, voolab vedelik suhu mokkadevahelise pilu kaudu; samal ajal on suukoobas hingamisteedest eraldatud. Hobune ja mäletsejalised asetavad juues vette vaid suupilu keskosa, siga aga kogu suupilu. Kui osa sea suupilust vedelikust välja jääb, kaasneb kaasavoolava õhu tõttu joomisega lurin.

Põllumajanduslindudele on iseloomulik pea tõstmine igakordse sõõmu neelamisel; sel viisil valgub vesi kurku oma raskuse tõttu (ilma keele tõuketa).

Mälumine. Hammaste abil toimuvat toidu mehaanilist peenestamist suus nimetatakse mälumiseks. Mälumine erineb liigiti, mis muuhulgas järeldub hammaste erinevast ehitusest.

Mälumine toimub: 1) hõõrumise (hobune, mäletsejalised), 2) pigistuse (siga) või 3) lõikamise (lihatoidulised) teel.

Mõlemapoolsed purihammaste read asetsevad üla- ja alalõuas seal kohakuti, kuid taimtoidulistel on ülalõua purihammaste kaarte vahe alalõua hammaste omast tunduvalt laiem (joonis 86). Lisaks sellele on taimtoiduliste purihammaste mälumispinnal korrapärased risti paiknevad vaod (kurrulised hambad); seal seevastu on mälumispind ümarköbruline.

Nii öeldust kui ka jooniselt 86 nähtub, et lihatoidulised ei saa lähendatud lõugu liigutada külgedele: nende alalõug liigub vaid üles-alla, kusjuures hambad ise töötavad kääridetaoliselt (lõikamistüübiline hammastik). Sea hambad purustavad toitu peamiselt pigistuse teel (pigistushammastik). Taimtoidulistel toimub toidu peenestamine eeskätt alalõua liigutustega külgedele, s. o. hõõrumise teel (hõõrumistüübilised purihambad). Alalõua tõstjad kui jõulist liigutust tingivad lihased (oimu-, mälumis- ja tiiblihased) ületavad alalõua langetajalihaseid tugevuses (läbimõõdus) mitmekordselt.

Keel ja põselihased juhivad toidu purihammaste vahele. Välja arvatud veis, mäluvad loomad suletud mokkadega.

Haaratud toidu mälumine toimub põhjalikumalt üksnes hobusel ja seal. Mäletsejalised mäluvad söömise ajal pealiskaudselt, mille tõttu nad teistest taimtoidulistest kiiremini täituvad; põhjalik

toidu peenestamine toimub neil mäletsedes. Ühe toidupala peenestamiseks teeb hobune 30—50, veis 15—30 ja lammas veelgi vähem mälumisliigutust. Mälumisliigutuste arv sõltub toidu iseloomust. Nende minutisagedus on hobusel umbes 70—80 ja veisel (heina süües) keskmiselt 80. Üldiselt ei mälu põllumajandusloomad toidupala mitte üle 1 minuti.

Siga mälub vedelat toitu vaid mõne korra, teratoitu aga niisama põhjalikult kui hobune.

Neelamine. Toidu ja vee transporti suust makku nimetatakse neelamiseks. See on reflektoorne, piklikus ajus paikneva neelamiskeskuse poolt reguleeritav toiming, mis algab kurgukitsuse piirkonnas (keelepäral ja pehmes suulaes) leiduvate mehhanoretseptorite ärritamisel toidu või ravimpilli või -kapsli poolt.

Neelamise puhul hingamispilu sulgub, tagasõõrmed ehk koaanid kattuvad ülestõusva pehme suulaega ja hingamine peetub. Neelatav toidupala tõugatakse keelelihaste jõulise kontraktsiooni abil keelelt kurku. Samal ajal tõmbub keeleluu ühes kõrisõlmega ettepoole, millega kaasneb söögitoru sissekäigu avanemine.

Neelamise puhul on oluline pea vaba seis. Pea liigsel tõstmisel või taha sirutamisel tõkestub neelamine. Loomadele vedelaid ravimeid suu kaudu manustades patustatakse sageli, jättes kõne all oleva asjaolu arvestamata; vedelik voolab sel puhul vaba teed kaudu kõrisse ja kopsudesse.

Söögitorus kandub toidupala edasi peristaltiliste liigutuste abil, mis toimuvad sel teel, et vahetult pala ees (mao pool) asetsev sein (lihaskest) lõtvub, kuid neelatava pala taga (kurgu pool) esineb samas pala edasitõukav ahenemislaine. Söödapala edasiviiva lõtvumis- ja ahenemislaine vallandamiseks on vajalik kurgukitsuse piirkonnas limaskesta mehaaniline ärritus. Söögitoru paikne ärritus peristaltilisi liigutusi ei põhjusta. Kui läbilõigatud söögitorusse toidupala asetada, püsib see paigal ja hakkab mao suunas liikuma ainult neelatamise puhul. Söögitoru peristaltiliste liigutuste tsentraalset juhitavust näitab muuhulgas asjaolu, et peristaltiline laine häirimata edasi kulgeb ka lõikega poolitatud söögitorus.

Toidupala ränne mööda söögitoru toimub väheste sekundite jooksul (hobusel kiirusega 35—40 sm/sek.). Veelgi kiiremini toimub siin vedeliku vool.

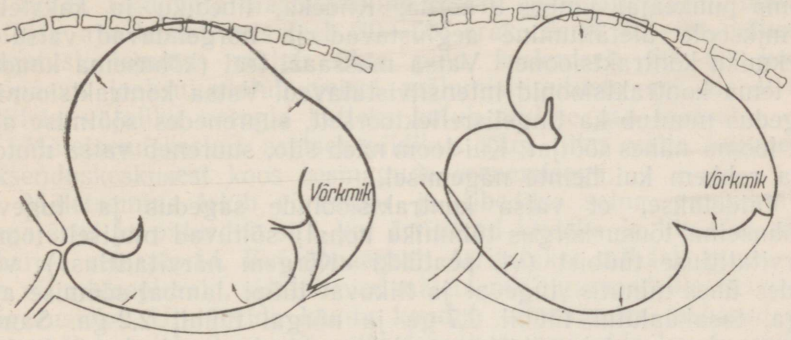
Oksendamise ja mäletsemise puhul esinevad söögitorus ka antiperistaltilised liigutused.

Neelamise vaheaegadel on söögitoru valendik sulgunud; tema limaskest moodustab sel puhul organi valendikku ulatuvaid pikikurde.

Uitnärvide läbilõikamise puhul kaovad söögitoru peristaltilised liigutused, kuid nad taastuvad mõne päeva pärast söögitoru maopoolses, silelihaskoelist lihaskesta omavas osas, kuna aga kraniaalne, vöötkiuline osa söögitorust jääb halvatuks (paralüseerituks).

Sea söögitoru submukoosas paiknevad limanäärmed aitavad kaasa söögitoru sisepinna libestamisele. Teistel põllumajandusloomadel nähtavasti piisab toidupala libestamiseks üksnes süljest, sest et neil söögitorus näärmed puuduvad.

Eesmagude motoorika. Eesmagude liigutused toimuvad kindlas ajalises järjestuses ja üksteisest sõltuvalt. Nad algavad võrkmikus kahe kiiresti teineteisele järgneva kontraktsiooni näol, mis korduvad iga $^1/_2$—1 minuti järel. Võrkmiku esimese kontraktsiooni puhul väheneb organi maht ligikaudu poole võrra ning sellele osalise lõtvumise faasi kaudu järgneva teise kontraktsiooni korral tühjub



Joonis 121. Kitse eesmagude kontuurjooned röntgenipildis vatsa alasopi kontraheerudes (vasakul) ja vatsa ülasopi ning võrkmiku kontraktsiooni ajal (paremal). Vaade looma paremalt küljelt.

võrkmik peaaegu täielikult (joonis 121). Maksimaalselt kontraheerunud võrkmik on veisel umbes rusikasuurune. Selliste jõuliste kontraktsioonide puhul võivad veisel teravad võõrkehad võrkmiku liistudesse tungida või organi seina läbi puurida, põhjustades kraniaalse rände korral (südamepauna või südant vigastades) südamepauna traumalist põletikku (traumalist perikardiiti).

Kirjeldatud kontraktsioonide korral tõukub võrkmiku sisaldis maoesikusse või vatsa lõtvunud ülasoppi, jõudes väga tugevate kontraktsioonide korral kuni umbsopini. Võrkmiku lõtvumise hetkel viskub toit maoesikust ja vatsast uuesti võrkmikku tagasi. Osa võrkmiku sisaldisest, mis on juba piisavalt peenestunud, pääseb kontraktsiooni ajal edasi kiidekasse.

Veel enne võrkmiku teise kontraktsiooni lõppemist algavad vatsa kontraktsioonid. Siin kontraheerub esmalt kraniaalne piit koos maoesiku seinaga, selle järel kaudaalne piit ühes dorsaalse pärgpiidaga kui ka mainitud moodustiste vahele jääv vatsa sein (ülasopp). Ülasopi lõtvudes kontraheerub vatsa alasopp koos ventraalse pärgpiidaga. Seega vatsa ülasopi kontraheerudes lõtvub tema ventraalne sopp ja viimase kontraktsiooniga kaasneb dorsaalse sopi lõtvumine. Sellised võrkmiku ja vatsa liigutused põhjustavad kogu toidumassi läbisegunemist.

Mainitud ulatuslike ja jõuliste vatsa liigutuste kõrval esinevad vatsas veel pinnalised peristaltilised liigutused, mis järgnevad üksteisele 2—3 korda minutis. Nende kaudu segunevad üksnes seina vahetus naabruses asetsevad toiduosad.

Vatsa liigutuste sagedus, kestus ja tugevus on määratavad väljastpoolt vaatlemise ja komplemise teel. Komplemise otstarbel hoitakse rusikas käsi vasaku tühimiku kohal tugevasti vastu kõhuseina. Et vatsa liigutused ei kordu alati võrdsete intervallide tagant, määratakse nende sagedust tavaliselt viie minuti kestel. Vatsa kontraktsioonid korduvad tähendatud aja jooksul veisel: söömise ajal umbes 14 korda, mäletsemisel keskmiselt 12 korda ja looma puhkeajal umbes 9 korda. Kiideka, libediku ja kaksteistsõrmiksoole ületäitumine aeglustavad ja nõrgendavad vatsa ja võrkmiku kontraktsioone. Vatsa massaaži teel (kõhuseina kaudu) on tema kontraktsioonid intensiivistatavad. Vatsa kontraktsioonide sagedus muutub ka tingelisreflektoorselt, suurenedes söötmise ajal või looma nähes söötjat. Kui loom näeb silo, suureneb vatsa motoorika rohkem kui heinte nägemisel.

Väidetakse, et vatsa kontraktsioonide sagedus ja tugevus (kõhuseina tõusu kõrgus tühimiku kohal) sõltuvad oluliselt looma närvitalitluse tüübist (vt. peatükki «Kõrgem närvitalitlus»), võrdudes ühes minutis tugevat ja liikuvat tüüpi lambal söömise ajal 3-ga, tasakaalutul tüübil 2,7-ga ja nõrgal tüübil 2,2-ga. Samas suunas langevad ka üksikkontraktsioonide kestus ja kontraktsioonide tugevus.

K i i d e k a s toimib filtreerimis- ja hõõrumisorganina. Tema aeglased, kogu organit üheaegselt haaravad seina kontraktsioonid järgnevad alati võrkmiku kontraktsioonidele ja nende toimel surutakse siinsest toitkõrdist välja liigne vesi; selle tõttu tundub kiidekas komplemisel (tapetud või surnud loomal) võrdlemisi kõvana.

Lähemalt selgitamata on kiidekalehtede liigutuste iseloom, kuid on teada, et nende vastastikuse hõõrdumise tagajärjel peenestatakse taimsed toidumassi osad.

Uitnärvi ärritus tõhustab mao ja soolte liigutusi ja sümpaatilise närvi ärritus pärsib neid, sulgedes samal ajal sfinkterid. Kui eesmaod kaotavad seose kesknärvisüsteemiga, siis võivad nende liigutused seinasisese närvipõimiku varal küll teataval määral jätkuda, kuid nende korrapärasus ja kindel järjekord (rütmika) kaovad.

Mäletsemine ehk ruminatsioon. Mäletsemiseks nimetatakse seda osa ruminantide seedetalitlusest, mille varal söömise ajal pealiskaudselt peenestatuna makku juhitud toit põhjalikuma purustamise otstarbel teist korda suhu saabub, et alles siis lõplikult edasi suunduda.

Mäletsemisprotsessis eristatakse kolme faasi: 1) toidu rännet maost suhu (rejektsioon), 2) toidu peenestamist suus ehk mäletsemist kitsamas mõttes (r e m a s t i k a t s i o o n) ja 3) toidupala teistkordset neelamist.

Mäletsemine algab vasikal keskmiselt kolmenädalases vanuses, aga kui emalooma mälumispalasid vasikale sööta, võib see protsess alata juba 8—10 päevases eas.

Täiskasvanud veisel algab mäletsemine keskmiselt $^3/_4$ tunni ja lambal 20—45 minuti järel pärast söömist. Tähendatud aeg pikeneb suure kuumuse puhul ja lüheneb looma täieliku puhkuse (lamamise) ajal ja siis, kui vatsa veesisaldus on piisavalt kõrge (kui loomal on alati saadaval joogivesi). Üksik mäletsemisperiood kestab veisel 40—50 minutit ja lambal 20—30 minutit. Mäletsemisperioodid toimuvad ööpäevas veisel keskmiselt 6—8 korda (enamvähem ühtlaste vaheaegadega) ja vajavad kogusummas 7—10 tundi. Toidupala taasmälumine kestab enamasti $^1/_2$—$^3/_4$ minutit, millise aja kestel veis teeb 30—50, erakordselt 70—90 mälumisliigutust; lammas mälub ühte pala keskmiselt 60—80 korda. Ööpäeva jooksul ulatub veisel mälumisliigutuste arv üle 40 000, milleks vajaliku energia katteks kulub oluline osa toidust.

Mäletsemiskeskus asetseb piklikus ajus, olles välja kujunenud oksenduskeskusest koos eesmagude arenemisega.

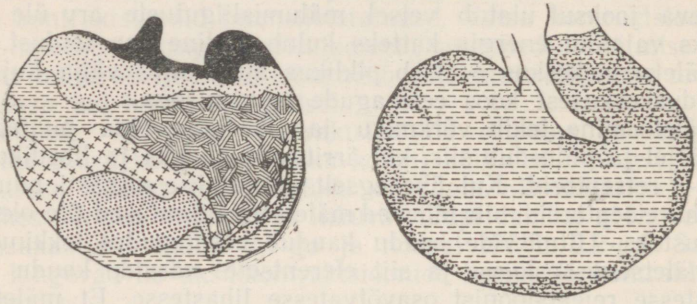
Mäletsemine tekib võrkmiku ja libediku seina puuteärrituse tagajärjel ja pidurdub siis, kui ärrituvad kiideka ja libediku rõhu- (baro-) retseptorid. Kui üheaegselt ärritatakse niihästi puute- kui ka rõhuretseptoreid, siis lähevad mäletsemisliigutused üle oksendusliigutusteks. Uitnärvide kaudu kandub eesmagudes tekkinud erutus mäletsemiskeskusse ja siit eferentsete närvide kaudu mitmesugustesse rejektsioonist osavõtvatesse lihastesse. Et mäletsemise ajal toit võrkmikus kord-korralt peeneneb ja peenestatud toidu ülemineku tõttu kiidekasse ja libedikku viimastes samal ajal siserõhk tõuseb, siis lakkabki rejektsioon mõne aja pärast ja algab uuesti alles siis, kui kiidekas ja libedik jälle oma sisaldisest osaliselt vabanevad ja kui maoesiku piirkonda on taas kogunenud vähem peenestatud toidumass. Uitnärvide läbilõikamisel kaob mäletsemisrefleks. Mäletsemisprotsessi algatavalt toimib ka udara, mitte aga naha teiste alade ärritus. Udara mehaanilisele ärritusele järgneb mäletsemine 5—12 sekundi möödumisel.

Toidupala suhu suunamine (rejektsioon) algab sügava inspiratoorse liigutusega, mis samaaegselt suletud hingamispilu tõttu tingib rinnaõõnesisese negatiivse rõhu suurenemist (pullil kuni 60 mm). Seetõttu avanenud söögitorru valgub peale kardia lõtvumist teatav kogus (veisel 80—140 g) veerikast maosisaldist, mille söögitoru antiperistaltilised liigutused suhu tõukavad. Neeluvagu ja eesmaod rejektsioonist otseselt osa ei võta; rejektsioon võib toimuda ka siis, kui eesmagude liigutused kunstlikult halvatakse või kui neeluvao huuled kokku õmmeldakse.

Enne suhu suunatud pala mälumist neelatakse selles kaasatulnud liigne vesi. Tagasi juhib loom mäletsetud ja sülje lisandumise tõttu paisunud pala ühes või kahes, harvemini rohkemas osas. Taasmälutud pala satub uuesti maoesiku piirkonda, mitte aga otseselt kiidekasse või libedikku. Tema taassattumist suhu

järgneva rejektsiooni momendil tõkestab rejektsiooni eel toimuv võrkmiku kontraktsioon, mille kaudu pala kardia piirkonnast eemaldatakse. Kuigi enamik mäletsetud toidust vahepeal kiidekasse ja libedikku pääseb, võib osa temast siiski korduvalt suhu sattuda.

Röhitus (*ructus*). Eesmagudes alaliselt toimuvate käärimisprotsesside tagajärjel tekkivate gaaside väljutamist söögitoru kaudu nimetatakse röhituseks. Seda reflektoorset protsessi, mis veisel ühes tunnis kordub keskmiselt 17—20 korda, tingib gaaside rõhumine vatsa seinale. Röhituse takistuse puhul, mis sageli esineb niiske ädalheina söömisel, areneb puhitus ehk tümpaania mao motoorika peatumise tagajärjel, mis omakorda on põhjustatud libediku ja peensoole kiirest täitumisest värske toiduga.



Joonis 122. Erinevalt värvitud katsetoidu kihistised hobuse maos üks tund peale söötmist (vasakul) ja värvitud joogivee (näidatud punkteerituna) paigutus toiduga täitunud maos (paremal). Joonis illustreerib vastavate katsete tagajärgi, millede põhjal toit püsib hobuse maos tunde kihistatuna ning millede põhjal vesi magu läbib peaaegu peatumatult ja toidusse oluliselt tungimata (maosisaldist lahjendamata).

Pärismao liigutused algavad nõrkade peristaltiliste lainete näol mao keskkohalt, kulgevad pülooruse suunas ja tugevnevad seejuures kord-korralt. Kardia ja maopõhja piirkonnas on liigutused niivõrd nõrgad, et toit püsib siin tunde ladestatuna makku sattumise järjekorras, ja üksnes pülooruses seguneb ta peristaltiliste lainete mõjul peatselt (joonis 122). Kõhuõõne avamine halvab mao liigutusi. Hobuse ja sea mao liigutused on tugevamad 2.—3. söömisjärgsel tunnil ja nõrgenevad märgatavalt pärast 6.—12. tundi. Rinnapiirkonna harjamine (naha puhastamine) intensiivistab hobusel mao liigutusi ja kiirendab toidu üleminekut soolde, mispärast soovitatakse hobust puhastada enne söötmist.

Oksendus. Oksenduseks nimetatakse mao või eesmagude (lindudel pugu) sisaldise väljutamist suu või nina kaudu. Oksendus on organismi mürgiste olluste ja magu liigse täitumise eest kaitsev toiming, sageli aga on ta ka patoloogiliste protsesside kaasnäht. Väga kergesti oksendavad koerad, kassid ja linnud. Kabjalised

ja ruminandid seevastu oksendavad harva või ei tee seda kunagi. Hobusel on oksenduse arvatavaks raskendajaks söögitoru viltune suubumine makku koos tema kardiaalset otsa ümberhaarava lihaskoelise linguga ja mao mitteulatumine kõhuseinani.

Oksendus on reflektoorne protsess, mida võivad põhjustada kurgust, maost, kaksteistsõrmiksoolest, südamest, emakast, neerudest, põiest, sisekõrva poolringkanalitest ja mujalt pärinevad (mehaanilised, keemilised või põletikulised) ärritused kui ka (inimesel) psüühilised elamused. Kogu protsessi reguleerib piklikus ajus paiknev oksenduskeskus. Oksendust tingivad ravimid (*emetica*) toimivad kas reflektoorselt või oksendustsentrumisse otseselt (näiteks apomorfiin). Oksendust võib tõkestada tõhustatud hingamisega.

Oksendus algab mao antiperistaltiliste liigutustega, mille abil maosisaldis surutakse kardia piirkonda; siit tõugatakse ta diafragma ja kõhulihaste kontraktsiooni tagajärjel läbi samal ajal reflektoorselt avanenud kardia söögitorusse ning selle antiperistaltiliste liigutuste abil suhu.

Hobusel väljub okse tema pika suulae tõttu peamiselt nina kaudu, mille tõttu osa oksest võib kergesti sattuda ka kopsudesse. Sageli leitakse haigel hobusel oksenduse puhul mao rebenemist.

Mõningat sarnasust omab oksendus mäletsejalistele omase rejektsiooniga, sest ka viimase puhul kandub mao (täpsemalt eesmagude) sisaldis suletud häälepilu ja avatud kardia korral tagasi suhu. Kuid vastandina rejektsioonile (mis toimub inspiratoorsete lihaste kontraktsiooni ja häälepilu suletuse tagajärjel), on oksenduses suur tähtsus kõhupressil (kõhulihaste kontraktsioonil). Pealegi kandub rejektsiooni puhul maost suhu maosisaldise reeglipärane kvantum (veisel keskmiselt 100 g), kuna aga okse hulk on väga varieeruv.

Toidu üleminek mao ühest kambrist teise ja maost soolde. Noortel, veel piimaga toidetavatel mäletsejalistel juhitakse vedelikud reflektoorselt sulguva neeluvao kaudu otseselt libedikku. Selline sulgumisrefleks püsib piima ja mõningate soolalahuste (näiteks 0,25%-lise vasksulfaadilahuse) suhtes kauemini kui vee suhtes, mida arvestatakse ravimite suukaudse manustamise puhul noortele loomadele; kui ravimid otseselt libedikku juhtida, avaldub nende toime kiirema imendumise tõttu rutemini kui eesmagudesse sattumise korral. Neeluvao sulgumise refleks kaob lõplikult lambail umbes 1-aastases ja veistel 2-aastases eas. Nõrgenema aga hakkab ta juba looma üle minnes piimsöödalt koresöödale.

Täiskasvanud mäletsejalistel sõltub vedeliku teekond vatsa ja võrkmiku sisaldise iseloomust. Kui see sisaldis on kore ja veevaene, siis peetub neelatud vedelik siin, kuid juhul, kui siinne toidumass on küllaldaselt peenestatud ja veerikas, võib ka täiskasvanul vedelik otseselt libedikku pääseda.

Neelatav tahke toit seevastu kasutab looma eale vaatamata alati ühtlast teed: söömise ajal pealiskaudselt peenestatud ja sül-

jega segatud toidupala (mis veisel kaalub umbes 100 g) jõuab alati maoesiku kaudu võrkmikku või vatsa. Mainitud eesmagude energilised kontraktsioonid tõkestavad toidu ladestumist neis. Võrkmiku sisaldis on veerikkam ja tavaliselt peenem kui vatsa oma. Kuid isegi mäletsetud toit ei pääse kiidekasse või libedikku otseselt, vaid kulgeb söömise ajal neelatud toiduga ühtlast rada.

Toidumassi edasipääsu kiidekasse reguleerib võrkmiku-kiideka ava kohal asetsev sulgur, mis puudulikult purustatud toidu korral sulgub ja üksnes peent toidumassi läbi laseb. Edasiseks eelduseks toidu pääsemisele kiidekasse on vatsa küllaldane täitumus ja piisav veesisaldus. Osaliselt võib sellistele nõuetele vastata ka mäletsemata toit (noor ädalhein), mispuhul tema üleminek algab varsti pärast söömist. Kuiva ja väga koreda toidu üleminek võimaldub aga mõnikord alles peale korduvat mäletsemist. Kord kiidekasse üleläinud toit enam tagasi ei pääse.

Kiidekas veel kord peenestatud toidumass suundub edasi libedikku.

Normaalse seedimise puhul lahkub mäletsejalistel küümus libedikust soolde regulaarsete lainete näol, mis korduvad keskmiselt üks kord minutis. Teistsugune on lugu siis, kui loomale söödetakse riknenud toitu või kui ühelt söötmistüübilt minnakse järsku üle teisele. Sel juhul muutub üleminek korrapäratuks ja võib ajutiselt peatuda kuni üle ühe tunni. Sellistel puhkudel esineb loomal isupuudus ja mäletsemine lakkab.

Seal algab küümuse üleminek maost soolde varsti pärast söötmist. Ühekordselt ülemineva küümusekoguse suurus on 5—160 ml ja intervall üksikute lainete vahel 10 sekundist kuni 17 minutini. Kõige ulatuslikumalt toimub küümuse üleminek siin just esimestel söömisjärgsetel tundidel (esimesel tunnil kuni 4 liitrit, üheksandal söömisjärgsel tunnil aga vaid 0,4 liitrit).

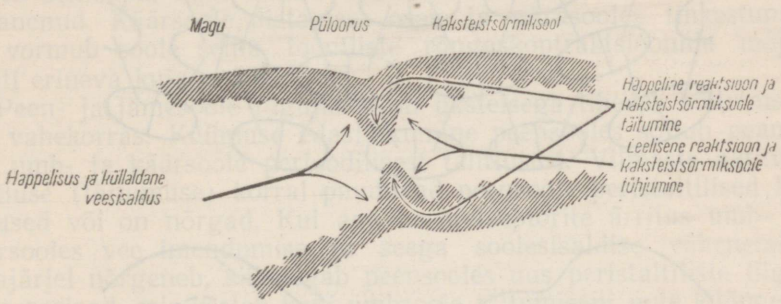
Ka hobusel algab toidu lahkumine maost kiiresti, nii näiteks kaerte puhul juba 7—9 minutit pärast söömist, kusjuures kogu söödud kaerte kogus on maost lahkunud viie tunni jooksul pärast söömist. Hobuse ärritamine meeldiva toiduga kiirendab mao tühjumist. Ühe tühjumislainega kandub hobuse maost soolde 10—120 ml maosisaldist; lainetevaheline intervall võrdub 0,5—16 minutiga.

Jook satub hobusel ja seal peatumatult ja maosisaldist kaasa viimata duodeenumisse. Peamiselt kasutab ta seejuures väikesel kõverikul moodustuvat vagu.

Magu kaksteistsõrmiksoolest eraldav sulgur püsib temas esinevate tsirkulaarsete lihaskiudude toonilise kontraktsiooni tõttu püsivalt suletuna. Maosisaldise edasipääs on võimalik üksnes sulgurlihase periooditi toimuvate lõtvumiste kordadel. Maovärati sulguri avanemist ja sulgumist põhjustavad reflektoorselt niihästi maosisaldise reaktsioon ja iseloom kui ka duodenaalküümus. Maosisaldise happeline reaktsioon ja küllaldane veesisaldus põhjustavad sulguri avanemist. Sel puhul duodeenumisse valguv toidumass toimib siit sfinkterit sulgevalt senikaua, kuni ülekandunud maosisal-

dis on neutraliseerunud ja kuni on edasi toimetatud duodeenumit pülooruse naabruses laiendav küümus. Alkaalne reaktsioon koos soole tühjenemisega aitab duodeenumi poolt kaasa maosulguri lõtvumisele (joonis 123).

Reaktsiooni kõrval omab maovärati sulguri avanemises olulist tähtsust toidu konsistents. Vedel ja puderjas toit hakkab peatselt (mõne minuti pärast) soolde valguma, kuid tiheda ja raskesti seeduva toidu puhul lahkuvad maost esimesed toiduosad alles mõnekümne minuti pärast. Kõige kiiremini läbib magu süsivesikuterikas toit ja kõige pikemalt peatub siin rasvarikas toit.



Joonis 123. Pülooruse sfinkteri sulgumist ja avanemist tingivad tegurid. (O r i g.)

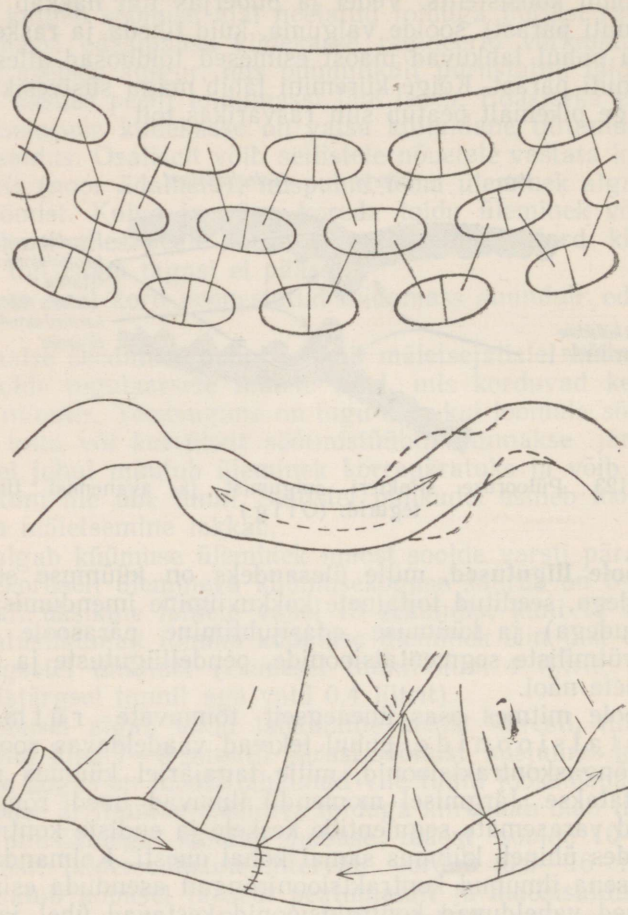
Peensoole liigutused, mille ülesandeks on küümuse segamine seedenõredega, seeditud toitainete kokkuviimine imendumispinnaga (soolehattudega) ja küümuse edasijuhtimine pärasoole suunas, esinevad rütmiliste segmentatsioonide, pendelliigutuste ja peristaltiliste lainete näol.

Peensoole mitmes osas üheaegselt toimuvate r ü t m i l i s t e s e g m e n t a t s i o o n i d e puhul tekivad vaadeldavas soolelingus tugevad rõngaskontraktsioonid, mille tagajärjel küümus mitmeks osaks jaotatakse. Järgmisel momendil ilmuvad uued rõngaskontraktsioonid varasemate segmentide keskele ja endiste kontraktsioonide kadudes ühineb küümus samal kohal uuesti. Kolmandal faasil võivad teisena ilmunud kontraktsioonirõngad asenduda esimestega jne. Sellised vahelduvad kontraktsioonid kestavad ühel ja samal kohal mõnikord üle poole tunni, ilma et nad edasi kannaksid soolesisaldist.

Rütmilised segmentatsioonid vahelduvad p e n d e l l i i g u t u s t e g a, millede abil küümus tõukub soolelingu ühest otsast teise ja vastupidi.

Küümuse edasikandumine toimub pärasoole suunas edasiliikuvate p e r i s t a l t i l i s t e t õ u g e t e abil. Viimased võivad tekkida soole igas osas reflektoorselt, vastusena soole seina pingutusele (kuhjunud soolesisaldis, gaas) või tema limaskesta mehaanilisele ärritusele, ja nende rektaalne kulgemissuund säilib isegi

sooletükil, mis väljalõigatult ning ümberpööratult on õmmeldud endisele kohale: siin liigub küümus mao suunas (joonis 124). Peristaltilised liigutused on seda tugevamad ja kiiremad, mida koredam ja mahukam on toit. Peristaltiline tõuge osutub tsirkulaarse lihas-



Joonis 124. Peensoole liigutuste vormid. Üleval rütmilised segmentatsioonid, vahepeal pendelliigutused ja all peristaltilised liigutused. (Ümberpöördud sooleosas säilib peristaltika kaasasündinud suund.)

kihi lainjalt edasiliikuvaks kontraktsiooniks, mis enese ees sunnib liikuma mõnekümne sentimeetri pikkust küümusesammast. Mäletsejaliste kaksteistsõrmiksooles toimub 3—6 peristaltilist liigutust minutis, küümuse edasiliikumine aga aeglustub tühisooles, kus selgemini esinevad rütmilised segmentatsioonid ja pendelliigutused.

Peensoole küümuse üleminek jämesoolde toimub jaoti. Tavaliselt sulgunud niude-umbsoole ava ümbritseva sfinkteri lõtvumine sõltub tema naabruses asetseva peen- ja jämesoole täitumusest. Kooloni täitumine tõkestab peensoole tühjumist. Mainitud sfinkteri talitlust reguleerib sisuse- (splanhnikus-) närv.

Jämesoole liigutused sarnanevad üldjoontes peensoole liigutustega, kuid on neist nõrgemad ja aeglasemad; peale selle lisanduvad neile siin veel antiperistaltilised kontraktsioonid. Antiperistaltilised liigutused esinevad vaid käärsoole proksimaalses osas (lambal proksimaalse lingu distaalse sääreni), kestes senikaua, kuni siinne soolesisaldis on küllaldaselt veest vabanenud. Käärsoole distaalses osas ja pärasooles tihkestunud roe vormub soole seina tooniliste rõngaskontraktsioonide mõjul liigiti erineva kujuga tükkideks.

Peen- ja jämesoole liigutused on üksteisega tihedas sõltuvuslikus vahekorras. Küümuse edasiliikumine peensooles sõltub peamiselt umb- ja käärsoole perioodilisest talitlusest. Viimaste aktiivse talitluse (täitumuse) korral puuduvad peensoole peristaltilised liigutused või on nõrgad. Kui aga baroretseptorite ärritus umb- ja käärsooles vee imendumise ja seega soolesisaldise vähenemise tagajärjel nõrgeneb, siis algab peensooles uus peristaltiliste liigutuste periood, mis kestab kuni umbsoole täitumiseni uute küümusemassidega.

Üldiselt tingib soolkanali baroretseptorite ärritus sooleliigutuste tõhustumist ärrituspaigal ja sellest tagapool ning peristaltiliste liigutuste nõrgenemist ärrituspaigast mao poole.

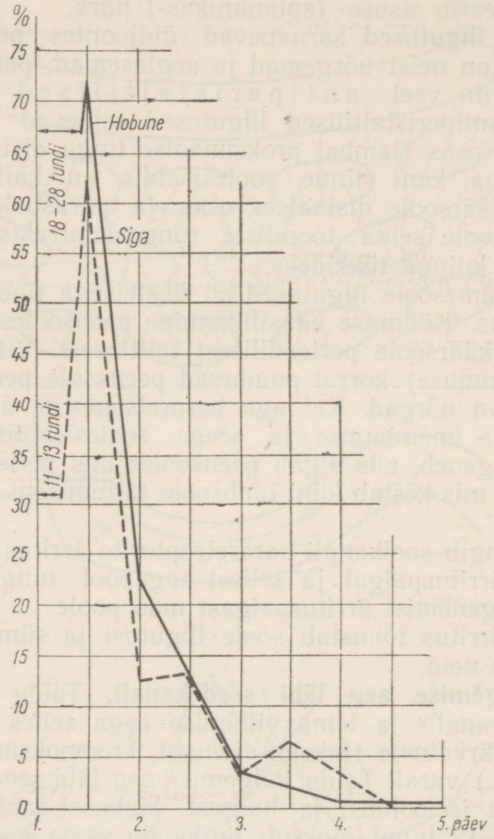
Uitnärvi ärritus tõhustab soole liigutusi ja sümpaatilise närvi ärritus pärsib neid.

Toidu kulgemise aeg läbi seedekanali. Toidu edasiliikumise kiirust seedekanalis ja tema viibimise aega selles jälgitakse toidule lisatud värvainete (fuksiin-diamant, kroomoksüüd, sudaan III, raudoksüüd jt.) varal. Toidu kulgemise aeg läbi seedekanali sõltub oluliselt toidu iseloomust ja hulgast. Hobusel lahkub toit maost keskmiselt 6—12 tunni jooksul; ligikaudu sama aja viibib ta ka peensooles. Umbsooles ja ventraalses jämekäärsooles püsib seeditav toidumass kummaski umbes 24 tundi ja edasise 24 tunni või isegi pikema aja pärast lahkub seedumata või resorbeerumata toit roojana kehast. Kuigi esmased toiduosad roojas lahkuvad juba enne 24 tundi (joonis 125), võivad seevastu mõningad toiduosad jämesoole sopistes peatuda üle 20 päeva.

Seal lahkuvad roojas esimesed toiduosad umbes 18—24 tundi peale söömist ning järgmise 12 tunni pärast, s. o. umbes 1,5 päeva järel, on jääkide eemaldumine üldiselt lõppenud. Kõige pikemat aega püsib toit ka seal jämesooles.

Mäletsejalistel on toidu peamiseks peatumispaigaks eesmaod (vats). Vatsast kaob sissesöödetud värvaine alles 6—8 päeva pärast. Ometi ei järeldu sellest, et ka vats selle aja kestel hoopis tühjuks. Isegi nälgiva veise vats ei tühju lõplikult kunagi. Toidu-

osade väljumine roojas algab veisel 7—8 tunni pärast ja lõpeb enamasti 11.—12. päeval. Lambal võrdub seedekanali läbimise aja algus 12—22 tunniga ja lõpp 20 päevaga.



Joonis 125. Toidu seedekanali läbimise aja kõverad.

Roe ja roojamine

Pärasooles peatuv ja siit perioditi väljutatav soolesisaldis kannab rooja nimetust. Roe moodustub: 1) toidu seedimata ja imendumata jäänud osadest, 2) soolelimast, irdunud epiteelirakkudest ja väljarännanud vere- või sidekoerakkudest, 3) seedekanali ekskretoorsetest produktidest ning 4) soolebakteritest (mikrofloorast) ja nende toimel tekkinud roiskumisproduktidest.

Rooja veesisaldus kõigub 68—83% vahel.

Ööpäevast rooja hulka ja roojamissagedust näitavad järgmised andmed:

Loom	Rooja kaal kg-des	Rooja kaalu % toidu ja joogi kaalust	Roojamise ööpäevane sagedus
Hobune	15 —20	30—60	5—12
Veis	15 —45	30—66	10—20
Lammas	1 — 3	31—41	10—20
Siga	0,5— 3		

Veise ja sea puderjas roe on vormitu; lambal ja hobusel koosneb ta üksteisega lõdvalt liitunud pallidest. Taimtoiduliste loomade roe on enamasti pruunjas- või hallikasroheline.

Vastsündinu esmane roe kannab mekooniumi ehk soolepigi nimetust.

Rooja väljutamist nimetatakse roojamiseks. See on tingelisreflektoorselt (ajukoore poolt) mõjustatav protsess, mille algatajana toimib pärasoole täitumus. Roojamisprotsessi reguleerib nimmeajus paiknev roojamiskeskus; selle vigastamise puhul muutub rooja eraldumine algul hoopis pidevaks ja püsib pärakusulgurite osalise halvatuse tõttu häirituna ka hiljem. Keskusest väljuvad impulsid kanduvad roojamisel kaastegevatesse lihastesse sümpaatiliste ja parasümpaatiliste kiudude kaudu, kusjuures parasümpaatilisi kiude mööda kulgev erutuslaine vallandab roojamisrefleksi ja sümpaatilise närvi ärritus pärsib roojamist. Roojamisel abistavad pärasoole lihaskesta kõhulihased ja diafragma.

Põllumajandusloomad võivad roojata niihästi püsti seistes, lamades kui ka kõndides.

Seedeorganite sekretoorne talitlus

Seedeorganite sekretoorse talitluse kandjaiks on seedenäärmed. Lähteainetest, mida veri neisse kannab, valmistavad nad seedenõresid ehk seedemahlu, milledest enamik sisaldab katalüütilise toimega seedefermente ehk seedeensüüme. Viimaste toimel lõhustuvad orgaanilised toitained (valgud, rasvad ja süsivesikud) imendumisvõimelisteks «ehituskivideks». Seega on keemiline seedimine seedeorganite sekretoorse talitluse tagajärg. Tuleb samas tähendada, et seedenõredes leiduvad seedefermendid ei ole ometi ainsad keemilise seedimise kandjad. Nende kõrval põhjustavad toitainete keemilist lõhustumist ka need fermendid, mida produtseerivad seedekanalis (eesmagudes ja jämesooles) elutsevad bakterid ja infusoorid. Mäletsejaliste puhul on viimaste osatähtsus eriti suur. Lisaks nimetatuile sisaldab põllumajandusloomade sööt ka ise rikkalikult mitmekesiseid taimse pärit-

oluga fermente, mis kuni toidu reaktsiooni hapestumiseni pärismaos samuti toimivad toitaineid lõhustavalt.

Fermendirikkad ja seetõttu suure seedejõuga on maonäärmete, pankrease ja peensoole näärmete nõre. Sülg seevastu ei sisalda põllumajandusloomadel nimetamisväärselt fermente. Ka jämesoole näärmed valmistavad eeskätt lima ja siin leiduvad seedefermendid on oletatavasti peensoolest üle kandunud. Mida suurem on seedenõrede kogus, seda rohkem toitainetest seeditakse ja omastatakse organismi poolt. Ööpäeva jooksul eritatavate seedenõrede (sülje, maonõre, pankrease nõre ja sapi) hulk on seal 30 liitrit, mullikal 100 liitrit ja täiskasvanud veisel üle 150 liitri.

Toidu mitmekesistamine tõhustab seedenäärmete talitlust. Ühesuguse toidu pikaajaline kasutamine seevastu vähendab seedenõrede hulka, mille tagajärjel langeb ka looma produktiivsus.

Fermentide kõrval eritavad seedenäärmed suurel määral vett ja mineraalaineid, maopõhja näärmed aga soolhapet ja peaaegu kogu seedekanali ulatuses valmistavad näärmed koos pinnaepiteeliga ka lima. Nende ainete abil säilitatakse seedekanalis toidumassi ja hiljem (maos) sellest tekkinud toitkördi veesisaldus ja reaktsioon igale seedekanali osale enam-vähem omasel tasemel, mis on oluline niihästi mikrofloora ja mikrofauna kasvuks, fermentide optimaalseks toimeks kui ka seedeorganite endi normaalseks talitluseks.

Mainitud ülesannet suudavad seedenäärmed täita vaid oma töö vastastikuse koordineerituse kaudu ning oma hulga ja koostise sõltuvuse tõttu toidu iseloomust. Vastavalt toidu iseloomule eritub mitte üksnes erinev hulk sülge ja muutub tema koostis, vaid sellest mõjustuvad ka mao- ning pankrease nõre kogus ja seedejõud. Üksikasjalisemaid andmeid esitame selles osas allpool. Sellist seedenäärmete talitluse tundlikkust toidu ja seedekanali sisaldise iseloomu suhtes võimaldab nende tihe seos närvisüsteemiga ja nende talitluse sõltuvus ajukoore talitlusest. Seedenäärmed vajavad oma tööks teatavat närvide kaudu nende juurde kanduvat ärritust ja närvisüsteemi vahendusel kohaneb näärmete töö vastavalt ärritusvahendi (toidu) iseloomule. Seejuures ei tarvitse ärritus paratamatult tabada seedeorganeid endid, vaid analoogilist toimet võivad omada ka toidu nägemine või haistmine või teiste loomade söötmisega seoses esinevad nägemis- või kuulmisärritused. Nii põhjustab suus viibiv toit mitte üksnes süljenäärmete talitlust, vaid mõjustab teataval määral seedeorganite talitlust seedekanali kogu ulatuses. Vastupidi, seedekanali eespoolsed osad sõltuvad oma töös ka nendest muutustest, mis toimuvad seedekanali tagapoolsetes osades. Sellise seedesüsteemi funktsionaalse terviklikkuse selgitas esimesena oma pikaajaliste uurimiste varal möödunud sajandi lõpul akadeemik I. P. Pavlov.

Järgnevalt iseloomustame sekretoorseid protsesse ja seedenõresid üksikasjalisemalt. Et seedenõrede olulisemateks koostisosadeks on seedefermendid, siis tutvume esmalt nende omapäraga.

Fermentidest üldiselt. Fermentideks, ensüümideks ehk orgaanilisteks katalüsaatoriteks nimetatakse valgulisi aineid, mis tingivad keemiliste reaktsioonide suunda ja kiirust, jäädes ise seejuures muutumatuks. Anorgaanilistest katalüsaatoritest erinevad fermendid selle poolest, et nad moodustuvad elavates rakkudes.

Oletatakse, et enamikule valkudele on omane teatav fermentatiivne toime. Fermentide molekulides on eriline tähtsus nende nn. aktiivsetel tuumadel, milledesse kuulub amiinhappeid ja polüpeptiide, vitamiine, raskemetallide ioone ja paljusid teisi orgaanilisi ja anorgaanilisi aineid.

Fermentide põhilisteks tunnusteks on: 1) nende toime kõrge efektiivsus, 2) nende toime sõltuvus pH-st, 3) nende tundlikkus temperatuuri suhtes (termolabiilsus), 4) nende toime spetsiifika. Vastandina tavalises keemilises laboratooriumis kasutatavatele menetlustele, kus aine molekuli muutmiseks on vajalikud kõrge temperatuur ja kontsentreeritud happed ning alused, võimaldavad fermendid keemiliste reaktsioonide kulgu nõrgalt alkaalses, nõrgalt happelises või neutraalses keskkonnas ja kehale omases temperatuuris ning kindlas suunas.

Fermendid vajavad oma toimeks kindlat keskkonna reaktsiooni (optimaalne pH pepsiinile on 1,5—2,4, trüpsiinile 7,8—8,7 ja erepsiinile 7,8) ja teatavat temperatuuri. Silo, juustu, või ja teiste produktide valmistamise puhul arvestatakse seda. Optimaalsete tingimuste kadu fermendi keskkonnas tõkestab tema toimet, inaktiviseerib teda (teeb ta mõjutuks) või hävitab ensüümi hoopis. Enamik ensüüme denatureerub ning seega inaktiviseerub nende valgulise iseloomu tõttu temperatuuris 70—100° C. Üksikasjus erineb fermentide termolabiilsus liigiti (nii denatureerub sea pepsiin madalamas temperatuuris kui inimese oma).

Fermentidest mõjustatavaid aineid nimetatakse nende substraatideks. Kõigil ensüümidel on teatav spetsiifika substraadi suhtes (substraadispetsiifika). Nii lõhustuvad proteinaasid vaid valke ja proteiine, olles inaktiivsed rasvade ja süsivesikute suhtes. Seejuures on ühe ensüümi kohanemine teatava substraadiga piiratum teise omast: trüpsiin hüdrolüüsib peaaegu iga valguliiki ja lipaas iga rasvaliiki, maltaas disahhariididest aga ainult maltoosi. Substraadispetsiifika kõrval eristatakse fermentide toimespetsiifikat; teatav ferment põhjustab alati kindlasuunalist ja kindla ulatusega keemilist reaktsiooni kas oksüdatsiooni, reduktsiooni, hüdrolüüsi või muul kujul. Toimespetsiifika tõttu leiavad fermendid kasutamist väga mitmesuguste orgaaniliste produktide (toitainete jt.) valmistamisel.

Fermentide jaotus. Fermentide substraadi- ja toimespetsiifikal baseerub nende jaotus. Fermentide nimetused pärinevad substraadi või keemilise reaktsiooni iseloomu nimetusest, kusjuures viimase

lõpp asendatakse sufiksiga «-aas». Nii kõneldakse substraati arvestades proteinaasidest (valku lõhustavatest fermentidest), lipaasidest (rasvu lõhustavatest fermentidest) ja karbohüdraasidest (süsivesikuid lõhustavatest fermentidest). Nende kõrval kasutatakse üksikfermendi nimetusena ka spetsiaalseid, vanemast ajast pärinevaid nimetusi, nagu pepsiin (mao proteinaasi asemel) ja trüpsiin (pankrease proteinaasi nimetusena). Toimepaiga alusel eristatakse rakusiseseid ja rakuväliseid fermente. Seedefermendid on rakuvälise toimega.

Toimelt jaotatakse fermendid hüdrolüütilisteks fermentideks ehk hüdrolaasideks ja oksüdatiiv-reduktiivseteks fermentideks ehk desmolaasideks.

Hüdrolaasid lõhustavad kõrgemolekulaarseid liitaineid nende «ehituskivideks» — valke peptiidide kaudu amiinhapeteks, polüsahhariide monosahhariidideks ja rasva glütseriiniks ning rasvhapeteks. Lõhustus toimub vee lisandudes (või fosforhappe vahendusel), mispärast selline reaktsioon kannab hüdrolüüsi (või fosforilüüsi) nimetust. Hüdrolaasidest põhjustatud reaktsioonid on reversiiblid ehk ümberpöörduvad: kogunedes võivad lõhustusproduktid fermendi manulusel uuesti sünteesuda lähteproduktiks või kehaomasteks aineteks. Ainete energia muutused on hüdrolüütiliste protsesside puhul väikesed. Maos ja soolkanalis toimuv keemiline seedimine koosneb peamiselt hüdrolüütilistest protsessidest ja selle tagajärjel tekkinud lõhustusproduktid (amiinhapped, monosahhariidid ja rasvhapped koos glütseriiniga) omavad seedumatute valkude, rasvade ja polüsahhariididega (tärklis) ligikaudu võrdset kalorsust.

Oksüdatiiv-reduktiivsete fermentide toimel lammutatakse orgaanilised ained (valgud, rasvad jne.) paljude vaheastmete kaudu süsihappegaasiks ja veeks ning selle kõrval ka lihtsaiks lämmastikku sisaldavaiks ühendeiks. Oksüdatiiv-reduktiivsed fermendid toimivad peamiselt rakkudesiseselt ehk intratsellulaarselt; katkestades süsinikahelatevahelised seosed, vabastavad nad seejuures märgatavaid soojushulki (valgu 1 g umbes 4, suhkru 1 g 4 ja rasva 1 g umbes 9 kilokalorit soojust).

Seedefermendid. Fermendid esinevad organismis kõikjal, niihästi rakkudes, näärmenõredes kui ka kehavedelikkudes. Seedemahlu produtseerivates näärmetes valmistuvad neist mitmed inaktiivsetena, sümogeenide ehk profermentidena. Soolhappe ja orgaanilise päritoluga kinaaside toimel nad aktiviseeruvad. Seedenõrede fermentide arv on suhteliselt väike ja vastavalt sellele on piiratud ka nende poolt tingitud keemiliste protsesside hulk. Rakusiseste fermentide hulk seevastu võib ainsas rakus ulatuda mitmesajani (näiteks maksarakus).

Mõningaid andmeid seedekanalis leiduvate ensüümide kohta esitame järgneval leheküljel tabeli kujul.

Loetletud seedefermentide toimel lõhustatakse toitained. Üksnes tselluloosisse ei toimi seedenäärmete poolt valmistatud fer-

Ensüüm	Ensüümi optimaalset toimet võimaldav keskkonna pH	Leiukoht	Substraat	Lõpp-produktid
Ptüaliin (sülje amülaas)		Sülg	Tärklis	Dekstriinid, maltoos
Pepsiin (mao proteinaas)	1,5—2,5	Maonõre	Valkained	Proteoosid, peptoonid
Kümosiin ehk laapensüüm		„	Kaseiin	Parakaseiin
Mao lipaas	4,0—5,0	„	Rasvad	Kõrgemad rasvhapped, glütseriin
Trüpsiin (pankrease proteaas)	8—9	Pankrease nõre	Valgud, proteoosid, peptoonid	Peptoonid, peptiidid, amiinhapped
Amülopsiin (pankrease amülaas)	6,0—6,1	„	Tärklis, dekstriinid	Dekstriinid, maltoos
Steapsiin (pankrease lipaas)	7—8,5	„	Rasvad	Rasvhapped, glütseriin
Erepsiin	7—9	Peensoole nõre	Proteoosid, peptoonid	Amiinhapped
Invertaas (sahharaas)	6,2	„	Roosuhkur	Glükoos, fruktoos
Maltaas	5,6	„	Maltoos	Glükoos
Laktaas	6,0	„	Laktoos	Glükoos, galaktoos
Nukleinaas		„	Nukleiinhape	Puriin- ja pürimidiinnukleotiidid
Nukleotidaas		„	Puriinnukleotiidid	Puriinnukleotiidid, fosforhape

mendid, vaid t s e l l u l a a s i valmistavad seedekanalis (eesmagudes ja jämesooles) elavad bakterid.

Pepsiin eritub maopõhja näärmete pearakkudest inaktiivse profermendi p e p s i n o g e e n i n a ja trüpsiin pankreases inaktiivse t r ü p s i n o g e e n i n a. Pepsinogeen muutub aktiivseks fermendiks mao soolhappe toimel ja trüpsinogeen sooles tekkiva enterokinaasi ning amiin- ja sapphapete toimel. Peensooles tekkiv proteaas erepsiin toimib vaid peptilistesse ja trüptilistesse seedeproduktidesse, mitte aga seedefermentidest mõjustamata valkudesse (värske lihatükk püsib soolenõres lahustumatuna).

Seedenõrede fermentide sisaldus ja seega nende seedejõud sõltub toidu iseloomust. Nii leidub täiskasvanud looma soolenõres laktaasi vaid siis, kui loom pikema aja kestel on kasutanud piimtoitu, ja invertaasi roosuhkru esinemise puhul toidus. Proteaaside seedejõudu mõõdetakse nende poolt ühe tunni kestel (lah-

tises kapillaarses klaastorus) lahustatud koaguleeritud (kalgendatud) munavalge samba pikkusega mm-eis. Nii võrdub hobuse maonõre seedejõud 1 kg heinte söömise puhul 1,2—1,8-ga, 1 kg nisukliide söömise korral aga 1,4—2,6-ga.

Sülg ja süljeeritus

Suurel määral abistab suus toimuvat toidu ettevalmistamist seedimiseks sülg, suukoopasse avanevate (sülje-) näärmete nõre. Põllumajandusloomadel on sülje toime peamiselt mehaaniline: sülg võimaldab toidupala kergemat moodustumist ja (libestumise tõttu) hõlpsamat neelamist. Mäletsejalistel on sülg peale selle eesmagudes alaliselt käärimise teel tekkivate hapete neutraliseerijaks. Edasiselt võimaldab sülg toidu lahustuvaid aineid ekstraheerides looma orienteerumist toidu maitses ja kõlblikkuses ning samal ajal sisaldab ta bakteritsiidset (baktereid hävitavat) ainet lüsosüümi.

Sülje kogus. Sülje kogus sõltub toidu iseloomust ja mälumise kestusest. Kuiva ja koreda toidu puhul eritub sülge tunduvalt rohkem kui vedela toidu korral. Nii ületab heina ja põhu söömisel hobuse sülje kaal toidu kaalu umbes neljakordselt, kaerte ja muu teratoidu korral kahekordselt, kuid värske rohu söömisel moodustab sülje kaal rohu omast vaid poole. Sama asjaoluga on seletatav süljenäärmete tugevam arenemine taimtoidulistel loomadel ja nende puudumine veeloomadel (vaaladel, veelindudel). Ööpäeva kestel eritub sülge hobusel umbes 40 ja veisel 50—60 liitrit.

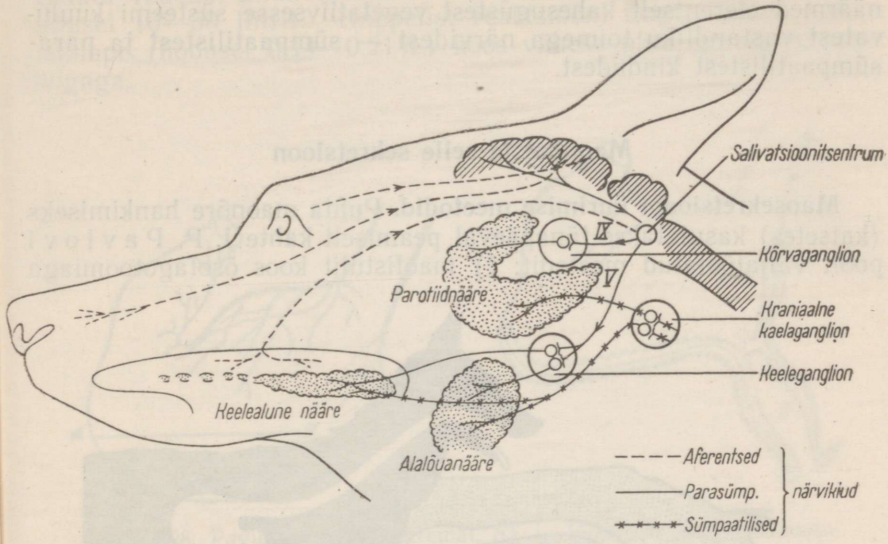
Hobusel on kõige suuremaks ja aktiivsemaks süljenäärmeks parootis. Sama looma teisi suuri süljenäärmeid ületab ta mahult umbes neljakordselt ja sülje kogu produktsioonist langeb temale umbes $^{7}/_{10}$. Ka teistel loomadel on parootis oma väiksemale suurusele vaatamata ometi kõige suurema süljeprodukstsiooniga nääre. Nagu mäluminegi, toimub parootise sekretsioon hobusel ja mäletsejalistel peamiselt ühepoolselt: mälumispoolsest kõrvasüljenäärmest eritub hobusel 2—5 korda rohkem sülge kui samal ajal selle näärme kaaskülglaselt. Mäletsejaliste parootis töötab pidevalt, alalõua ja keelealune nääre aga üksnes söömise ajal. Hobusel ja seal valmistub sülg üksnes mälumise (söömise) ajal.

Sea alalõuanäärmete poolt eritatava sekreedi kogus (umbes 1 ml 2,5—3 minuti jooksul) on 25—30 korda väiksem sama aja kestel eritatavast parotiidnäärmete nõrest.

Mäletsejalistel sõltub parotiidnäärmete sekretsiooni määr peamiselt vatsasisaldise hulgast ja iseloomust. Vatsa täitumus ja happeline reaktsioon põhjustavad parotiid- (mitte aga teiste suurte) näärmete talitluse tõhustumist. Vatsa reaktsiooni muutudes alkaalseks (soodalahuse või kunstlikult hangitud parotiidnäärme-nõre abil) parotiidnäärmete sekretsioon lakkab. Parootise

nõre olulisust eesmagude happeliste käärimisproduktide (peamiselt äädik- ja piimhappe) neutraliseerimisel näitab asjaolu, et katseloomad (lambad), kelle parotiidnõre suunatakse näärmejuhade transplanteerimise teel nahapinnale, surevad peatselt, kui neile ei anta kaotsiläinud nõre asemel soodat ja joogivett.

Parootise ööpäevane nõreproduktsioon on veisel umbes 25 liitrit.



Joonis 126. Suurte süljenäärmete innervatsiooni skeem.

S e g a s ü l g on (limasisalduse tõttu) niitjas, läbipaistev või pisut hägune, nõrgalt alkaalse reaktsiooniga, veest veidi raskem vedelik, mis kuivollust sisaldab vaid 0,5—1%. Sülje kuivollus koosneb peamiselt valgust ja anorgaanilistest sooladest (kaltsiumkarbonaat, kaltsium- ja magneesiumfosfaat, kloriidid jt.). Sülje üksikasjalisem koostis, eriti lima- ja veesisalduse osas, sõltub toidu iseloomust.

Põllumajandusloomadest leidub vaid sea süljes amülolüütiline (tärklist hüdrolüüsiv) ferment p t ü a l i i n ehk amülaas. Teistel põllumajandusloomadel puudub ta või esineb mittearvestataval määral. Aga ka seal on sülje amülaasi toime umbes 100 korda nõrgem inimese ptüaliini omast.

Ptüaliini toimel lõhustub tärklis dekstriinide kaudu maltoosiks ehk linnasesuhkruks.

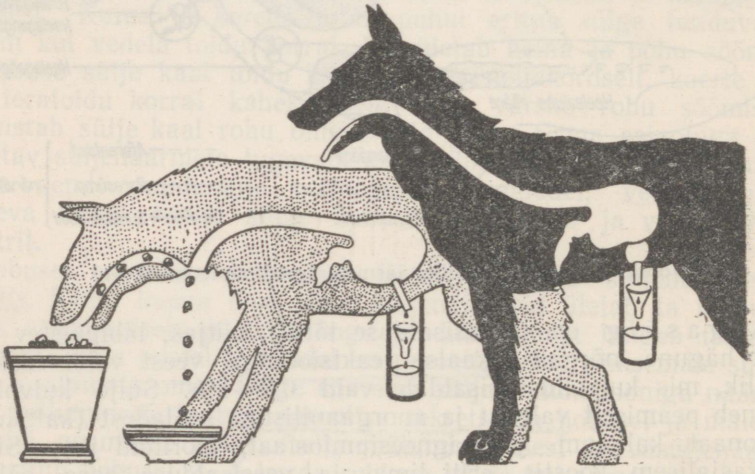
Süljenõristus vallandub põllumajandusloomadel peamiselt mehaaniliste ärrituste tagajärjel. Toidu nägemisest või haistmisest põhjustatud tingelisreflektoorset sekretsiooni, mis on omane näiteks koerale, esineb põllumajandusloomadel üksnes vähesel määral.

Sülje sekretsiooni reguleerib piklikus ajus asetsev sülje-eritus- ehk salivatsioonikeskus. See keskus erutub impulssidest, mis siia kanduvad suukoopa ja kurgu limaskesta sensiiblite närvide kaudu (joonis 126). Tingelisreflektoorse ärrituse puhul kanduvad vastavad aferentsed impulsid edasi ka haistmis-, nägemis- ja kuulmisnärvi kaudu.

Võrdselt kõikide näärmeliste organitega innerveeruvad süljenäärmed eferentselt kahesugustest vegetatiivsesse süsteemi kuuluvatest vastandliku toimega närvidest — sümpaatilistest ja parasümpaatilistest kiududest.

Maonõre ja selle sekretsioon

Maosekretsiooni uurimise meetodid. Puhta maonõre hankimiseks (katsetes) kasutatakse tänapäeval peamiselt kahte I. P. Pavlovi poolt väljatöötatud meetodit: 1) maofistulit koos ösofagotoomiaga

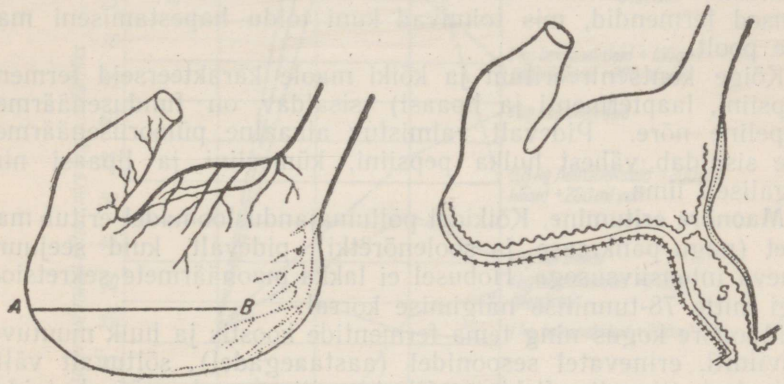


Joonis 127. Maofistul (paremal) ja maofistul koos ösofagotoomiaga (vasakul). (Koštojantsi järgi.)

(joonis 127) ja 2) väikemagu ehk nn. pavlovi maokest. Ösofagotomeeritud loomal satub toit läbilõigatud ja nahasse õmmeldud söögitoru otsa kaudu (makku pääsemata) uuesti välja. Sellise ebatoitmise puhul saab aga mao sekretoorset talitlust jälgida üksnes lühemat aega ja ainult teatavates katsetingimustes. Väikemagu seevastu võimaldab sekretsiooni jälgida pidevalt ja võimalikult igasugustes katsetingimustes. Ta moodustatakse maost operatiivselt sel teel, et limaskest kummaski teineteisest täielikult eraldatakse, kuid väikemao lihas- ja serooskest koos viimastes esinevate närvikiududega jäävad suurmaoga katkestamata seo-

sesse. Vastav tehnika nähtub jooniselt 128. Selline pavlovi maoke, mis suurmao limaskestast haarab vaid $^1/_{10}$—$^1/_{15}$ ja millesse toidumass ei pääse, kajastab võrdlemisi täpselt suurmao sekretoorset talitlust.

Maonõre. Maos on seedivaks vedelikuks (peale siia sattunud sülje) tema näärmetes valmistatud maonõre — värvuseta, läbipaistev, limasisalduse tõttu pisut veniv, happelise reaktsiooniga lõhnata vedelik, mida tavalise toidu puhul ööpäeva jooksul eritub hobusel 10—30 liitrit. Happelist reaktsiooni tingib temas leiduv soolhape (hobusel 0,14—0,21%) koos vähese piim- ja äädikhappe hulgaga.



Joonis 128. Pavlovi maoke (paremal, *S*) ja lõikejoon selle moodustamiseks (vasakul, *AB*).

Maonõre orgaanilise olluse hulgas leiduvad järgmised maoseedet kandvad fermendid: 1) pepsiin, 2) laapferment ehk kümosiin ja 3) mao lipaas.

Pepsiin esineb mao limaskestas maofermendi pepsinogeenina. Soolhappe toimel ta aktiviseerub ja valkude hüdrolüüsi tingib ta ka ainult happelises keskkonnas. Alkaalses keskkonnas (pankrease nõre toimel) pepsiin inaktiviseerub (kaotab seedevõime). Valgud lõhustuvad pepsiini toimel väiksema molekulkaaluga (keetmisel mittesadestuvateks) ühenditeks — albumoosideks ehk proteoosideks ja peptoonideks. Valguseede lõpp-produkte, amiinhappeid, maoseedel ei teki. Pepsiinisisaldise ehk maonõre proteolüütilise toime intensiivsuse määramiseks kasutatakse koaguleeritud kanamunavalget sisaldavaid umbes 1 sm pikkusi kapillaarseid klaas- (Metti) torukesi. Teataval ajal pärast maonõresse asetamist kontrollitakse maonõre valku vedeldavat (proteolüütilist) toimet mikroskoobi varal, määrates lahustumise ulatuse millimeetreis.

Laapfermendi mõjul sadestub piimas leiduv valkaine kaseinogeen kaseiinkaltsiumina. Ainsast grammist puhtast kümosiini-

preparaadist piisab 4500 liitri piima kalgendamiseks kümne minuti jooksul. Selle omaduse tõttu kasutatakse laapi juustutööstuses. Laapferment moodustub samuti soolhappe poolt aktiviseeritava proensüümina. Optimaalselt toimib ta neutraalses ja nõrgalt alkaalses, vähemal määral ka happelises keskkonnas. Laapfermendi koaguleeriva toime tõttu allutatakse piim maoseedele, kuna ta vedelana maost peatselt kanduks soolde.

L i p a a s i leidub põllumajandusloomade maomahlas arvestataval määral vaid imikueas. Täiskasvanud mäletsejalistel puudub ta peaaegu täiesti. Mao lipaasi toimel lõhustuvad ainult peenelt emulgeerunud rasvad (piimarasv) nõrgalt happelises keskkonnas. Lisaks nimetatuile esinevad maos ka toiduga kaasatoodud taimsed fermendid, mis toimivad kuni toidu hapestamiseni maonõre poolt.

Kõige kontsentreeritum ja kõiki maole karakteerseid fermente (pepsiini, laapfermenti ja lipaasi) sisaldav on fundusenäärmete happeline nõre. Pidevalt valmistuv alkaalne püloorusenäärmete nõre sisaldab vähest hulka pepsiini, kümosiini ja lipaasi ning hulgaliselt lima.

Maonõre eritumine. Kõikidel põllumajandusloomadel eritub maonõret (nagu pankrease ja soolenõretki) pidevalt, kuid seejuures erineva intensiivsusega. Hobusel ei lakka maonäärmete sekretsioon isegi mitte 78-tunnilise nälgimise korral.

Maonõre kogus ning tema fermentide koostis ja hulk muutuvad indiviiditi, erinevatel sesoonidel (aastaaegadel), sõltuvalt välisärritustest (tingelisreflektoorselt) ja eriti suurel määral toidust olenevalt. Viimast väidet iseloomustavad järgmised hobust puudutavad tabelandmed ja joonis 129.

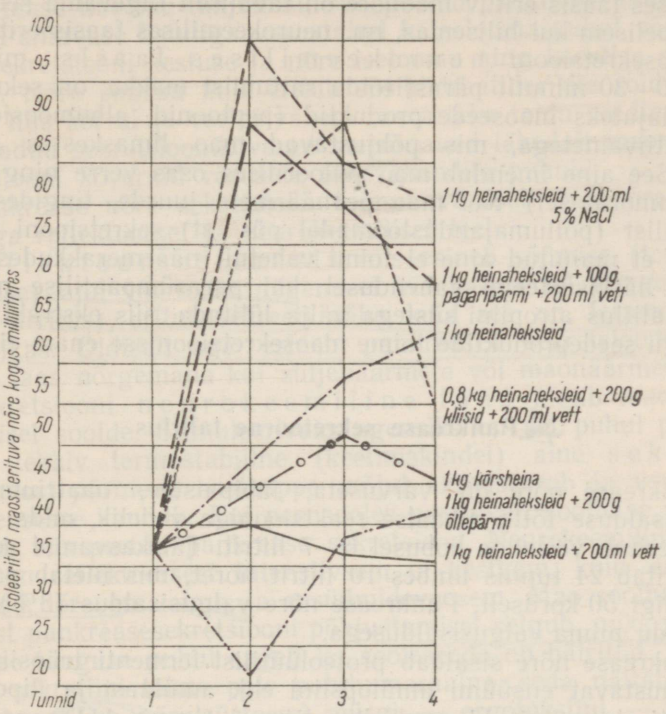
Hobuse isoleeritud mao sekretsioon erinevate söötade korral võrdse aja kestel

Sööda nimetus	Erituva maonõre kogus ml-eis	Maonõre seedejõud mm
Heina 1 kg	260	1,2—1,8
Kaera 1 kg	237	1,4—2,0
Nisukliisid 1 kg	409	1,4—2,4
Nisukliisid 1 kg + 250 ml liha keeduvett	556	1,6—2,6
Nisukliisid 1 kg + 50 ml kuivlihapulbrit	597	1,6—3,0

Hobuse puhul on tugev stimuleeriv toime maonõre eritumisse purustatud kaertel, nisukliidel, punasel porgandil ja idandatud kaertel. Samuti tõhustab maonäärmete sekretoorset talitlust vähese koguse keedusoola lisamine söödale.

Mao pinnaepiteeli rakkude poolt valmistatavat maolima eritub enam-vähem ühtlase intensiivsusega pidevalt. Lamba libediku püloorilisest osast eritub teda iga 5 minuti jooksul 2—3 ml. Lima kaitseb mao seina mehaanilise ärrituse vastu ja hapete suhtes.

Samuti seob ta enesega fermente. Lima hulk suureneb koreda toidu korral ja mao limaskesta kunstlikul ärritamisel (näiteks nina-söögitoru sondi kaudu).



Joonis 129. Hobuse isoleeritud maost erituva nõre koguse muutus erinevate söödalisandite toimel. (K r o t k o v a järgi.)

Maonäärmete sekretsiooni reflektoorne ja neurokeemiline faas. Maonäärmete talitlus toimub reflektoorsel teel, kusjuures refleksogeenseks alaks on mao limaskesta kõrval ka suukoobas. Suukoopa ärritused, mis läbi pikliku aju kulgedes maonäärmete juurde kanduvad uitnärvide kaudu, toimivad maosekretsiooni vallandavalt vaid siis, kui nad pärinevad toidust. Näiteks liiv ja soolhape, mis tingivad ulatuslikku sülje eritumist, maonäärmetesse ei toimi. Suukoopa ja mao retseptorite ärritusest tingitud maonäärmete sekretsioon kannab r e f l e k t o o r s e s e k r e t s i o o n i nimetust. Tema esinemine on jälgitav ösofagotomeeritud koeral, kellele ühtlasi on tehtud ka maofistul või pavlovi maoke. Reflektoorne maosekretsioon algab koeral 6—7 minutit pärast toidu haaramist ning kestab 1—2 tundi. Mõlemapoolse uitnärvi läbilõikamisel kaob mao reflektoorne sekretsioon ja nõrevool uuendub vaid läbilõigatud närvi mõlemapoolse otsa elektrilisel ärritamisel. Suukoopa otsese

ärritamise kõrval toidu poolt tingivad maonõre eritumist ka tingelisreflektoorsed ärritajad — toidu nägemine, toidulõhna haistmine jne. Üldiselt on aga põllumajandusloomade puhul tingelisreflektoorsel ärritusel maosekretsiooni seisukohalt vähene tähtsus. Reflektoorses faasis erituv maonõre on tavaliselt tugevama seedejõuga ja happelisem kui hilisemas, nn. neurokeemilises faasis erituv nõre.

Maosekretsiooni neurokeemilises faasis, mis algab alles 20—30 minutit pärast toidu sattumist makku, on sekretsiooni vallandajateks maoseede produktid (peptoonid, albumoosid) koos ekstraktiivainetega, mis põhjustavad mao limaskestas gastriini teket. See aine imendub mao püloorilises osas verre ning kandub sel (humoraalsel) teel mao peanäärmete juurde, tingides nende pikaajalist (põllumajandusloomadel püsivat) sekretsiooni. On selgunud, et mainitud aine ei toimi vahetult näärmerakkudesse, vaid samuti närvisüsteemi vahendusel: kui parasümpaatilise närvisüsteemi talitlus atropiini süstega välja lülitada, siis ekstraktiivainete ja valgu seedeproduktide toime maosekretsioonisse enam ei avaldu.

Pankrease sekretoorne talitlus

Pankrease nõre on värvuseta, läbipaistev, naatriumbikarbonaadisisalduse tõttu alkaalse reaktsiooniga vedelik, mida ööpäeva kestel eritub veisel ja hobusel 6—7 liitrit. Täiskasvanud sea pankreas eritab 24 tunnis umbes 10 liitrit nõret, mis ületab pankrease kaalu ligi 50-kordselt. Pankrease nõre valgusisaldus (3%) võrdub ligikaudu piima valgusisaldusega.

Pankrease nõre sisaldab proteolüütilist fermenti trüpsiini, tärklist lõhustavat ensüümi amülopsiini ehk amülaasi ja lipolüütilist fermenti steapsiini ehk pankrease lipaasi (joonis 111).

Trüpsiin eritub pankreases profermendi trüpsinogeenina; aktiivseks muutub ta soolenõres leiduva fermendi enterokinaasi toimel (pankrease nõre soolde valgudes). Vähemal määral toimivad trüpsinogeeni aktiviseerivalt sapphapped, amiinhapped ja kaltsiumisoolad. Trüpsiin toimib nõrgalt aluselises, neutraalses või nõrgalt happelises keskkonnas ja tema mõjul lõhustuvad natiivsed ning maos seeditud valgud osaliselt amiinhapeteni.

Steapsiin valmistub pankreases samuti inaktiivsena, aktiviseerudes sapphapete toimel. Steapsiin lõhustab neutraalse rasva rasvhapeteks ja glütseriiniks. Sapisoolade mõjul tema toime intensiivistub.

Ptüaliiniga toimelt mitmeti sarnane amülaas tekib pankreases aktiivsena; ta hüdrolüüsib tärklist dekstriinide kaudu maltoosiks.

Vähesel määral esineb pankrease nõres ka maltaasi, laktaasi ja valgu peptilisi ning trüptilisi seedeprodukte (albumoose ja peptoone) amiinhapeteks lõhustavat proteaasi.

Bikarbonaadisisalduse tõttu ja sapphapete toimel emulgeerib pankrease nõre rasva. Ühe milliliitri rasva emulgeerudes 3-mik-

ronise diameetriga tilkadeks suureneb mainitud rasvahulga välispind 40 000-kordselt. Paralleelselt aine välispinna suurenemisega tõhustub fermentide (käesoleval juhul lipaasi) lõhustav toime.

Pankrease nõret eritub põllumajandusloomadel pidevalt; tema eritumine söömise ajal üksnes intensiivistub. Kui mäletsejalistel tõkestatakse libediku tühjumist, siis peatub pankrease nõre sekretsioon. Pankrease fistuliga varustatud katselooma puhul võib täheldada sekretsiooni kestuse ja nõre iseloomu ning koostise sõltuvust toidust. Nõre suurim hulk eritub süsihüdraatiderikka toidu puhul, vähem liha korral ja veelgi vähem rasvarikka toidu seedimisel. Sel teel saadud sekretsioonikõverad meenutavad lähedalt maonäärmete sekretsiooni kõveraid võrdsete toitevahendite puhul.

Pankrease nõre sekretsioon toimub võrdselt maonõre sekretsiooniga reflektoorsel ja neurokeemilisel teel.

Reflektoorses faasis, mis esineb söömise (toidu suus viibimise) ajal või toidu nägemisel või haistmisel (tingelisreflektoorne ärritus), eritub sekreeti vähe, kuid see on fermentide- ja valgurikas. Üldiselt aga esineb pankreases sekretsiooni reflektoorne faas nõrgemana kui süljenäärmete või maonäärmete puhul.

Sekretsiooni neurokeemiline faas algab maosisaldise jõudmisel soolde. Stimuleerivaks agensiks on sel puhul peensoole seinas tekkiv termostabiilne (keetmiskindel) aine sekretiin, mis maost pärineva soolhappe mõjul aktiviseerub ja vere kaudu pankreasesse kandub. Kui peensooles puuduvad soolhape või rasvhapped, siis peetub pankrease sekretsioon. Neurokeemiline sekretsioon on reflektoorsest intensiivsem ja kestvam, kuid sel puhul eritunud nõre on valgu- ja ensüümidevaesem. Mao soolhappe olulisusest pankreasesekretsiooni põhjustamisel selgub, miks mao happelisuse languse puhul sageli ka sooleseede on häiritud.

Et sekretiini toime pole puhthumoraalne, seda näitab asjaolu, et sümpaatilise närvisüsteemi mürgi — ergotoksiini — süstimise puhul sekretiini toime märgatavalt väheneb.

Sapp

Sapp on maksa ja sapipõie näärmete sekreet, mida ööpäeva jooksul produtseerub hobusel 5—6, veisel 2—6 ja seal 0,8—1 liiter. Ta on pruunikasrohelise (taimtoidulistel) või pruunikaskollase (seal) värvusega, hobusel vesijas ja teistel (sapipõies lisanduva lima tõttu) veniva konsistentsiga vedelik, milles karakteerseteks koostisosadeks on sapi värvained (bilirubiin ja biliverdiin), kolesteriin ja sapphapped (glükokoll- ja taurokoolhape). Sapi värvained ja kolesteriin on maksast sapi kaudu väljutatavad organismile mittevajalikud eritusproduktid. Sapphapped ja nende soolad aktiviseerivad pankrease poolt profermendina produtseeritud lipaasi, soodustavad rasva emulgeerumist ja võimaldavad rasvhapete lahustumist vees. Lisaks nimetatule stimuleerib sapp soole-

liigutusi, tõkestab roiskumisprotsesse sooles ja soodustab pankrease sekretoorset talitlust. Sapipõies sapp tiheneb vee kaotamisel ja rikastub limaga.

Seedefermente sapp ei sisalda.

Sapi moodustumine. Et sapp sisaldab organismis alaliselt toimuva ainevahetuse lõpp-produkte, siis osutub tema pidev moodustumine maksarakkudes mõistetavaks.

Sapi moodustumise intensiivistumist põhjustavad humoraalselt soolest tagasiimendunud (ja värativeeni kaudu maksa kandunud) sapisoolad ja sapphapped koos teiste resorbeerunud produktidega ja sekretiin. Nende ainete toime ei avaldu oletatavasti mitte otseselt näärmerakkudesse, vaid maksasiseste närvilõpmete kaudu.

Ka mao mehaaniline ärritus (täitumus) soodustab sapi moodustumist.

Sapi valgumine soolde toimub sapipõit mitteomavatel loomadel (hobune, eesel) pidevalt, teistel aga jaoti. Nii ühel kui ka teisel juhul korraldab sapivoolu kaksteistsõrmikusse sapi ühisjuha duodenaalava ümbritsev tooniliselt kontraheerunud O d d i s f i n k t e r koos (sapipõit omavatel loomadel) sapipõie seina kontraktsioonidega.

Sapipõie liigutusi stimuleerivalt ehk tema tühjenemist soodustavalt toimivad peensoolest rebu, rasv, taimsed õlid, valgu seedeproduktid (peptoonid) ja 10—20%-line naatrium- või magneesiumsulfaadilahus. Sapipõie kontraktsioone stimuleerivad impulsid kulgevad uitnärvi ja neid pärssivad impulsid sisusenärvi kaudu. Oddi sfinkteri suhtes on mainitud närvide toime sapipõiega võrreldes vastupidine: uitnärvi kaudu kulgevate impulsside mõjul sfinkter lõtvub. Lisaks mainitule kirjeldatakse sapipõie kontraktsioone tingiva ainena analoogiliselt sekretiiniga peensoole seinas moodustuvat ainet k o l e t s ü s t o k i n i i n i.

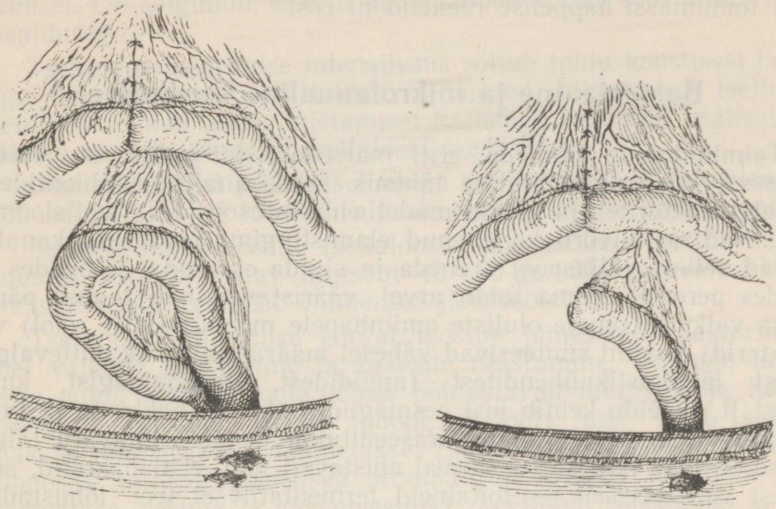
Soolenõre

Puhta, küümusest vaba soolenõre hankimiseks ja tema sekretsiooni uurimiseks kasutatakse katseloomadel T h i r y - V e l l a f i s t u l i t; selle moodustamiseks eraldatakse katseloomadel osa soolelingust (teda keskmetega ühendusse jättes) ja juhitakse see ühe või mõlema otsaga naha kaudu välja (joonis 130). Selline verevarustust ja innervatsiooni säilitav sooleosa jätkab oma endist talitlust ja on võrreldav pavlovi maokesega.

Peensoole nõre on proopria- ja duodenaalnäärmete kui ka karikrakkude ühine sekretsiooniprodukt, mille arvatav ööpäevane hulk on suurtel loomadel mitu liitrit. Ta on värvuseta või nõrgalt kollane alkaalse reaktsiooniga (pH hobusel 8,16—8,68, veisel 7,72—8,89, lambal 8,0—9,0, seal 7,4—8,7) vedelik, mis siin alaliselt leiduvate rändrakkude, irdunud epiteelirakkude ja limahelveste

tõttu näib hägusena. Bikarbonaatide rikkaliku sisalduse tõttu on tal tugev hapete sidumise võime.

Fermentidest sisaldab soolenõre peptoone ja peptiide lõhustavat erepsiini, lipaasi ja karbohüdraase. Mao- ja pankrease nõres leiduvatest fermentidest nad erinevad, toimides juba osaliselt lõhustatud produktidesse. Peensoole nõresse asetatud looduslik valk ja tärklis püsivad siin muutumatult.



Joonis 130. Thiry fistul (paremal) ja Thiry-Vella fistul (vasakul).

Erepsiin toimib vaid peptilisele ja trüptilisele seedimisele allunud valkude lõhustusproduktidesse — albumoosidesse ja peptoonidesse, kusjuures sooles valgu lõhustumise lõpp-produktideks on aamiinhapped. Ta on seega trüptilise seedimise täiendajaks ehk jätkajaks. Erepsiin toimib optimaalselt nõrgalt alkaalse või neutraalse (pH 7—9) reaktsiooni puhul. Tema kõrval leidub siin liitvalke nukleiine lõhustav nukleaas.

Lipaasi toime on analoogiline steapsiini omaga, kuid sellest nõrgem.

Karbohüdraasidest esinevad peensoole nõres disahhariide lõhustavad ensüümid maltaas, sahharaas ehk invertaas ja (piimast toituvatel loomadel) laktaas.

Põllumajandusloomadel eritub soolenõret pidevalt. Sekretsiooni tingivad tegurid on mehaanilised ja keemilised ning nad toimivad soolesiseste närvilõpmete kaudu.

Mehaanilise ärritusena toimib sooles küümuse erinev maht või konsistents. Mehaanilise ärrituse toime avaldub kummitoru juhtimisel soole fistulisse, millele järgneb intensiivne nõrevool.

Keemilist ärritust põhjustavad sooles toitainete laguproduktide

kõrval soolhape, alkohol, sinep, magneesiumsulfaat ja eriti pankrease nõre.

Soolenõre koostis sõltub toidust ja ärritusvahendi iselocmust. Võõrkehaga kokkupuutumisel eritub tihedat lima, mis võõrkeha ümbritseb ja sel teel soole seina vigastuse eest kaitseb.

Duodenaalnäärmete poolt produtseeritud mutsiini- ja alkalirikas sekreet kaitseb pankrease ja soolenõre fermente maost väljuva toidumassi happelise reaktsiooni eest.

Bakteriaalne ja mikrofaunaline seedimine

Taimtoiduliste loomade, eriti mäletsejaliste puhul on seedeprotsessi seisukohalt oluline tähtsus seedekanalis sümbiontidena elavatel bakteritel ja ripsloomadel ehk infusooridel (leotisloomadel). Nad on niivõrd kohanenud elamistingimustega seedekanalis, et nad sellest väljaspool areneda ja sigida ei suuda. Kasvades ja sigides peremeeslooma toidu arvel, vääristavad nad taimse päritoluga valku (loomale oluliste amiinhapete moodustamise näol) või (bakterid) koguni sünteesivad vähesel määral valku ka mittevalgulistest lämmastikuühenditest (amiididest, ammoniaagist, kusiainest jt.). Üeldu kehtib just eesmagudes elavate bakterite ja infusooride kohta, kes libedikus äraseedituina looma valguvaru täiendavad. Sellise kaudse tee kõrval abistavad nad, eriti bakterid, seedimist veel otseselt — toitaineid fermentatiivsel teel lõhustades. Seedenäärmete nõredes puudub tselluloosi lõhustav ferment t s e l l u l a a s, kuid viimast produtseerivad eesmagude ja vähemal määral ka jämesoole bakterid, mille tõttu mäletsejalised võivad tselluloosist seedida (vastavalt toidu iseloomule) umbes 70%. Lisaks sellele on seedekanali bakterid veel mitmete vitamiinide sünteesijaiks.

Seedekanali bakterid; bakteriaalne seedimine. Bakteriaalne seedimine esineb loomariigis väga levinult ja selle tavalisemaks esinemispaigaks on jämesool. Üldisemalt on aga jämesooles tekkivad bakteriaalsed seedeproduktid ja bakterite produtseeritud vitamiinid looma poolt vähe kasutatavad. Teistsugune on lugu mäletsejalistega, kellel peamiseks bakteriaalse seedimise paigaks on eesmaod. Mitmesugused antibiootilised ained (aureomütsiin, penitsilliin jt.), mis sigade ja kanade toidule lisatult suurendavad nende kasvu, on hoopis sobimatud täiskasvanud mäletsejalistele, sest et nad siin surmavad eesmagude bakterid.

Eesmagude bakterite liigiline koosseis on väga mitmekesine ja vastavalt sellele ka nende kuju (kerajad, kepjad, spirillilaadsed jne.). Nendes produtseeritud tsellulaasi abil lagundatakse taimsete rakkude tselluloosseinad, mis võimaldab seedefermentide juurdepääsu teistele toitainetele. Tselluloosi seedimine kulgeb gaaside (CO_2, metaan jt.) moodustumisega, mispärast seda protsessi nime-

tatakse ka tselluloosi käärimiseks. Mainitud gaaside kõrval, mis vatsast eemalduvad röhituse teel, tekivad tselluloosi käärimisel läbi eesmagude seina verre imenduvad rasvhapped — äädikhappe (üle 50% kõikidest hapetest), propioonhape ja võihape, harvemini ka piimhape. Neid happelisi produkte kasutab loom energeetiliseks ainevahetuseks, süsivesikute ja rasvade sünteesiks ning, mis on eriti tähtis veise puhul, lähteainetena piima koostisosade moodustamisel. On selgunud, et eriti äädikhappel on tihe seos piima rasvasisaldusega.

Tselluloosi käärimise intensiivsus sõltub toidu koostisest ja eriti ligniinainete sisaldusest toidus. Viimased tõkestavad tselluloosi seedimist. Toidu ettevalmistamisel leelistega lahustub osaliselt ligniin ja seetõttu paraneb tselluloosi seeditavus.

Olulisel määral jätkub tselluloosi seedimine ka jämesooles ning hobusel ja seal on viimane ainsaks tselluloosi seedimise paigaks.

Mäletsejalistel seedub tselluloosist jämesooles veel 15—20% ja hobusel võrdub vastav protsent 40—50-ga. Märgatavalt väiksem on tselluloosi seedimise võime sea jämesoolel.

Tselluloosi käärimise kõrval teostub jämesooles bakterite toimel valkude roiskumine ja rasvade räästumine. Valkude lagunemise puhul tekivad rooja lõhna põhjustavad mürgised ja haisvad produktid (kresool, fenool, indool, skatool), mis verre sattudes maksas mürgivabaks muudetakse. Lisaks sellele tekivad jämesoole lõpposas mitmed happelised produktid ja gaasid (metaan, süsihappegaas, vesinik ja vääveIvesinik). Loetletud roiskumis- ja räästumisproduktidel toiteväärtust ei ole.

Mikrofaunaline seedimine. Bakterite kõrval leidub mäletsejaliste eesmagudes alaliste sümbiontidena hulgaliselt infusoore ehk ripsloomi. Vatsasisaldise ühes milliliitris ulatub nende arv tavalise toidu puhul 200 000—500 000-ni. Infusooride liike eristatakse eesmagudes üle 30; umbes 80% neist moodustavad lamba vatsas *Ento- ja Diplodinium*' id ja umbes 10% *Isotricha*. Infusooride liigiline ja arvuline koostis sõltub põhiliselt eesmagude sisaldise pH-st (tervetel loomadel 7,4—8,2) ja toidu iseloomust. Looma nälgimise puhul väheneb nende arv ja nad kaovad lõpuks täiesti. Samuti väheneb infusooride arv eesmagude atoonia ja täieliku liikumatuse (pareesi) puhul (20 000—40 000 ühes milliliitris) ning *Isotricha* kaovad siis hoopis. Viimati mainitud infusooride taasilmumine on eesmagude pH normaliseerumise ja isu ning mäletsemise taastumise kaasnähtus. Infusooride arv ruminantide eesmaos kasvab tiinuse ajal ja laktatsiooniperioodil, s. o. juhtudel, mil organismi valgutarve on suurenenud. Mida rikkalikum on toit valkude ja süsivesikute poolest, seda arvukamalt leidub eesmagudes infusoore. Sellega seletub nende suurem hulk kõrgetoodangulistel lehmadel. Üldiselt tõuseb ja langeb infusooride arv koos peremeesloom valgu-ainevahetuse tasemega.

Imikute eesmagudes infusoorid puuduvad. Nad satuvad siia hil-

jem mitte otseselt toidust, vaid emaloomalt (kontaktinfektsioon). Eesmagude infusoorid on oma arengus niivõrd sõltuvad püsisoojastest loomadest, et veel tänini pole neid suudetud kasutada kunstlikul söötmel. Vastupidi, vabas looduses esinevad infusoorid ei arene vatsas siinse kõrge temperatuuri ja anaeroobsete tingimuste (hapniku puudumise) tõttu.

Eesmagude infusoorides seeduvad tärklis ning vähemal määral ka rasv ja valgud. Tselluloosi seedimiseks on infusoorid vähe suutelised. Nende hävitamine vasksulfaadilahusega looma tselluloosi seedimise võimet märgatavalt ei vähenda.

Varem arvati, et vatsainfusoorid on suutelised mittevalguliste lämmastikuühendite (karbamiidi, asparagiini jt.) muutmiseks infusooride valguks, tehes need lämmastikuühendid sel viisil ka peremeeslooma poolt kasutatavaks. Hilisemaid uurimisi arvestades näib, et maoinfusoorid pole selles osas suutelisemad kõrgematest loomadest ja et nad oma peremehele osutuvad kasulikuks üksnes taimse valgu ümbermuutmise näol kergemini seeditavaks animaalseks (infusooride) valguks. Infusoorid seeduvad ise toitkõrdiga libedikku jõudes. Vatsas leiduvast valgust moodustab infusooride oma 15—20%.

Peale osavõtu keemilisest seedimisest omistatakse infusooridele teatavat osatähtsust ka toidu mehaanilises peenestamises.

Imendumine ehk resorptsioon

Vedelike, gaaside või lahustunud ainete üleminekut verre või lümfi (limaskesta, serooskesta, naha või üldse koekihtide kaudu) nimetatakse *imendumiseks* ehk *resorptsiooniks*. Seedekanalis suudavad soole seina läbida (imenduda) üksnes seeditud (seedefermentide poolt lõhustatud) orgaanilised ained: valgud amiinhapetena, rasvad rasvhapetena ja glütseriinina ning süsivesikud monosahhariididena (peamiselt glükoosina ja galaktoosina). Üksnes vesi ja enamik soolasid pääsevad seedekanalist organismi muutumatult.

Imendumine ei toimu seedekanali kõikides osades ühtlaselt, mis on mõistetav, arvestades seedekanali alaosade erinevat histoloogilist ehitust (limaskesta iseloomu) ja funktsionaalseid erinevusi ning toidu edasiliikumise kiirust ja seedimise määra üksikuis alaosades. Nii puudub imendumine suus ja söögitorus peaaegu täiesti ja ka lihtmaol on toitainete imendumise seisukohalt vähene tähtsus, sest seedimine on siin veel lõpetamata. Kõige tõhusamalt toimub imendumine, nagu seediminegi, peensooles, mäletsejalistel selle kõrval ka eesmagudes ja kõigil taimtoidulistel loomadel ka jämesooles.

Peensooles teostub imendumine *hattudeks* nimetatavate limaskesta kõrgendite vahendusel. Hattude varal kasvab peensoole sise- (imendumis-) pind 5—15-kordselt. Hatte katva kihistumata

silinderepiteeli kõrval moodustuvad hatud tsentraalselt paiknevast ja siit umbselt algavast kapillaarsest lümfiruumist (tsentraalkanalist), imendumise ajal avanevast verekapillaaristikust, piki hattu paiknevatest silelihaskiududest ja mitmesugustest sidekoelistest ja veresoonestikust ning lümfisõlmekestest väljaränanud rakkudest. Hatud kord lõtvuvad, ulatudes sel puhul sügavamale küümusesse, samas aga kontraheeruvad, surudes välja endasse kogunenud toitaineterikka lümfi ja vere. Sellised pumpamisliigutused kiirendavad imendumist. Seejuures pole teada, kas ja millisel kujul toimuvad taolised liigutused mäletsejaliste ja sea hattudes, mis on kurdudetaolised.

Soole seina läbides pääsevad ühed ained peamiselt verre (amiinhapped, monosahhariidid, vesi, soolad), teised aga peamiselt lümfi (rasvad). Verre sattunud ained peavad enne üldringesse pääsemist läbima maksa, kus osa imendunud aineid (eriti amiinhapped) kinni peetakse ja osaliselt ümber töötatakse. Seepärast ei kajastu värativeeni vere koostise muutused mitte alati ja samas suunas üldringe veres. Rikkalikuma imendumise korral võivad imendumisproduktid kasutada vere kõrval ka lümfiteed või vastupidi.

Imendumismehhanism seletub osaliselt osmoosi, difusiooni ja filtratsiooniga, kuid et soole seina kui elava membraani läbilaskvus alati muutub, siis tuleb oletada sooleepiteeli aktiivset osavõttu neist protsessidest (sünteesid rakkudes, imenduvate ainete ühinemine fosforhappega jne.).

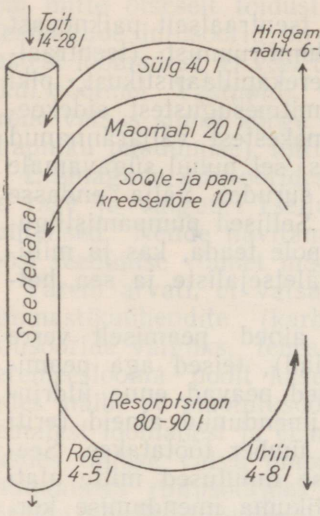
Sooles toimuva imendumise puhul ei näi filtratsioonil olevat suuremat osatähtsust selle tõttu, et tavaliselt on soolesisene rõhk (peristaltilise kontraktsiooni ajal 4—6 mm Hg) väiksem verekapillaaristikus valitsevast rõhust (8—20 mm Hg); üksnes hatusiseses lümfiruumis on rõhk väiksem kui sooles ja on kujutletav, et filtratsiooni toime avaldub just hattude kontraktsiooni lõppedes.

Mõistetavam on osmootse rõhu osatähtsus vee imendumise puhul, sest veri on küümusest kontsentreeritum; sama asjaolu aga raskendab vees lahustunud ainete üleminekut verre.

Üksikute ainete imendumise kohta ütleme järgmist.

V a l g u d imenduvad peensoolest verre amiinhapetena ja teataval määral ka polüpeptiididena. Maksa ja teiste organite poolt seotakse enamik amiinhappeist ja antakse siis üldringesse edasi vaid vähesel määral, mispärast vere üldine amiinhapete sisaldus seedimise ajal ei kasva. Vastsündinu soole seina võivad läbida ka lõhustamata (kolostrumi) valgud.

R a s v a d imenduvad peensoolest lümfi rasvhapete ja glütseriini, vähemal määral ka otseselt peenelt emulgeerunud rasva näol. Vees lahustumatuina imenduvad rasvhapped vaid sapi (sapphapete) manulusel. Sapi puudumisel on rasvade imendumine tõkestatud ja enamik toidu rasvast lahkub sel puhul roojas. Rasvhapped ja glütseriin ühinevad imendumise puhul sooleepiteelis



Joonis 131. Ööpäevase veevahetuse suurus hobusel.

uuesti neutraalseteks rasvadeks. Rikkaliku rasvasisalduse tõttu valgeks muutuvat soolekeskmete lümfi nimetatakse k ü ü l u s e k s.

S ü s i v e s i k u d imenduvad monosahhariidide ja vähemal määral käärimisel tekkinud lihtsamate rasvhapete (piimhappe, äädikhappe jt.) näol, sattudes peensoolest enamikus verre, üsna vähesel määral aga ka lümfi. Värativeeni kaudu maksa kantud monosahhariidid salvestuvad siin (ja ka skeleti lihastes) ajutiselt (polüsahhariidi glükogeenina ehk loomse tärklisena). Mäletsejalistel on glükoosi imendumine soolest väga väike, sest et suurem osa süsivesikuist muudetakse eesmagudes leiduvateks lenduvateks rasvhapeteks (äädikhappeks, propioonhappeks, võihappeks jt.), millede näol nad ka samas imenduvad. Sellest omakorda tuleneb mäletsejaliste vere väike suhkrusisaldus (lehmal 40—60 mg%) ja väga kõrge rasvhapete sisaldus (lehmal 8—12 mg%).

Üldse on veisel seeduvate süsivesikute ja rasvade kogusummast juba enne tühisoolde jõudmist imendunud 79—83% ja üksnes ülejäänud viiendik osa imendub peensoole tagapoolses osas ja jämesooles. Sellega seletub, miks lämmastikuvabade (mittevalguliste) ainete ja valkude vahekord, mis veise toidus on 4:1 kuni 6:1, kaksteistsõrmiku küümuses on 1:1. Muidugi on süsivesikute lõhustusproduktide imendumine palju tõhusam hobuse jämesooles, sest see on mainitud loomal peamiseks tselluloosi seedimise (käärimise) paigaks.

Mäletsejalistel imendub jämesooles umbes 20% veest, 6% valgust, 10% süsivesikutest ja 16% rasvadest.

V e e j a s o o l a d e i m e n d u m i n e toimub peensoole kõrval taimtoidulistel loomadel väga olulisel määral ka jämesooles. Soolest verre imendunud vee kogus ulatub ööpäevas suurtel loomadel (veis, hobune) kuni üle 100 liitri, ületades seega joogi ja toidu näol hangitud vee hulka umbes neljakordselt. Siit järeldub ühtlasi, et enamik soolest verre imenduvast veest pärineb seedenõredest (sülg, mao-, pankrease ja soolenõre, sapp; joonis 131). Ka soolest verre imenduvate mineraalainete hulk võib ületada toiduga hangitud mineraalainete kogust, mis samuti seletub seedenõredes leiduvate soolade tagasiimendumisega.

Vee imendumine toimub peamiselt osmoosi teel; seda võimaldab asjaolu, et küümuse (soolesisaldise) osmootne rõhk on tavaliselt

madalam vere osmootsest rõhust. Seejuures sõltub vee imendumise kiirus küümuses leiduvate mineraalainete imendumise kiirusest. Kõige kiiremini imendub vesi selliste ainete hüpotoonilisest lahusest, mis hõlpsasti difundeeruvad läbi soole seina (soolhappe soolad). Raskesti imenduvad soolad (Na_2SO_4, $MgSO_4$), mida kasutatakse lahtistitena, püsivad kaua küümuses, muutes selle hüpertooniliseks ja tõkestades seega siinse vee üleminekut verre.

Kaltsiumi- ja rauasoolade imendumine toimub tõhusamalt siis, kui organism kannatab nende vähesuse all.

Olulist soolade ja vee resorbeerimise võimet omavad peale soolkanali alusnahk, hingamisteede limaskest, silma sidekest ja (rinna- ja kõhukelme) serooskestad ning organite- (eriti lihaste-) vaheline sidekude. Neid kohti kasutatakse ravimlahuste süstimise paikadena.

Seedekanali ekskretoorne talitlus; seedekanali osatähtsus ainete ringkäigus

Seedekanal on teataval määral ka ekskretoorne organ, sest tema kaudu väljuvad organismist mitmesugused orgaanilised ja anorgaanilised ained (lämmastikku sisaldavad ainevahetuse lõpp-produktid kusiaine, kusihappe jt. näol, bakterite toksiinid, ravimid jne.). Jood, kaalium, naatrium, vismut jt. erituvad peamiselt süljega, kloriidid, piimhape ja lämmastikku sisaldavad ühendid pärismao ja peensoole ning raskemetallide soolad peamiselt jämesoole kaudu.

Osa verest soolde sattuvaid aineid (näiteks sapphapped) imenduvad uuesti verre, tulles hiljem teistkordselt soolde tagasi. Selline ringkäik võib toimuda mitu korda kuni aine lõpliku väljutamiseni roojas.

Analoogilise ringkäigu teevad vere ja seedekanali vahel läbi ka mitmed keerukama ehitusega valkained, kuigi nad pole määratud kehast eemaldamiseks. Organite talitluse kestel kuluvad pidevalt nende valgulised koostisosad. Sellise füsioloogilise lagunemisprotsessi kestel tekivad suuremolekulilised valguosad, mida organism ei suuda otseselt uuesti kasutada, vaid koos seedenõredega suunatakse need verest seedekanalisse, kus nad fermentide mõjul amiinhapeteks lõhustatakse ja siis uuesti verre tagasi imendatakse. Üksnes sellistena suudab organism oma protoplasma kulunud osi uuesti kasutada nii sünteetiliseks kui ka energeetiliseks otstarbeks. Valkude ainevahetuses osutub selline ringkäik vältimatuks.

Seedekanali ja vere vahel toimub väga intensiivne ja tihe aine- ja veevahetus. Umbes 200 kilo raskune mullikas, kellele päevas antakse 8—10 kg sööta ja 10—12 liitrit vett, suunab kaksteistsõrmiksoolest tühisoolde 24 tunni jooksul umbes 100 liitrit küümust, keskmise tunnikiirusega 4,2 liitrit. Niisiis, kui küümuse üldkogusest (100 liitrit) lahutada suu kaudu seedekanalisse sattunud

osa (20 liitrit), siis selgub, et süljenäärmete, maonäärmete ja pankrease ning maksa nõre kaudu lisandub sellele ööpäevas umbes 80 liitrit. Peen- ja jämesoole enda nõresid pole siin veel arvestatud. Siit selgub, et peamiste seedenäärmete kaudu eraldub ööpäeva kestel vett 7—10 korda rohkem, kui teda leidub veres, valku 2—3 korda rohkem, kui teda leidub vereplasmas, naatriumi kuni 100% organismis leiduvast hulgast jne. Kui oletada, et seedenäärmed hangivad nimetatud ained verest, peaks veres leiduv vesi seedekanali läbimisel uuenema iga 3—4 tunni tagant, valgud iga 8—12 tunni järel jne.

Selle asjaoluga seletub, et duodenaalküümuse kao korral või ka kõhulahtisuse puhul lahkub loomast mitte üksnes seedekanalis viibiv toit, vaid ka organismist pärinevad orgaanilised ja anorgaanilised ained. Lindudel tingib duodenaalküümuse kadu 12—18 tunni jooksul looma surma ja kui sigadel duodeenumi sisaldis fistuli kaudu välja juhtida, tekivad ka neil häired tervislikus seisundis juba 12—24 tunni jooksul. Üksnes pankrease nõre kadumisel surevad sead 7.—10. päeval. Kauemini taluvad sülje ja pankrease nõre kadu koerad (elavad kuni 6 kuud peale operatsiooni).

Normaalsetes tingimustes verest soolde suundunud ained imenduvad siit jälle verre tagasi, mille tagajärjel tekib ainete vahel dünaamiline tasakaal.

Et soolemahla nõristus ja tema imendumine toimuvad ebaühtlase intensiivsusega, siis võib oletada, et sellest sõltub teataval määral ka vere koostis ja viimasest omakorda need protsessid, mis toimuvad veres või kudedes. Nii on lugu seaga. Esimesel tunnil pärast söömist seedenõrede eritumine intensiivistub, kasvab vere kuivaine suhteline sisaldus 7—10% võrra jne.

Seedekanal, veresooned ja koed moodustavad ühtse, talitluslikult seotud toitumissüsteemi, mille alaosadest allub välisteguritele kõige rohkem seedekanal.

Seedimine lindudel

Tavalist toitumisviisi arvestades kuuluvad põllumajanduslindudest pardid lihatoiduliste, haned teratoiduliste ja kanad segatoiduliste hulka. Nende seedeorganite plastilisus aga võimaldab neil kohaneda ka teistsuguse toiduga.

Toiduvõtul juhinduvad linnud peaaegu ainult nägemis-, mitte aga haistmis- ja maitsmismeele abil. Pimedas ruumis viibiv kana nälgib ka siis, kui teda ümbritseb toit. Kanala valgustamisega talvel võib pikendada lindude söömisaega ja seega nende produktsiooni tõsta.

Maitsetundlikkus on lindudel vähe arenenud. Eriti vähe tundlikud on teratoidulised linnud mõru maitse suhtes, mis seletub asjaoluga, et nende looduslik toit (taimede seemned) sisaldab

rikkalikult mõrusid aineid. Vähe tundlikud on haned ja pardid ka suhkru suhtes: suhkrutükke suhu võttes lasevad nad need hiljem uuesti välja langeda. Keemilise (maitsmis-) ärrituse väike osatähtsus lindude puhul seletub toidupala kiire edasiliikumisega linnu suukoopast.

Suuseedest võib lindudel vaevalt kõnelda, sest vähemalt põllumajanduslindudel ei toimu siin toidu mehaanilist peenestamist (hammaste puudumisel linnud toitu ei mälu), veel vähem selle keemilist muutmist. Pealegi järgneb neelamine toiduvõtule vahetult. Lindude vähe arenenud süljenäärmetest pärinev sülg on kas diastaasivaba (kanal) või sisaldab seda vähesel määral (hanel). Sülg toimib lindudel üksnes mehaaniliselt; temas leiduv rikkalik lima libestab toitu ja aitab kaasa toidu pundumisele pugus.

Puguseede. Pugu on toidu reservuaariks ja lihasmao täitumise regulaatoriks; tema ülesandeks on lihasmaole alati vajadust mööda uut toitu purustamiseks edasi saata, sest linnu magu toidu varuruumina ei toimi. Selles osas valitseb kummagi vahel tihe funktsionaalne seos: kui lihasmagu tühjub, siis lakkavad tema liigutused ja algab pugu kontraktsioon; toidu jõudes lihasmakku lakkavad pugu kokkutõmbed ja algavad uuesti lihasmao kontraktsioonid. Lihasmao anesteseerimisel ei tühju pugu enam. Mida kõvem toit, seda aeglasemalt läbib ta pugu ja seda kiiremad on toitu peenestava lihasmao kontraktsioonid ning vastupidi. Nii peatub 5 g nisu- või kaerateri kana pugus keskmiselt 1,5 tundi, odraterad aga kõvemaina umbes 2 tundi. Veelgi suuremal määral sõltub toidu peatumine pugus toidu hulgast. Pehme ja veerikka toidu puhul tühjub pugu pisut kiiremini. Normaalselt ulatub toidu peatumise aeg kana pugus 3 tunnist kuni 18 tunnini. Selline regulatsioon toimub uitnärvi vahendusel.

Lindude pugu operatiivse kõrvaldamise puhul saavad kanad korraga vaid väiksemat toiduhulka vastu võtta; et aga samal ajal toidu viibimine seedekanalis lüheneb, siis langeb sellega koos ka teratoidu seeduvus ja tavalisest elatussööda hulgast ei piisa siin enam katselooma kaalu säilitamiseks.

Pugu limaskesta näärmete poolt produtseeritav limarikas sekreet on fermentidevaba. Pugus vähesel määral leiduvad proteolüütiline ja diastaatiline ensüüm pole kumbki paikse päritoluga, vaid nad kuuluvad toidule (taimsed ensüümid). Keedetud toidus nad puuduvad. Üldiselt on pugu keemiline seedimine vähe oluline ja toidu ettevalmistamine edasiseks seedimiseks toimub siin peamiselt pundumise ja pehmumise ning lahustuvate ainete ekstraheerimise teel.

Tuvide pugus tekib poegade toitmise ajal rasvväärastunud epiteelirakkudest «pugupiimaks» nimetatav valge vedelik, mis sisaldab 7—13% rasva ja 10—19% valku.

Pugu motoorne talitlus seisneb tema perioodiliselt esinevates ja pugusisaldist edasitoimetavates kontraktsioonides, mis tõhustuvad uitnärvide erutustest kui ka keemiliste ainete vahendusel

(näiteks silovedeliku mõjul). Mõlemapoolsele vagotoomiale (uitnärvide läbilõikamisele) järgneb pugu lõtvumine ning tema kaudaalset väljapääsu ümbritseva sfinkteri kramplik sulgumine.

Joogivesi läbib pugu (dorsaalse renni kaudu) tavaliselt selles peatumata. Ka üksikud terad võivad pugurenni mööda otseselt makku pääseda.

Näärmemao nõre. Kuigi toit läbib näärmemagu peatumatult, võimaldub oluline keemiline seedimine vaid selle nõrega toidule lisanduvate ensüümide tõttu. Näärmemao nõre, mis oma seedivat toimet avaldab ainult lihasmaos, sisaldab *soolhapet* ja *pepsiini*. Näärmemao nõre valgu seedimise võime on (hanel) 10—12 korda nõrgem koera maomahla omast. Kanade maonõre sekretsioon ja seedejõud sõltuvad toidu iseloomust (kõige rohkem eritub nõret kaeraterade puhul).

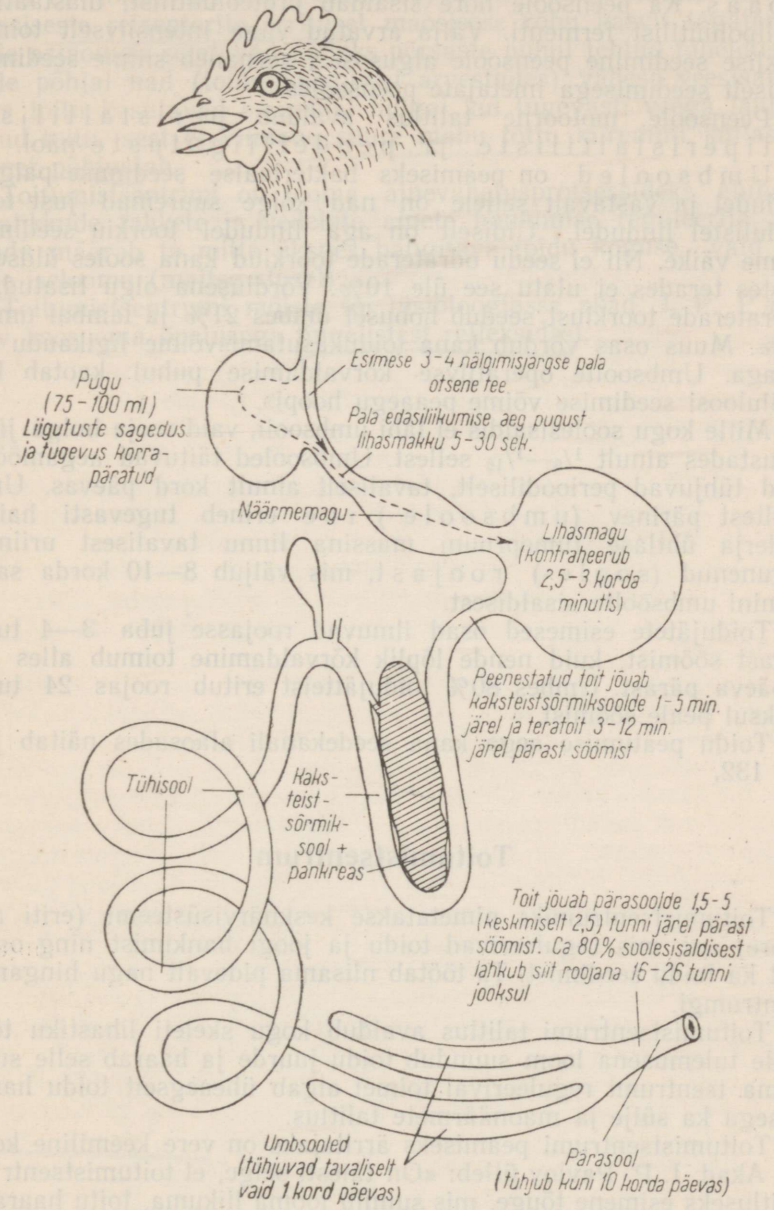
Näärmemao sekretoorne talitlus on pidev, jätkudes (kukel) isegi 24-tunnilise nälgimise korral. Sekretsiooni vallandavalt ja säilitavalt toimivad mehaanilised ja keemilised ärritused.

Lihasmao talitlus. Lihasmaonäärmed valmistavad vaid limaskesta sisepinda katva tarduva (keratiinitaolise) massi — *hõõrla*, kuid ei valmista seedenõret. Lihasmao talitluseks on toidu mehaaniline purustamine siin leiduvate kivikeste abil. Iga kontraktsiooni algul lükatakse toit vahelihaste poolt mao keskruumi lateraallihaste vahele, kus ta hõõrdumise ja rullumise teel kivikeste abil purustatakse. Siinsed perioodilised kontraktsioonid korduvad iga 15—30 sekundi järel, seega 2—4 korda minutis (joonis 114); üldiselt kasvavad nende sagedus ja intensiivsus kõva toidu korral. Nii kestavad lihasmao üksikkontraktsioonid odraterade puhul 15—18 sekundit ja keedetud kartulite seedimisel 26—30 sekundit. Kana lihasmaos on kontraktsiooni ajal 80—135 ja hanel 265—286 mm Hg rõhk. Uitnärvi ärritus kiirendab ja tugevdab lihasmao kontraktsioone.

Maokivid (kanal 6—18 g) asendavad linnul puuduvaid hambaid. Nende operatiivsel kõrvaldamisel maost langeb kana seedevõime; tema elatustoidu kogust tuleb sel puhul $^1/_4$—$^1/_3$ võrra suurendada. Rohkem leidub kive lindudel, kes toituvad teradest. Kivikeste suhtes on maol märgatav retensioonivõime. Kui isegi aasta läbi vältida kivikeste sattumist toitu, leiduvad neist mõned ometi veel lihasmaos. Kivikeste kunstlik lisamine toidule toidu seedimist ei suurenda.

Toidu mehaanilise purustamisega rööbiti toimub lihasmaos olulisel määral ka keemiline (valgu) seedimine, mille kandjaiks on näärmemao nõre kõrval peensoolest siia valguv mahl ja tärklist ning teisi toitaineid (mitte aga tselluloosi) lammutavad bakterid. Peensoole sisaldise sattumist lihasmakku tuleb järeldada hõõrla alalisest läbiimbumisest sapi värvainetega. Põllumajanduslindudel toimub keemiline seedimine aeglasemalt kui röövlindudel või kui koeral maos.

Sooleseede. Peamiseks keemilise seedimise paigaks on ka lin-



Joonis 132. Toidu edasiliikumise kiirus kana seedekanalis.

dudel sool ja nende kõige olulisemaks seedenõre valmistajaks on pankreas. Pankrease nõres leiduvad trüpsiin, diastaas ja lipaas. Ka peensoole nõre sisaldab proteolüütilist, diastaatilist ja lipolüütilist fermenti. Välja arvatud väga intensiivselt toimuv tärklise seedimine peensoole algusosas, sarnaneb siinne seedimine üldiselt seedimisega imetajate peensooles.

Peensoole motoorne talitlus avaldub peristaltiliste, antiperistaltiliste ja pendelliigutuste näol.

Umbsooled on peamiseks bakteriaalse seedimise paigaks lindudel ja vastavalt sellele on nad kõige suuremad just teratoidulistel lindudel. Üldiselt on aga lindudel toorkiu seedimise võime väike. Nii ei seedu odraterade toorkiud kana sooles üldse ja teistes terades ei ulatu see üle 10%. Võrdlusena olgu lisatud, et kaeraterade toorkiust seedub hobusel umbes 21% ja lambal umbes 30%. Muus osas võrdub kana toidukasutamisvõime ligikaudu sea omaga. Umbsoolte operatiivse kõrvaldamise puhul kaotab lind tselluloosi seedimise võime peaaegu hoopis.

Mitte kogu soolesisaldis ei läbi umbsooli, vaid rooja hulga järgi otsustades ainult $^1/_6$—$^1/_{16}$ sellest. Umbsooled täituvad aegamööda, kuid tühjuvad perioodiliselt, tavaliselt ainult kord päevas. Umbsooltest pärinev (umbsoole-) roe erineb tugevasti haisva puderja ühtlase tumepruuni massina linnu tavalisest uriiniga segunenud (soole-) roojast, mis väljub 8—10 korda sagedamini umbsoolte sisaldisest.

Toidujätete esimesed osad ilmuvad roojasse juba 3—4 tundi pärast söömist, kuid nende lõplik kõrvaldamine toimub alles 3—6 päeva pärast. Umbes 80% toidujätteist eritub roojas 24 tunni jooksul peale söömist.

Toidu peatumise aega kana seedekanali alaosades näitab joonis 132.

Toitumistsentrum

Toitumistsentrumiks nimetatakse kesknärvisüsteemi (eriti ajukoore) osi, mis reguleerivad toidu ja joogi hankimist ning osaliselt ka toidu seedimist. Ta töötab niisama pidevalt nagu hingamistsentrumgi.

Toitumistsentrumi talitlus avaldub kogu skeleti lihastiku töös, mille tulemusena loom suundub toidu juurde ja haarab selle suhu. Sama tsentrumi reguleerival toimel algab üheaegselt toidu hankimisega ka sülje ja maonäärmete talitlus.

Toitumistsentrumi peamiseks ärritajaks on vere keemiline koostis. Akad. I. P. Pavlov ütleb: «On täiesti selge, et toitumistsentrumi talitluseks esimene tõuge, mis sunnib looma liikuma, toitu haarama ning eritama sülge ja mao nõret, pärineb sellise looma vere keemilisest koostisest, kes pole mitu tundi söönud ja kelle veri on aegamööda muutunud «näljaseks».»

Toitumistsentrumi ärritus kaasneb nälja- või janutundega ja tema pidurdusseisund küllasustundega. Tsentrumi pidurdusseisundi tekkes on toitaineterikka («küllase») vere kõrval oluline tähtsus maosiseste retseptorite ärritusel maosisese rõhu kasvu tagajärjel. Selle asjaoluga seletuvad näiteks põrsaste puhul tehtud täheldused, mille põhjal nad (toidu kuivollust arvestades) vähese veesisaldusega toitu kasutavad suuremal hulgal kui tugevasti veega lahjendatud toitu, sest et viimane suure mahu tõttu kiiremini küllasustunnet põhjustab.

Toitumistsentrum on looma ainevahetusprotsessideks eluliselt vajalikkude tahkete ja vedelate ainete hankimise reguleerija. Isu kaudu määrab ta mitte üksnes hangitava toidu koguse, vaid ka selle iseloomu (maitse alusel).

Toitumistsentrumi mõiste tõi füsioloogiasse akad. I. P. Pavlov koos oma õpetusega tingelistest refleksidest.

HINGAMISORGANID *(ORGANA RESPIRATORIA)*

HINGAMISORGANITEST ÜLDISELT

Hingamisorganite kaudu varustub veri hapnikuga (arterialiseerub) ja vabaneb süsihappegaasist. Liigiti erineval määral võtavad hingamisorganid osa ka vee väljutamisest (joonis 144).

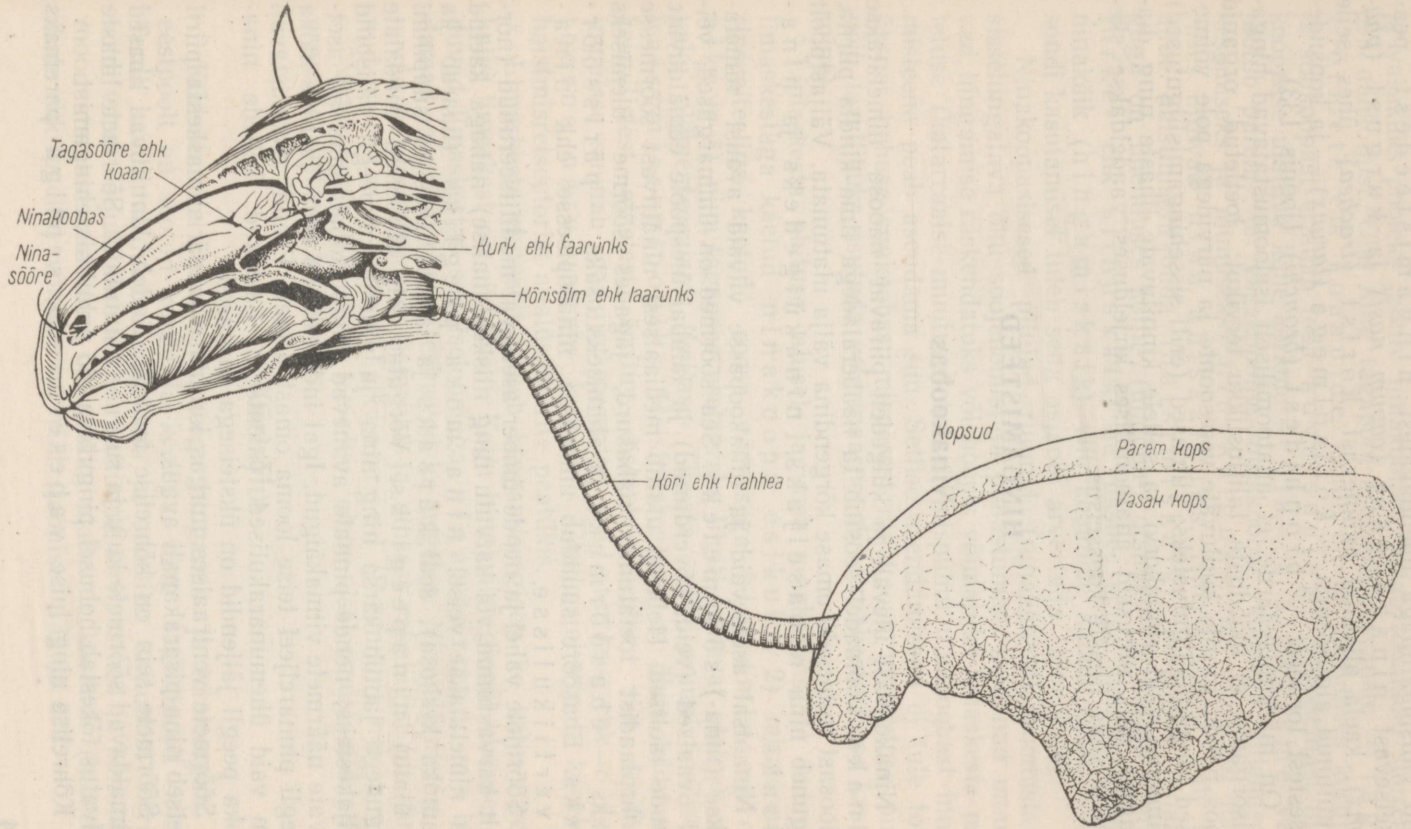
Hingamisorganite kaudu toimuv gaaside vahetuse protsess kannab välise hingamise nimetust. Tõeline ehk seesmine hingamine teostub oksüdatsiooni- (hapendumis-) ja reduktsiooni- (taandumis-) protsesside näol kudedes, mida kopsudega seob (gaaside transportijana toimiv) tsirkuleeriv veri.

Seedeorganite abil varustub loomorganism ümbritsevast keskkonnast hangitava ehitus- (plastilise) ja põletusmaterjaliga, hingamisorganite kaudu aga oksüdatsiooniks vajaliku atmosfäärse hapnikuga.

Ainuraksetel ja primitiivsetel hulkraksetel pääseb keskkonna hapnik elusaine kõikide osade juurde vahetult välispinna kaudu. Keha massi ulatuslikuma kasvu korral ei piisa sellisest difuussest hingamisest, vaid organismi varustamine õhuga kujuneb spetsiaalsete hingamisorganite ülesandeks. Viimastena toimivad putukatel trahheed, kaladel lõpused, kahepaiksetel lõpuste kõrval ka kopsud; samuti on kopsud peaaegu ainsateks hingamisorganiteks roomajatel, lindudel ja imetajatel. Viimastel toimub kogu gaaside vahetusest naha ja seedeorganite kaudu ülimalt 1—2%. Mainitud talitlust (vere arterialiseerimist) alustavad imetajate kopsud aga alles pärast looma sündi. Looteeas toimib hingamis- (samuti toite- ja eritus-) organina platsenta. Loote veri ei arterialiseeru mitte otseselt atmosfäärse õhu, vaid ema veres leiduva hapniku kaudu.

Kõikidele hingamisorganitele on karakteerne ühelt poolt ulatuslik kontaktipind ümbritseva hapnikku sisaldava keskkonna ja arterialiseeritava vere vahel ja teiselt poolt äärmiselt õhuke (1—2-mikronine) sein kummagi keskkonna vahel. Nii näiteks on hobuse kopsude respiratoorne pind umbes 500 m^2, ületades seega keha välispinda ligi sajakordselt.

Hingamiselundkond (*systema respiratorium*) moodustub imetajatel rinnaõõnes asetsevatest kopsudest (*pulmones*) ja viima-



Joonis 133. Hobuse hingamisorganid.

seid välismaailmaga ühendavatest hingamisteedest: peas asetsevast ninakoopast (*cavum nasi*) ja kurgust (*pharynx*), kaela allküljel paiknevast kõrist (*trachea*) ühes selle muutunud algusosaga — kõrisõlmega (*larynx*) — ja kopsudesisestest torudest — bronhidest (*bronchi*) (joonis 133).

On märkimisväärne, et anatoomiliselt iseloomustatavad hingamisorganid ei moodusta talitluslikku tervikut: loetletud organid koos nende juurde kuuluvate veresoonte ja närvidega pole võimelised hingamisliigutusteks; viimased (eriti sissehingamisliigutused) toimuvad vaid rinnakorvi ja sellele kinnituvate lihaste ning diafragma abil, milliseid anatoomilises kirjelduses vaadeldakse skeleti ja selle lihaste koosseisus.

HINGAMISTEED

Ninakoobas

Ninakoobast ülevalt ja külgedelt piiravat näoosa nimetatakse ninaks. Loomadel seostub ta naaberaladega ilma kindla piirita, näoosast inimesele omase kõrgendina välja ulatumata. Väljastpoolt jaguneb nina ninaseljaks, ninakülgedeks ja ninaotsaks.

Ninaotsal asetsevaid ja ninakoopasse viivaid avausi nimetatakse (nina-) sõõrmeteks. Sea sõõrmed on ümmargused, veisel ovaalsed (veidi kõverdunud) ja lambal ülespoole eemalduvate pilude taolised. Hobusel ulatub mediaalsest ninatiivast sõõrmesse (kõhrplaadist toetatuna) nahakurd, jagades sõõrme ülemiseks osaks — ebasõõrmeks ja alumiseks osaks — pärissõõrmeks. Ebasõõre suundub umbsesse ninasopisesse ehk ninadivertiikulisse.

Sõõrmete vahel ja nende ümber asetsevat modifitseerunud (nõrgalt karvastunud või karvutu ning niiskepinnalise) nahaga kaetud ala nimetatakse veisel nina-moka peegliks (haarab ka ülamoka keskosa), seal kärsaks ja lambal (kus ta suupiluni ei ulatu) ninapeegliks. Võrgutaoliselt ühinenud madalate vagudega jaotub kärsa ning nina- ja nina-moka peegli välispind väljakesteks; nende pinnale avanevad samal kohal naha all asetsevate näärmete viimakäigud. Igal indiviidil on nina- ja nina-moka peegli pinnareljeef teise looma omast erinev. Erandi moodustavad siin vaid ühemunarakulised (identsed) kaksikud, kellede ninamoka peegli jäljendid on üksteisega sarnased.

Sõõrmete ventraalses nurgas kutaanse ja pärislimaskesta piiril asetseb nina-pisarakanali avaus.

Sõõrmete sein on kõhrelise toesega. Sellele kinnituvad lihased võimaldavad sõõrmete kuju ja suuruse muutumist. Sõõrmete lihaste halvatus tõkestab hobusel pingutava töö puhul sissehingamist.

Kõhrelise ning luise vaheseina ehk septiga paremaks

ja vasakuks pooleks jaotuv ninakoobas täidab loomadel suuremat osa näokoljust. Ülal ning tagapool asetsevate avauste — tagasõõrmete ehk koaanide kaudu on ta ühenduses kurguga ja suukoopast eraldab teda kõva suulagi. Välisseinast ninakoopasse ulatuva kahe kõrkme — ülа- ja alakõrkme varal jaotub parem- ja vasakpoolne ninakoobas kolmeks (ülemiseks, keskmiseks ja alumiseks) ninakäiguks, mis ninasepti naabruses liituvad nina ühiskäiguks. Ninakäikudest viib ülemine haistmispiirkonda (haistmiskäik), keskmise ninakäiguga on ühenduses kolju- (ülalõua-, otsmiku- ja kiilluu-) urked (urke- ehk siinuskäik) ja üksnes kõige avaram alumine ninakäik (hingamiskäik) viib koaanide kaudu kurku. Ninasondi kasutamisel tuleb seda asjaolu arvestada (joonis 78).

Ninakoopasisesed pilujad ruumid (ninakäigud) soodustavad sissehingatava õhu soojenemist ja puhastumist, kuid nad muudavad hingamise raskendatuks või hoopis võimatuks limaskesta paistetuse (katarraalse muutuse) korral, mispuhul ninakoobast hingamisteena peab asendama suu. Sellise asendamisega ei tule toime üksnes hobuse suukoobas, mispärast ninakoopa ummistuse puhul võib tarvilikuks osutuda veterinaarne abi (trahheotuubuse kasutamine).

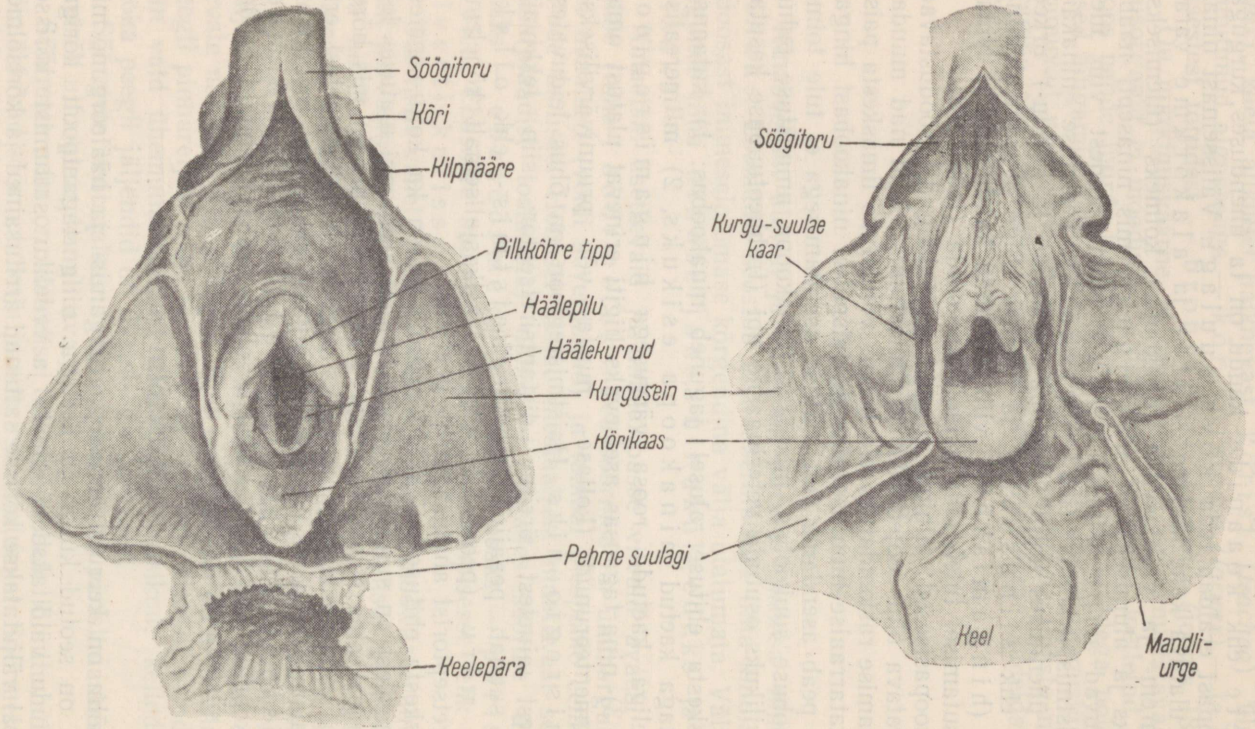
Limaskesta ehituse alusel jaguneb ninakoobas: 1) kutaanse limaskestaga kaetud ninakoopa esikuks, 2) mitmerealise ripsepiteeliga kaetud, roosa värvusega hingamisregiooniks ja 3) nina tagaosas asetsevaks liigiti erinevat ulatust omavaks pigmenteerunud (kollase-, musta- või pruunivärviliseks) haistmisregiooniks. Haistmisregioon on õhus leiduvatest keemilistest ainetest ärrituv distantsiretseptor; siin tekkivaid impulsse suunab peaajju aferentne haistmis- ehk olfaktoorne närv (peaaju I närv). Üksikasjalisemalt kõneleme haistmisretseptorist analüsaatorite peatükis.

Limaskesta ehituselt jätkub hingamisregioon ka kolju-urgetes, kuigi limaskest on siin õhem. Kogu hingamisregiooni ulatuses leiduvad limaskestas segaiseloomuga ninanäärmed, mis hõredamalt ja väiksematena esinevad ka urgetes. Ninanäärmetest erinevad haistmisregioonis esinevad ja ainsast rakuliigist moodustunud haistmis- ehk olfaktoorsed (Bowmani) näärmed.

Ninakoopale järgnevat kurku oleme iseloomustanud seedeorganite süsteemi kirjelduses.

Kõrisõlm

Kõrisõlm on keeruka ehitusega hingamis- ja hääleorgan, mis eestpoolt on seotud kurgu ja keelega ning tagantpoolt kõriga. Tema kaudu välditakse söögipala ja vedeliku sattumist kõrisse, köha varal väljutatakse kõrisse sattunud ärritusained ja kõrisõlmes moodustatakse kõrisõlme valendikku ulatuvate kurdude (häälekurdude ehk -paelte) võnkumisel hääl (joonised 134 ja 87).



Joonis 134. Hobuse ja veise kõrisõlme sissekäik koos naaberorganitega. Kurgu dorsaalne sein ja pehme suulagi on pikuti lahti lõigatud ja kõrvale tõmmatud.

Kõrisõlme skeleti moodustavad järgmised viis üksteisega liikuvalt ühendatud kõhre: 1) kilpkõhr, 2) ja 3) paarilised pilkkõhred, 4) sõrmuskõhr ja 5) kõripealise kõhr. Nendest on kilpkõhr kinnitunud keeleluu kõrisõlmeharudele.

Kilpkõhr koosneb keskelt ühinenud kahepoolsest plaadist, mis teisi, eriti pilkkõhri, väljastpoolt kilbitaoliselt katab. Ette ulatuvate jätkete kaudu seostub ta keeleluuga ja tagapool asetsevate jätkete varal liigestub ta sõrmuskõhrega. Kõige tagumise kõhrena seostub rõngasjas sõrmuskõhr kaudaalselt esimese kõrirõngaga ja eestpoolt kilpkõhrega ning pilkkõhredega. Kolmnurksete pilkkõhrede ventraalsetele nurkadele kinnituvad kilpkõhrelt algavad hääleligamendid. Lehekujuline elastne kõrikaane kõhr seostub samuti kilpkõhrega.

Kõrisõlmele kinnituvatest lihastest osa muudab tema asendit (keeleluult ja rinnakult algavad lihased), teine osa aga ahendab või avardab kõrisõlme valendikku (häälepilu). Kõrisõlme seestpoolt kattev näärmeid sisaldav limaskest moodustab kaks kõrisõlme valendikku ulatuvat, kõrisõlme esikut kõrisõlme kaudaalsest osast lahutavat kurdu — häälekurdu, mis sisaldavad elastset häälesidet koos häälelihasega. Häälekurdude vahele jäävat avaust nimetatakse häälepiluks. Ülalpool siirdub ta pilkkõhrede vahel asetsevaks hingamispiluks. Häälekurdude pikkusest ja paksusest sõltub hääle kõrgus. Mida pikemad ja paksemad on häälekurrud, seda madalam on hääl. Häälekurrud paksenevad häälelihase kontraktsiooni puhul.

Häälekurdudest väljaspool asetsevad (veisel puuduvad) limaskesta väljasopistised — kõrisõlme külg- ehk Morgagni taskud.

Kõri

Kõri (*trachea*) on hobusel ligi 1 m pikkune kõrisõlme ja kopsude vahel asetsev torujas organ, mis oma suuremas ulatuses asetseb kaela ventraalses osas (kulgedes siin rööbiti tema peal asetseva söögitoruga; joonis 88) ja mis rinnaõõnes (südamebaasi kohal) läheb hargnedes üle kaheks peabronhiks; viimati mainitud paika nimetatakse kõriharguseks ehk kõri bifurkatsiooniks. Mäletsejalistel ja seal väljub kõrist bifurkatsiooni eel paremasse tippsagarasse suunduv eparteriaalne bronh (joonis 135). Kõri avaliolekut tagavad tema seinas asetsevad hüaliinkõhrelised kõrirõngad (*cartilagines tracheales*), millede arv on hobusel 48—60, mäletsejalistel 45—55 ja seal 32—36. Dorsaalselt avatud plaatjad kõrirõngad, millede paksus kord-korralt väheneb nende vabade otste suunas, on isekeskis seostunud kõri pikkuse muutumist võimaldava elastse kiudkestaga. Dorsaalselt seovad kõrirõngaste otsi kõõluseline ristside ja siledakiuline kõri ristlihas (*m. transversus tracheae*); koos viimase pingeseisundi muutustega muutuvad mõnevõrra ka kõri valendiku suurus ja kõri

ristlõike iseloom. Kõri ristlõige on seal ümmargune, hobusel dorsoventraalselt veidi lamestunud ja mäletsejalistel mansetikujuline (joonis 135).

Bronhid

Bronhid (*bronchi*) on kopsudesisesed kõri harud. Kõrist väljudes tungivad nad kahe peabronhi näol parema ja vasaku kopsuvärati kaudu kopsudesse, saates siit esmalt suuremad harud igasse kopsusagarasse (tippsagara, südamesagara, diafragmasagara ja kesksagara bronhid). Sagarate bronhid jagunevad omakorda veelgi väiksemateks harudeks, mis aga iseseisvaid nimetusi ei oma. Nagu tähendatud, algab mäletsejalistel ja seal parempoolse tippsagara bronh eparteriaalse bronhina otseselt kõrist, mitte aga peabronhist. Bronhide kogumik kopsudes kannab bronhiaalpuu (*arbor bronchialis*) nimetust (joonis 135).

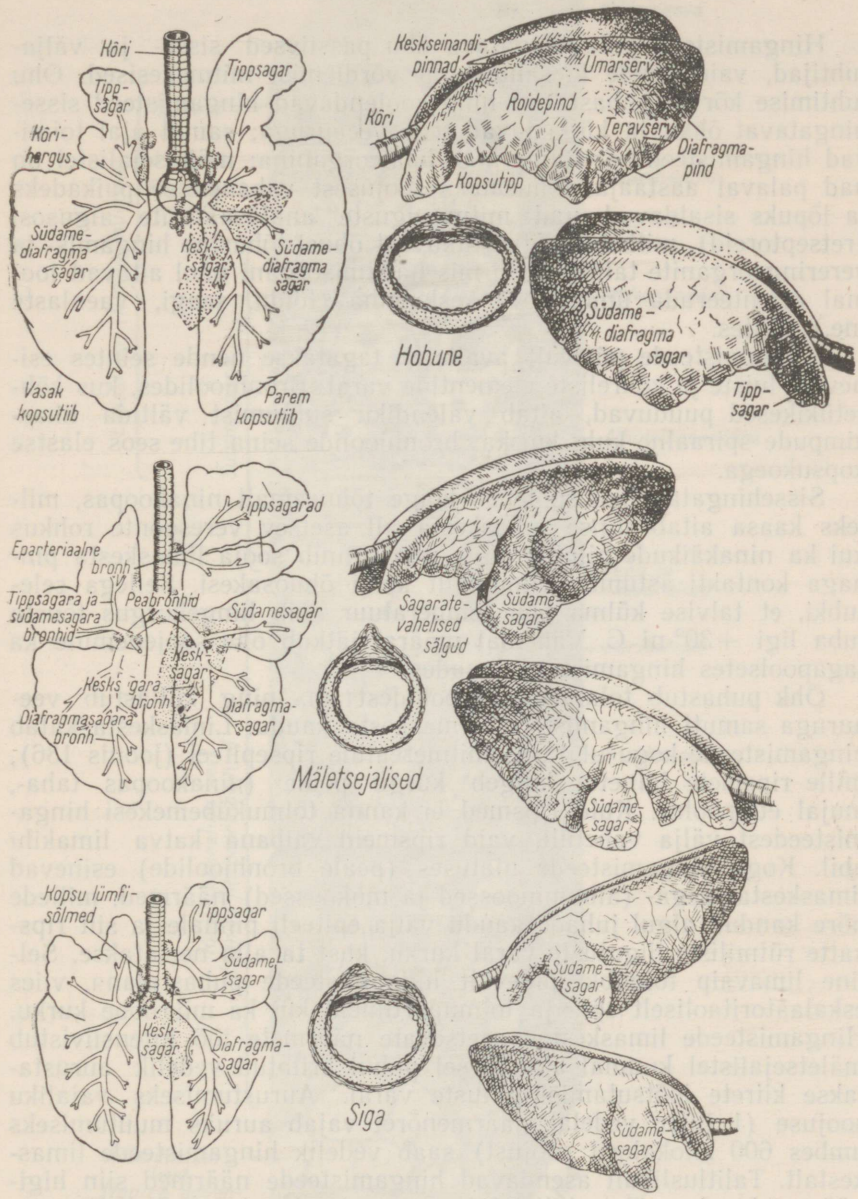
Bronhide seinas asenduvad kõhrerõngad mitmekujuliste kõhreplaadikestega ning silelihaskude moodustab samas pideva (bronhe ümberhaarava) kihi. Koos bronhide peenenemisega õheneb ka nende sein ja kõhreplaadid (koos näärmetega) kaovad lõpuks hoopis. Selliseid (kõhrede- ja näärmetevabu) bronhide lõpphargusi nimetatakse bronhioolideks. Igakordse sissehingamise puhul laienevad ja pikenevad bronhid, kuid väljahingamisel omandavad nad seina elastsete elementide retraktsiooni ja lihaskoe kontraktsiooni tagajärjel endise suuruse. Bronhide valendiku liigset ahenemist väldivad kõhreplaadikesed ja bronhioolide kohal lihaskimpude pikispiraalne asend: lihaskiudude sellise paigutuse tõttu kaasneb nende kontraktsiooniga üheaegselt bronhioolide ahenemine kui ka nende lühenemine; lühenemine aga tõkestab ahenemise liigset määra.

Hingamisteede innervatsioon ja verevarustus

Aferentseteks närvideks on ninakoopas ja kurgus kolmiknärv (ninakoopa haistmisregioonis selle kõrval ka haistmisnärv) ning kõrisõlmes kraniaalne kõrisõlme närv. Trahhead ja bronhe innerveerivad aferentsed ehk sensiiblid kiud kulgevad peamiselt uitnärvi koosseisus.

Hingamisliigutusi kandvaid vöötlihaseid innerveerivad motoorsed pea- või seljaajunärvid ja silelihaskoelisi moodustisi ning näärmeid vegetatiivne närvisüsteem. Ninasõõrme lihastele on motoorseks närviks fatsiaal- ehk näonärv, kõrisõlmelihastele rekurrens- (tagasikulgev) ehk kaudaalne larüngeaalnärv.

Verevarustuse saavad hingamisteed paiksetest veresoontest.



Joonis 135. Kopsud pealt (vasakul) ja külgedelt (paremal) vaadatuna. Keskel — kõri ristlõigete kuju.

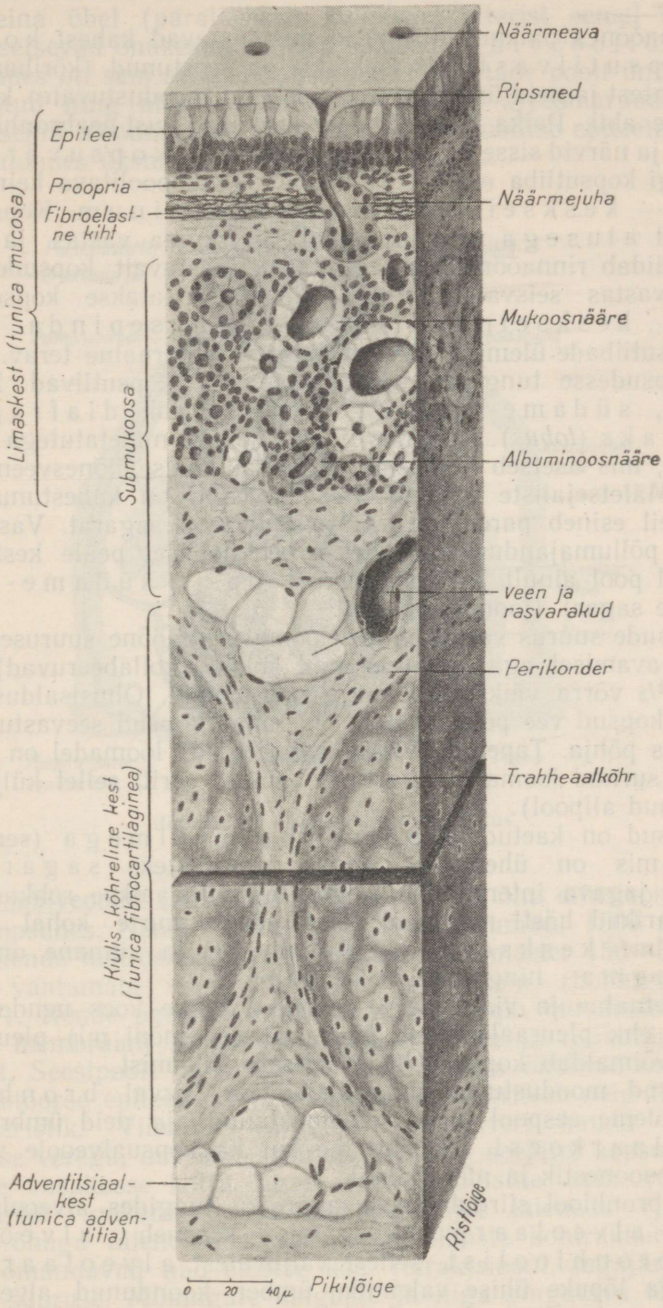
HINGAMISTEEDE TALITLUS; NENDE EHITUSE KOHANEMINE FUNKTSIOONIGA

Hingamisteed pole hingatava õhu passiivsed sisse- ja väljajuhtijad, vaid nende ülesanded on võrdlemisi mitmekesised. Õhu juhtimise kõrval puhastavad ning soojendavad hingamisteed sissehingatavat õhku ja küllastavad teda veeauruga; samal ajal toimivad hingamisteed kõrisõlme näol hääleorganina; mäletsejalistel on nad palaval aastaajal tõhusateks soojusest vabanemise paikadeks ja lõpuks sisaldavad nad mitmesuguste analüsaatorite algusosi (retseptoreid), millede ärritus liikuvast õhust tõhustab hingamis- ja vereringeorganite talitlust või mis haistmisorgani näol aitavad loomal orienteeruda ümbritseva keskkonna (toidu, saagi, vaenlaste jne.) suhtes.

Hingamisteede püsivalt avaliolek tagatakse nende seintes esinevate luiste ja kõhreliste elementide varal. Bronhioolides, kus kõhretükikesed puuduvad, aitab valendiku sulgumist vältida lihaskimpude spiraalne kulg kui ka bronhioolide seina tihe seos elastse kopsukoega.

Sissehingatav õhk soojeneb kõige tõhusamalt ninakoopas, milleks kaasa aitab siinse limaskesta all asetsev veresoonte rohkus kui ka ninakäikude pilujas kuju, mis sunnib sooja limaskesta pinnaga kontakti astuma võimalikult kõiki õhuosakesi. Sellega seletubki, et talvise külma õhu temperatuur võib hingekurgus tõusta juba ligi +30°-ni C. Vähemal määral jätkub õhu soojenemine ka tagapoolsetes hingamisteede osades.

Õhk puhastub tolmust, mikroobidest jm. ning küllastub veeauruga samuti hingamisteede limaskesta kaudu. Limaskesta katab hingamisteede kogu ulatuses mitmerealine ripsepiteel (joonis 136), mille ripsmete lainetus kulgeb kurgu poole (ninakoopas taha-, mujal ettepoole). Kuid ripsmed ei kanna tolmukübemekesi hingamisteedest välja vahetult, vaid ripsmeid vaibana katva limakihi abil. Kogu hingamisteede ulatuses (peale bronhioolide) esinevad limaskestas sega- (albuminoossed ja mukoossed) näärmed, millede nõre kandub algul juhade kaudu välja epiteeli pinnale ja siit ripskatte rütmiliste liigutuste varal kurku, kust ta alla neelatakse. Selline limavaip toimibki pidevalt hingamisteede puhastajana, viies eskalaatoritaoliselt söe- ja tolmupartikleid kui ka mikroobe kurku. Hingamisteede limaskestas asetsevate näärmete töö intensiivistub mäletsejalistel kuumal ajal ja sel puhul eritatud vedelik aurustatakse kiirete lõõtsutamisliigutuste varal. Aurustumiseks vajaliku soojuse (1 liiter vedelat näärmenõret vajab auruks muutumiseks umbes 600 kilokalorit soojust) saab vedelik hingamisteede limaskestalt. Talitluslikult asendavad hingamisteede näärmed siin higinäärmeid, mis mäletsejalistel termoregulatsiooni seisukohalt omavad vähest tähtsust.



Joonis 136. Kõri histoloogiline ehitus. (O r i g.)

Rinnaõõnes paiknevad kopsud moodustavad kahest kopsust ehk kopsutiivast, mis isekeskis on seostunud (kõrihargusest, veresoontest ja neid ümbritsevast sidekoest moodustuvate) kopsujuurte abil. Paika kopsutiibade siseküljel, kust peabronhid, veresooned ja närvid sisse tungivad, nimetatakse kopsuväratiks. Kumbagi kopsutiiba eraldab rinnaõõnt pikuti poolitava kelme kaksikleht — kekskseinand ehk mediastiinum. Kopsutiivad seisavad alusega vahelihase ehk diafragma vastas ja nende tipp täidab rinnaõõne kraniaalset osa. Vastavalt kopsude välispinna vastas seisvatele struktuuridele eristatakse kopsutiibade roide-, kekskseinandi- ja vahelihasepinda.

Kopsutiibade ülemine serv on ümar ja ventraalne terav. Viimasest kopsudesse tungivad sälgud jagavad kopsutiivad kolmeks (tipp-, südame- ja vahelihase- ehk diafragma-) sagaraks (*lobus*). Paremas tiivas kaasneb nimetatutega kesksagar, mis asetseb kekskseinandi ja kaudaalse õõnesveeni kurru vahel. Mäletsejaliste parempoolne tippsagar on kahestunud, mistõttu neil esineb parempoolses kopsutiivas 5 sagarat. Vastandina teistele põllumajandusloomadele esineb hobusel peale kesksagara mõlemal pool ainult kaks sagarat (tipp- ja südame-vahelihase sagar) (joonis 135).

Kopsude suurus vastab elusal loomal rinnaõõne suurusele. Rinnaõõne avamisel aga langevad nad kokku (kollabeeruvad) ja on umbes $^2/_3$ võrra väiksemad kui elusal loomal. Õhusisalduse tõttu ujuvad kopsud vee peal; loodete õhuvabad kopsud seevastu langevad vees põhja. Tapetud (verest vabastatud) loomadel on kopsud roosad, surnud loomadel aga tumepunased (eriti sellel küljel, mis on seisnud allpool).

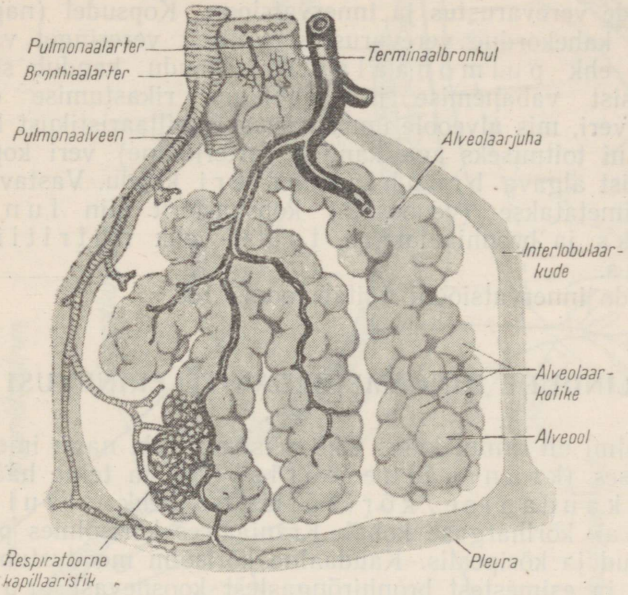
Kopsud on kaetud läbipaistva kopsukelmega (serooskestaga), mis on ühenduses kopsu kandilisteks sagarikeks (*lobuli*) jagava interstitsiaalkoega. Interstitsiaalkoe rohkuse tõttu on sagarikud hästi nähtavad veisel. Kopsujuurte kohal seostub kopsukelme kekskseinandikelmega ja viimane omakorda diafragma- ning roidekelmega.

Parietaalne ja vistseraalne (rinna-) kelme koos nende vahele (kelme- ehk pleuraalõõnde) jääva vähese (mõni ml) pleuravedelikuga võimaldab kopsude hõõrdumiseta liikumist.

Kopsud moodustuvad interstitsiaalkoe kõrval bronhidest (mida oleme eespool juba iseloomustanud) ja neid ümbritsevast alveolaarkoest. Nii bronhe kui ka kopsualveoole varustavad veresoonestik ja närvipõimik.

Iga bronhiool siirdub kopsusagarikku tungides alveoole sisaldavaks alveolaarpuuks, mis koosneb alveolaarsest bronhioolist, sellest väljuvatest alveolaarjuhadest ja lõpuks ühise valendiku ümber koondunud alveoolidest moodustunud alveolaarkotikestest (joonis 137).

Respiratoorseks ehk alveolaarseks nimetatakse sellist bronhiooli, mille seina ühel (paralleelselt kulgevast arterist eemal seisval) küljel asetsevad õhukeseseinalised sopised — a l v e o o l i d. Alveolaarjuhades on sein alveoolide suubumise kohtade poolt ümberringi sõelastatud ning alveolaarkotikestes kaovad alveolaarpuu teistes osades seina moodustavad lihaskiud koos kuubilise epiteeliga hoopis, asendudes üksnes alveoolidega.



Joonis 137. Kopsusagariku ehitus.

Kopsualveoolid (ehk kopsumullikesed) on õhu difusiooni paikadeks kopsudes. Nende tohutu arv (hobusel umbes 1500 miljonit) tagab nende mikroskoopilisele suurusele (diameeter 150—300 mikronit) vaatamata väga ulatusliku kogupinna (hobusel umbes 500 m^2). Nende paarimikronise paksusega sein moodustub homogeense membraani kõrval peamiselt elastsete ja retikuliinkiudude võrgust. Seestpoolt on alveoolid kaetud väga õhukese rakukihiga (respiratoorse epiteeliga) ja väljastpoolt ümbritseb neid tihe verekapillaaristik. Viimane varustub kopsuarteri kaudu voolava venoosse verega, mis siin arterialiseerub ja seejärel kopsuveenides südame vasakusse kotta tagasi voolab. Elastne sein võimaldab alveoolidel igakordse sissehingamise ajal laieneda (ja seega värske õhuga täieneda). Sissehingamislihaste kontraktsiooni vaibudes omandavad nad elastse koe retraktsiooni tagajärjel jälle endise suuruse. Mõningate haiguste ja liiga pingutava töö korral kaotavad kopsud osaliselt oma loomuliku retraktsioonivõime; sel

puhul soodustab väljahingamist kõhulihaste abi (kõhulöökne hingamine rinnutushaigetel hobustel).

Looma nooreas on kopsud plastilised organid. Süstemaatilise treeningu ja jahedas keskkonnas üleskasvatamise tagajärjel võivad nad märgatavalt suureneda ja nende talitlus võib tõhustuda. Samal ajal aga on nad suuremate patoloogiliste vigastuste suhtes abitud, sest neil puudub võime ulatuslikult vigastatud või kaotsiläinud osade taastamiseks (regeneratsiooniks).

Kopsude verevarustus ja innervatsioon. Kopsudel (nagu maksalgi) on kahekordne verevarustus. Väikest vereringet varustava kopsu- ehk pulmonaalarteri kaudu kandub siia süsihappegaasist vabanemise ja hapnikuga rikastumise otstarbel venoosne veri, mis alveoole ümbritsevast kapillaaristikust läbi voolab. Organi toitmiseks aga kandub (arteriaalne) veri kopsudesse rinnaaordist algava bronhiaalarteri kaudu. Vastavalt ülesandele nimetatakse (venoosset) kopsuarterit siin funktsionaalseks ja bronhiaalarterit toite- ehk nutritiivseks arteriks.

Kopsude innervatsiooni näitab joonis 138.

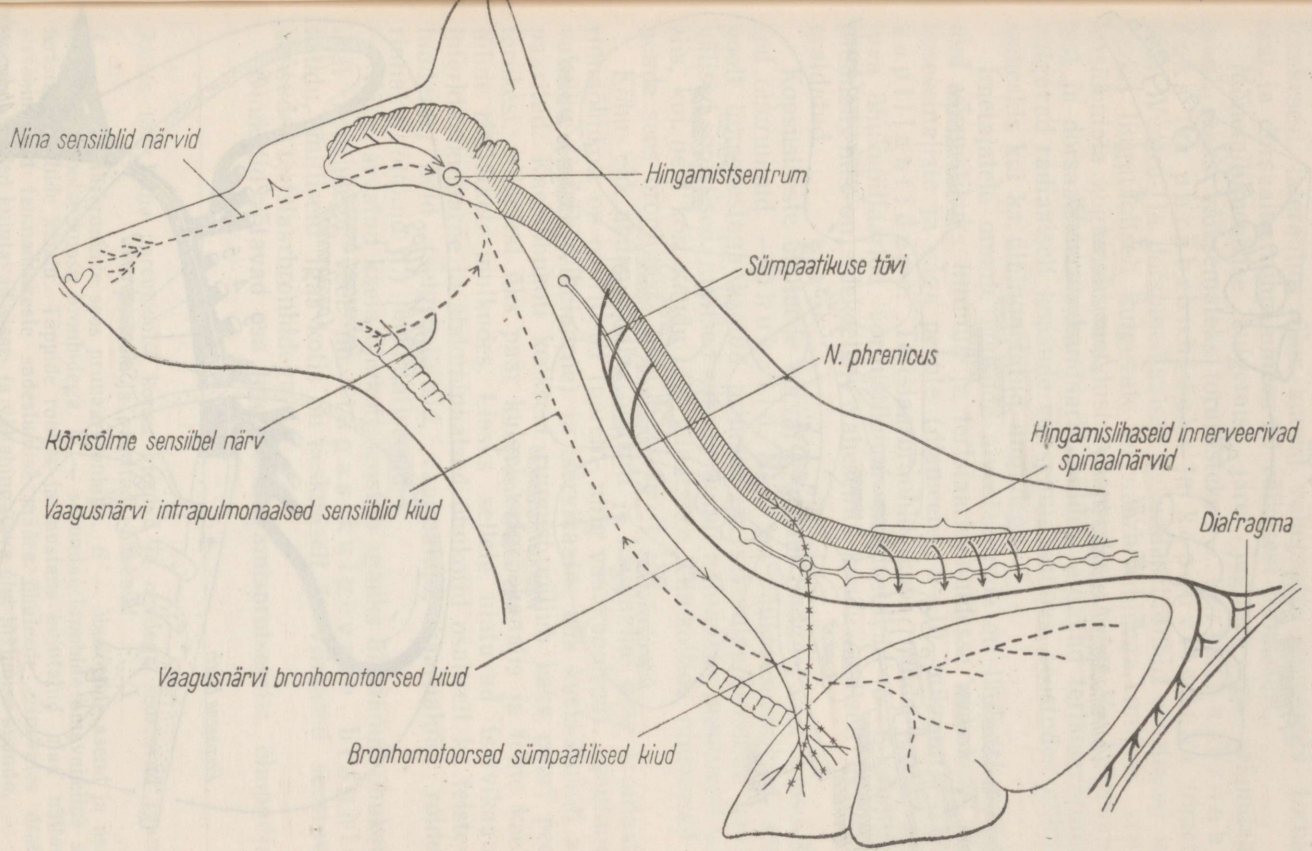
LINDUDE HINGAMISORGANITE ERINEVUSI

Kõrisõlmi on linnul kaks. Üks neist asetseb, nagu imetajailgi, kõri alguses (kraniaalne kõrisõlm) ja teine häält moodustava kaudaalse kõrisõlmena ehk «laulukõrisõlmena» kõriharguse kohal. Kraniaalses kõrisõlmes puuduvad häälekurrud ja kõripealis. Kaudaalne kõrisõlm moodustub viimastest kõri- ja esimestest bronhirõngastest koosnevast trummist ja selles asetsevast hääleseadistust: sagitaalsest, luustunud toesega varustatud põrgast ja kahest paarist (keskmisest ja külgmisest trummilaadsest) paarismembraanist. Viimased vastavad talitluselt imetajate häälekurdudele.

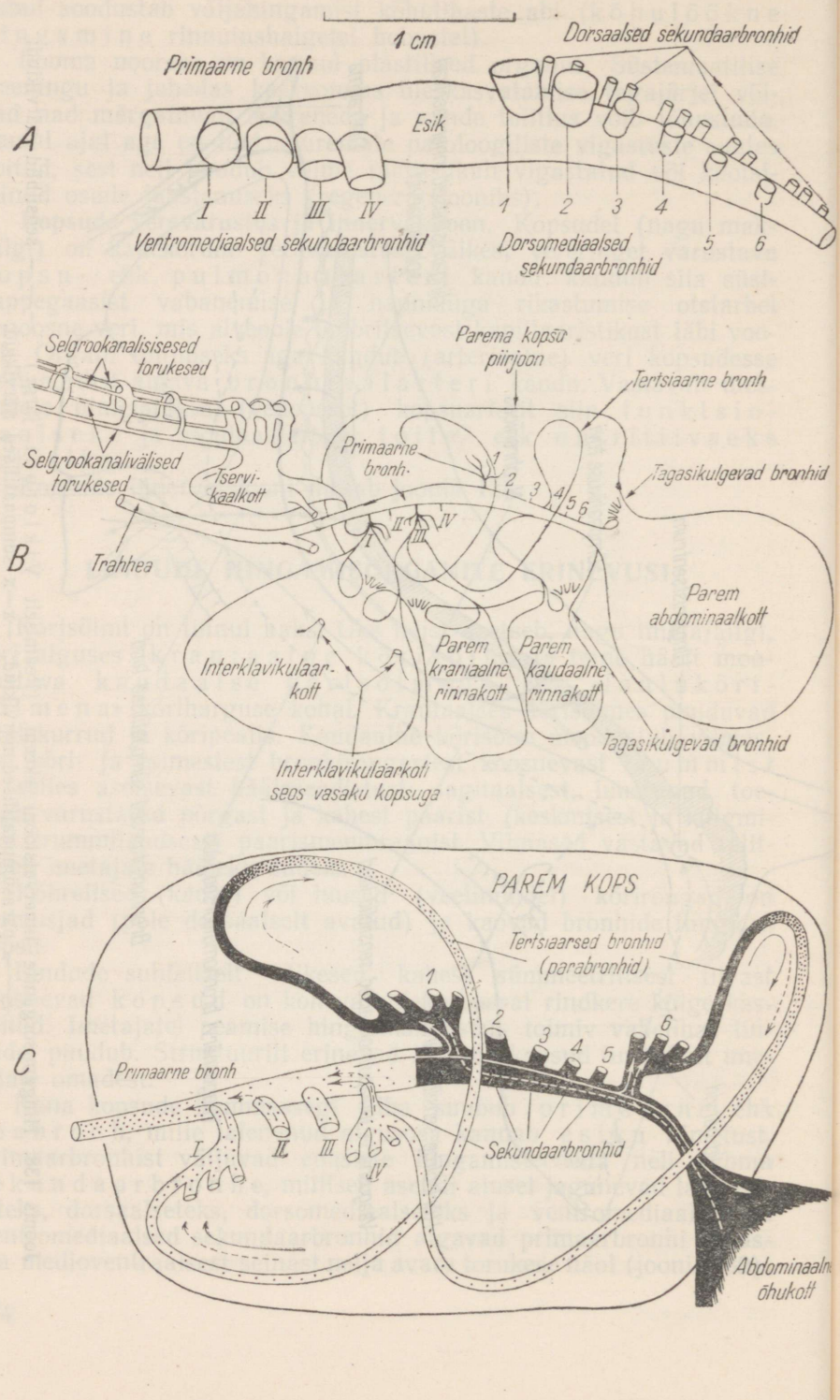
Kõhrelised (kanal) või luused (veelindudel) kõrirõngad on sõrmusjad (pole dorsaalselt avatud) ja kaovad bronhide tungides kopsu.

Lindude suhteliselt väikesed, kahest sümmeetrilisest tiivast koosnevad kopsud on koheva sidekoe varal rindkere külge kasvanud. Imetajatel peamise hingamislihasena toimiv vahelihas lindudel puudub. Struktuurilt erinevad lindude kopsud tunduvalt imetajate omadest.

Kana kopsude kummassegi tiiba suubub primaarne ehk peabronh, mille laienenud algusosa kannab esiku nimetust. Primaarbronhist väljuvad edasiste hingamisteedena neli rühma sekundaarbronhe, millised asendi alusel jagunevad lateraalseteks, dorsaalseteks, dorsomediaalseteks ja ventromediaalseteks. Ventromediaalsed sekundaarbronhid algavad primaarbronhi algusosa medioventraalsest seinast nelja avara torukese näol (joonis 139).



Joonis 138. Hingamisorganite innervatsiooni skeem. (Peamiselt Viktorovi järgi.) — — — sensiiblid närvikiud; ——— parasümpaatilised närvikiud; —x—x sümpaatilised närvikiud.


A
1 cm
Primaarne bronh
Dorsaalsed sekundaarbronhid
Esik
I II III IV
1 2 3 4 5 6
Ventromediaalsed sekundaarbronhid
Dorsomediaalsed sekundaarbronhid
B
Selgrookanalisisesed torukesed
Parema kopsu piirjoon
Tertsiaarne bronh
Selgrookanalivälised torukesed
Iservikaalkott
Primaarne bronh
Tagasikulgevad bronhid
Trahhea
Parem abdominaalkott
Interklavikulaarkott
Parem kraniaalne rinnakott
Parem kaudaalne rinnakott
Tagasikulgevad bronhid
Interklavikulaarkoti seos vasaku kopsuga
C
PAREM KOPS
Tertsiaarsed bronhid (parabronhid)
Primaarne bronh
Sekundaarbronhid
Abdominaalne õhukott

Ülejäänud kolme rühma sekundaarbronhid väljuvad esikust tagapool, kusjuures dorsomediaalne rühm koosneb kuuest suuremast torukesest, lateraalne rühm kuuest vahepealse suurusega torukesest ja dorsaalne rühm umbes 20 väikesest torukesest.

Mõnemillimeetrise kulgemise järel jaguneb iga sekundaarbronh reaks väiksemateks torukesteks — tertsiaarbronhideks (ka parabronhideks ja kopsuviledeks nimetatud). Ventro- ja dorsomediaalsed sekundaarbronhid seostuvad isekeskis lingutaoliselt kulgevate tertsiaarbronhidega, millede ventilatsiooniala kogumaht moodustab kopsudest umbes $^2/_3$. Lateraalsetest ja dorsaalsetest sekundaarbronhidest algavad tertsiaarbronhid kulgevad radiaalselt kopsude välispinna suunas, seostudes niihästi isekeskis kui ka ülalnimetatud lingudega.

Imetajatele omane kopsude alveolaarkude on lindudel asendunud võrgustikuks liitunud ja tertsiaarbronhidesse avanevate õhukeseseinaliste ja väga peente (diameeter 5—10 mikronit) õhukapillaaridega. Tertsiaarbronhid koos nende juurde kuuluva õhukapillaaride võrgustikuga moodustavad 5—6-kandilised prismad, mis on sidekoeliste vaheseinte kaudu osaliselt üksteisest eraldatud.

Kopsusiseste õhuteede kõrval esinevad lindudel veel kopsuvälised õhuruumid — õhukotid. Need on õhukeseseinalised, seespoolt limaskestaga kaetud primaar- ja sekundaarbronhide kopsuvälised sopistised, millised surnud linnul nähtavaks muutuvad vaid siis, kui neid kõri kaudu täis puhutakse. Õhukottide nimetused ja nende seos bronhidega nähtub jooniselt 139.

Kõhu- ehk abdominaalne õhukott ja kaudaalne ning kraniaalne rinnaõhukott on paarilised (parem- ning vasakpoolsed), rangluudevaheline (interklavikulaarne) ja tservikaalne ehk kaelaõhukott aga paaritud. Kaelaõhukoti keskset ruumist väljub kaks paari peeni torukesi, milledest üks paar kulgeb selgrookanalis ja teine kaelalülide ristjätkete mulkudes. Lisaks sellele ulatuvad tservikaalne, interklavikulaarne ja abdominaalsed õhukotid osaliselt ka teistesse luudesse, neid (selgroolülisid, vaagnaluid, kaarnaluid, roideid, rinnakut, õlaluid jt.) pneumatiseerides.

Välja arvatud kaela õhukott seostub igaüks ülejäänud õhukottidest kopsudega veel nn. tagasikulgevate bronhide kaudu, milliseid igas kotis on keskmiselt 5. Viimased seostuvad kopsudes tertsiaarbronhidega.

Õhukotid võtavad osa lindude hingamisprotsessist, õhupadjan-

Joonis 139. Kana parempoolse kopsu bronhid ja nendega seostuvad (parempoolsed ja paaritud) õhukotid.

A — sekundaarbronhide seos primaarbronhiga. *B* — õhukottide asend ja nende seos parempoolse kopsu bronhidega. *C* — sekundaarbronhide omavaheline seos tertsiaarbronhide kaudu. Täppide rohkus ja mustana kujutatud alad näitavad sissehingatud tahmaosakeste sadestumise määra õhuteede erinevates osades. Nooled kujutavad sisse- ja väljahingatava õhu liikumise suunda.

ditena kaitsevad nad siseelundeid ja aitavad kaasa nende (südame, munandite) jahutamisele; ühtlasi kasutavad linnud õhukotte ka oma keha tasakaalustamiseks lennul.

Eesmiste ja tagumiste õhukottide üheaegsel kokkusurumisel (ekspiratsiooni puhul) väljub õhk eesmistest kottidest, kuid tagumistest tuleb ta dorsobronhide kaudu kopsudesse. Õhukottide laienedes aspireerivad (imevad) eesmised kotid tarvitatud õhu kopsudest, kuid tagumised täituvad samal ajal (õhuteede kaudu tuleva) värske õhuga. Selline eesmiste ja tagumiste õhukottide vastandlik toime tagab lindude kopsude pidevat (nii inspiratsiooni kui ka ekspiratsiooni ajal toimuvat) ventileerumist värske õhuga. Mainitud omapära tõttu rahuldavad lindude kopsud, vaatamata nende väiksusele ja madalale hingamissagedusele (hanedel 9—10, partidel 15—18 ja kanadel 22—25), suure hapnikutarve.

RINNAÕÕS

Rinnaõõs on kõhuõõnest väiksem. Kujult sarnaneb ta viltuse alusega külgedelt lamestunud kuhikuga (joonis 140). Väljastpoolt piirab rinnaõõnt luune rinnakorv ühes sellele kinnituvate struktuuridega. Kõhuõõnest eraldub ta imetajatel ülalt ette ja alla kulgeva tugevasti ettekummunud diafragma varal. Viimase paigutuse tõttu on rinnaõõs tunduvalt väiksem luusest rinnakorvist. Rinnaõõne ventraalne sein on ligi kaks korda lühem dorsaalsest.

Umbset (välismaailmast eraldatud) rinnaõõnt ja selles paiknevaid organeid katvat serooskesta nimetatakse rinnakelmeks ehk pleuraks. Rinnaseinas, diafragmat ja keskseinandit kattes kannab ta parietaalse ja kopse kattes vistseraalse (ehk kopsu-) pleura nimetust.

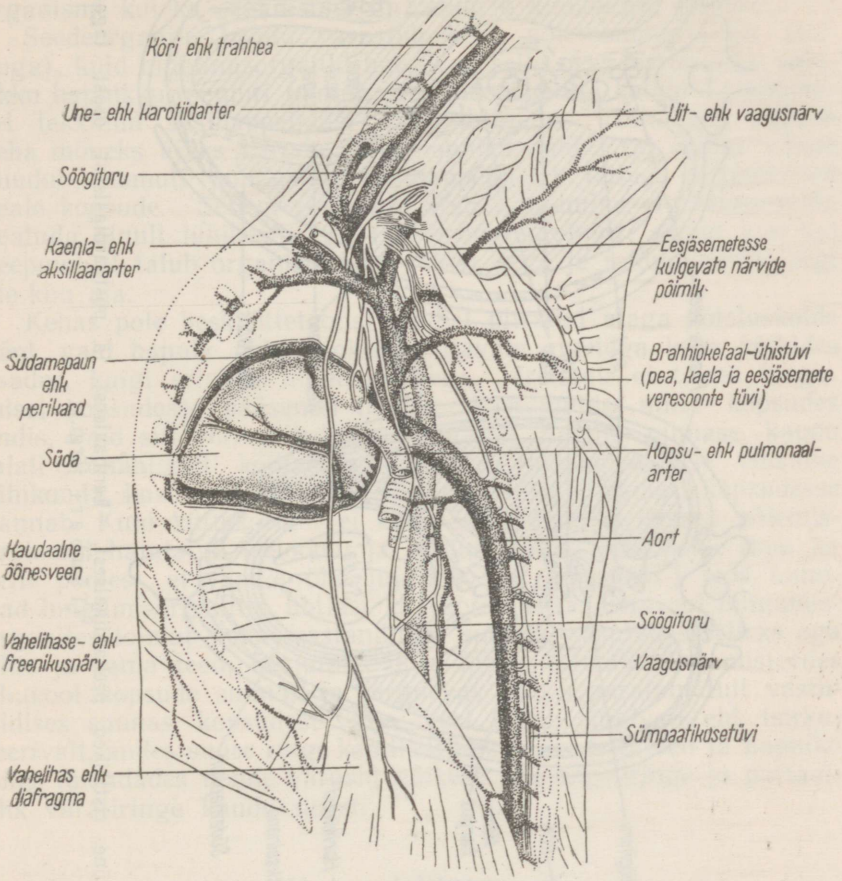
Rinnaõõne keskel moodustab rinnakelme longitudinaalse, ülevalt alla ulatuva, kahte pleura- ehk kelmeõõnt eraldava vaheseina — keskseinandi (*mediastinum*), mille lehtede vahel — keskseinandi lõhes — asetsevad kõik rinnaõõne organid peale kopsude. Parem pleuraõõs ja selles asetsev kopsutiib on vasakust suuremad.

Keskseinandis eristatakse südameesist ehk prekardiaalset, südame- ehk kardiaalset ja südametagust ehk postkardiaalset osa. Südameesises keskseinandis asetsevad südamest kaela ja eesjäsemetesse väljuvad veresooned, rinnajuha lõpposa, söögitoru, kõri, harknääre, lümfisõlmed ja närvid (joonis 141). Kardiaalne keskseinand haarab südant ühes arterite algus- ja veenide lõpposadega, söögitoru, kõri lõpposa ja uitnärve. Südame, diafragma ja rinna dorsaalse seina vahel paiknev kolmnurkne postkardiaalne keskseinand sisaldab aorti, paaritut veeni, rinnajuha, söögitoru ja närve.

Mõlemapoolsed pleuraõõned sageli kommunitseeruvad isekeskis,

eriti vanematel loomadel. Seetõttu esineb ka pleuriit (rinnakelmepõletik) sel juhul peaaegu alati mõlemapoolselt.

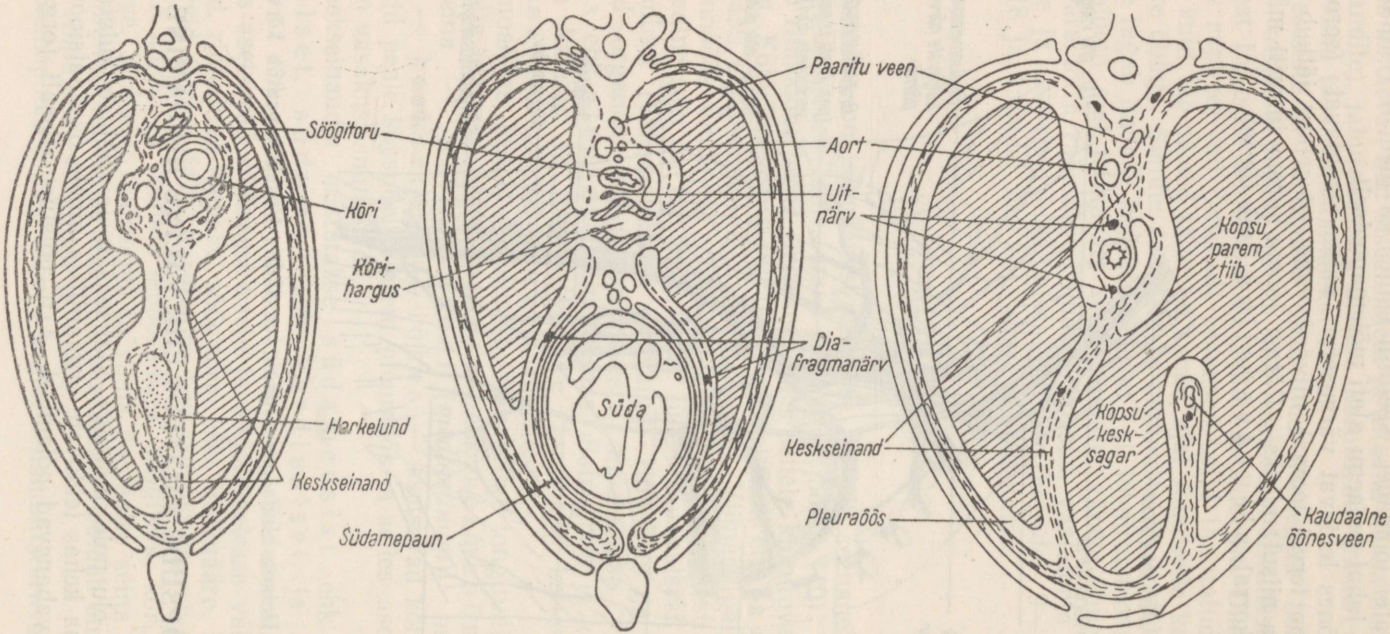
Pleuraõõnes leiduvat värvusetut, valku sisaldavat (seroosset) vedelikku on tervel loomal niivõrd vähe, et sellest jätkub ainult kelme pinna niisutamiseks. Pärast looma surma ja eriti märgade pleuriitide korral pleuravedeliku hulk tõuseb.



Joonis 140. Hobuse rinnaõõne organid vasakult. Vasak kopsutiib kõrvaldatud.

KOPSUDE TALITLUS EHK VÄLINE HINGAMINE

Looma elu pole mõeldav alalise jõu ja soojuse kuluta, mida peab katma kehas leiduvate orgaaniliste ainete oksüdatsioon. Jõud ja soojus vabanevad põlemisel, s. o. põletusmaterjali (orgaanilise



Joonis 141. Hobuse rinnaõõne ristlõiked prekardiaalsest, kardiaalsest ja postkardiaalsest osast tagant vaadatuna. (T š u b a r i järgi.)

aine) ühinemisel hapnikuga. Seejuures tekivad ühinenud ainete asemele vesi ja süsihappegaas ning valkude oksüdatsiooni puhul vähesel määral ka lämmastikku sisaldavad ühendid. Vastandina tavalisele (leegiga kulgevale) põlemisele on organismis toimuv põlemisprotsess aeglane; vabanev energiahulk aga on mõlemal juhul ühesugune: ühest grammist veevabast suhkrust vabaneb tema täieliku oksüdeerumise korral niihästi põletamisel väljaspool organismi kui ka organismis ligikaudu 4 kilokalorit soojust.

Seedeorganite kaudu varustub keha põletusmaterjaliga (toiduga), kuid hingamisorganid hangivad selle oksüdeerimiseks vajalikku hapnikku; samuti toimub hingamisorganite kaudu ka põlemisel tekkinud süsihappegaasi väljajuhtimine. Toitaineid suudab keha mõneks ajaks varuda, kuid hapniku suhtes tal selline võime puudub; samuti puuduvad süsihappegaasil teised väljumisteed peale kopsude. Sellest tingituna võib hingamine elu ohustamata peatuda ainult lühikest aega (väheseid minuteid), samal ajal kui veepuudust talub organism kuni nädal aega ja toidupuudust isegi üle kuu aja.

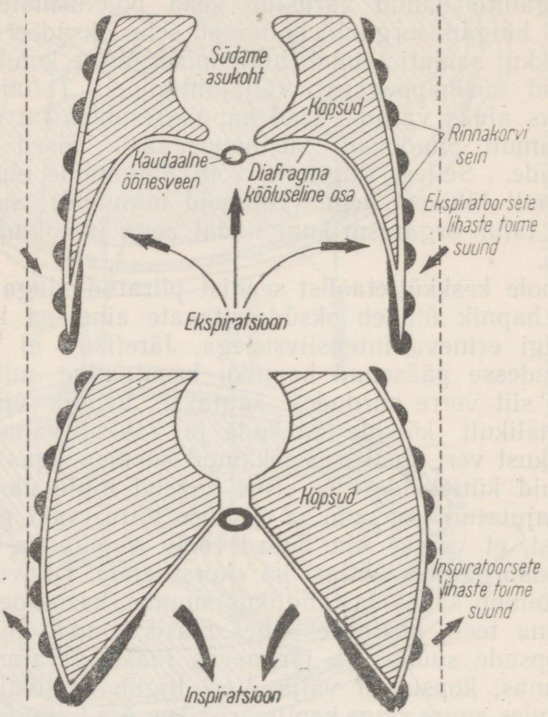
Kehas pole keskküttetaolist seadist piiratud alaga põletuskolde näol, vaid hapnik ühineb oksüdeeritavate ainetega keha kõikides osades, kuigi erineva intensiivsusega. Järelikult ei toimu hingamisel kopsudesse pääsenud hapniku kasutamine mitte kopsudes endis, vaid siit verre siirdudes kantakse hapnik viimase kaudu laiali võimalikult kõikide rakkude ja rakkudevahelise elusaine lähikonda, kust veri omakorda tekkinud süsihappegaasi kopsudesse kannab. Kuid küttekoldest ei erine kopsud mitte üksnes põlemisprotsessi hajutatud iseloomu ja aegluse tõttu, vaid peale muu ka selle poolest, et värske õhu juurdevoolu (hingamis-) teed toimivad hingamisorganites ühtlasi ka «korstnana». Õhuvool hingamisorganites toimub kahes vastandlikus suunas, kasutades selleks aga ühte ja sama teed, kusjuures ühes faasis toimub hingamisteedes õhuvool kopsude suunas ja järgnevas faasis paratamatult vastupidises suunas, kopsudest välja. Veri liigub ringivalt ehk tsirkuleerivalt, andes suure ringe kapillaaristikus ära toitained ja hapniku ning täiendades nende varusid väikese ehk kopsuringe ja portaal- ehk väratiringe kaudu uuesti.

Hingamisliigutused

Õhu liikumist kopsudesse nimetatakse s i s s e h i n g a m i s e k s ehk i n s p i r a t s i o o n i k s ja õhu väljutamist v ä l j a h i n g a m i s e k s ehk e k s p i r a t s i o o n i k s. Inspiratsioon toimub rinnakorvi suurenemise (pikenemise ja laienemise) tagajärjel. Peamiseks inspiratoorseks lihaseks on kuplikujuliselt rinnaõõnde ulatuv diafragma, selle kõrval aga ka roideid ette ja väljapoole tõstvad (inspiratoorsed) lihased (joonis 142).

Hingamist, mille kandjaks on üksnes või peamiselt diafragma,

nimetatakse kõhu- (abdominaal-) ehk diafragma-hingamiseks, rinnakorvi märgatava liikumisega kaasnevat hingamist aga roide- ehk kostaalhingamiseks. Põllumajandusloomadel esineb nende puhkeolekus peamiselt abdominaalne hingamistüüp. Pingutatud töö või kiire liikumise puhul muutub see kostoabdominaalseks ja diafragma liigutuste häirituse puhul kostaalseks hingamistüübiks.



Joonis 142. Rinnaõõne frontaalne (horisontaalne) lõige inspiratsiooni ja ekspiratsiooni ajal. (Peamiselt Klimovi järgi.) Nooled näitavad rinnakorvi ja diafragma liikumise suunda.

Inspiratsiooni korral järgnevad kopsud rinnakorvi laienemisele pleuraõõnes (kopsude ja rinnakorvi seina vahel) valitseva negatiivse (atmosfäärsest rõhust väiksema) rõhu tõttu: välisõhk surub kopsud pidevalt vastu rinnakorvi seina. Rinnakorvisisene ehk intratorakaalne negatiivne rõhk aga tekib sellest, et kopsude (pingutamata) suurus on rinnakorvi kasvust maha jäänud; selle tõttu on kopsude elastne kude alaliselt pingul. See pingulolek ehk püüe rinnakorvi seinast eemalduda põhjustabki kopsude ja rinnakorvi vahelise piluja ruumi imeva toime. Rinnakorvi vigas-

tamise või rinnaõõne avamise korral vabanevad kopsud neid rinnakorvi seina vastu hoidvast imevast rõhust ja omandavad kortsudes ehk retraheerudes oma loomuliku suuruse.

Ekspiratsioon toimub tavalistes tingimustes lihaste kaasabita, inspiratsiooni ajal elastsetesse elementidesse talletunud energia arvel. Sissehingamise ajal tuleb inspiratoorsetel lihastel võita: 1) rinnakorvi pinge tema laiendamisel üles ja ette, 2) kopsude elastsus ja 3) kõhuorganite ja kõhuseina rõhk. Kõik need inspiratsiooni ajal kasvavad pinged toovad sissehingamise (lihaste kontraktsiooni) lõppedes kopsud ja rinnakorvi jälle endisesse asendisse. Üksnes raskendatud väljahingamise puhul abistavad ekspiratsiooni kõhulihased ja mõningad rinnakorvi ekspiratoorsed lihased.

Inspiratsiooni- ja ekspiratsiooniajad on seal ja lambal ligikaudu võrdsed; veisel ja eriti hobusel on ekspiratsiooniaeg sissehingamisajast mõnevõrra pikem.

Hingamisliigutuste sagedust mõõdetakse ühes minutis korduvate liigutuste arvuga; täiskasvanud ja puhkaval hobusel ning seal võrdub see 8—18, veisel ja lambal 10—30-ga. Märgatavalt kiiremini toimub hingamine noorel loomal (vastsündinud vasikal 33—44 korda). Hingamissagedust suurendavateks teguriteks on looma kehaline pingutus, kõrge välistemperatuur ja palavikuga kulgevad haigused, üldse ainevahetust tõstvad tingimused. Kõrge produktiivsusega lehmadel on hingamissagedus suurem (20—30 korda minutis) kui keskmise produktsiooniga lehmadel (15—20 korda).

Hingamissageduse kasv kõrge temperatuuri puhul avaldub eeskätt mäletsejalistel, kellede hingamisteed toimivad kuumal ajal termoregulaatoritena, vee aurustajatena kehasoojuse arvel. Välistemperatuuri tõusuga kümne kraadi võrra kahekordistub hingamissagedus veisel ja lambal. Hobusel seevastu mõjustab välistemperatuuri tõus hingamist vähe oluliselt. Magamisel hingamissagedus väheneb.

Rahuliku hingamise korral ühekordselt sisse- või väljahingatava õhu hulka (hobusel 5—6 liitrit) nimetatakse *hingamisõhuks*. Lisaks sellele võib loom *täiend-* ehk *komplementaarõhuna* sisse hingata veel teatava koguse õhku (hobune kuni 12 liitrit); sama õhuhulka võivad nad reservõhuna peale normaalse ekspiratsiooni välja hingata. Hingamis-, täiend- ja reservõhu summa võrdub kopsude *elulise mahuga*, s. o. maksimaalse inspiratsiooni ja ekspiratsiooni korral kopsudest läbikäiva õhu hulgaga (inimesel 3—4, hobusel 26—30 liitrit). Maksimaalse väljahingamise korral jääb kopsudesse veel teatav hulk (hobusel umbes 10 liitrit) *jääkõhku*, mis omakorda koosneb kopsudest rinnaõõne avamise puhul väljavoolavast *retraktsioonõhust* ja kollabeerunud kopsudesse jäävast *minimaalõhust*.

Hingamise tõhustamiseks on seega kaks teed: esiteks hingamisliigutuste sagenemine ja teiseks nende süvenemine. Looma süstemaatilise harjutamise korral füüsiliste pingutustega kasvab hinga-

mise sügavus hingamissageduse arvel. Samasugune on lugu südame minutimahu suurenemisel.

Ühe minuti jooksul sissehingatava õhu maht (minutimaht) on puhkaval hobusel 33—60 liitrit, veisel kuni 55 liitrit, seal 20—25 liitrit ja lambal 13—15 liitrit. Hobuse liikudes 5 km kiirusega tunnis tõuseb sissehingatava õhu minutimaht 100—200 liitrini ja 10—12 km tunnikiiruse korral 200—300 liitrini. Galopeerival hobusel võib sissehingatava õhu minutimaht tõusta üle 500 liitri.

Surnud ruumi osatähtsus kopsude õhuvahetuses

Hingamisteede valendikku nimetatakse surnud ehk kahjulikuks ruumiks põhjusel, et siia inspiratsiooni lõppedes peatuma jäänud õhk kasutult järgmise ekspiratsiooniga uuesti välja viiakse; hingamisteedesse jäänud õhu kaudu ei saa kopsud oma ülesannet täita, sest hapniku transport verre ja süsihappegaasi difusioon kopsudesse võib toimuda üksnes alveoolide kaudu. Soovides teada, kui palju hingamisõhust leiab igakordset kasutamist kopsualveoolidesse tungides, peame respiratsiooniõhu mahust surnud ruumi mahu lahutama. Hobuse hingamisõhust jääb hingamisteedesse ligikaudu üks neljandik (umbes 1,5 liitrit). Arvestades seda, et hobusel tavalise hingamise puhul on kopsude õhumahutus umbes 24 liitrit, toimuks siin täielik õhuvärskendus alles viie hingamisliigutuse (6 liitrit — 1,5 liitrit = 4,5; 24 liitrit : 4,5 liitrit = umbes 5) tagajärjel. Et hingamisõhk moodustab kopsudesse jäävast õhust vaid murdosa (hobusel umbes ühe viiendiku), siis on kopsude alveolaarõhu koostis inspiratsioonile ja ekspiratsioonile vaatamata enamvähem konstantne. Kuna surnud ruum oluliselt ei muutu, siis on mõistetav, et kopsude ventilatsioon osutub seda tõhusamaks, mida sügavamad on hingamisliigutused.

Gaasimaski kasutamisel raskeneb hingamine peamiselt kahjuliku ruumi suurenemise tõttu.

Hingamisteede kaitserefleksid

Hingamisteede kaitserefleksidena kirjeldatakse köha ja aevastamist.

K ö h a k s nimetatakse kõrisõlme, kõri või bronhide ärritusest põhjustatud jõulist ekspiratsiooni, mis järgneb sügavale inspiratsioonile ja mille puhul inspiratsioonijärgselt sulgunud hingamispilu lahti tõugatakse. Tugev õhulaine, mille kiirus kõris on 15—35 m/sek., kannab köha puhul hingamisteedest välja ärritust põhjustavad tegurid (lima, võõrkehad). Köhapuhune õhulaine väljub suu, hobusel aga ninasõõrmete kaudu.

A e v a s t u s e k s (hobusel p u r i s t u s e k s) nimetatakse nina

limaskesta mehaanilisele või keemilisele ärritusele järgnevat järsku ninakaudset ekspiratsioonitõuget, mille kestel suupilu on suletud.

Haigutus on avasui toimuv pikaajaline ja sügav inspiratsioon ja ekspiratsioon.

KOPSUDE VENTILATSIOON LINDUDEL

Kopsudesisest õhuliikumist põhjustavate elundite suhtes kehtivad tänapäevani kaks vastandlikku arvamust. Ühe teooria põhjal, mis pärineb 17. sajandist, püsib kopsude maht in- ja ekspiratsiooni kestel muutmata ja nende õhustamine toimub vaid õhukottide lõõtsataolise talitluse (laiumise ja kokkusurumise) tagajärjel. Teisalt väidetakse kopsude endi mahu muutumist in- ja ekspiratsiooni ajal ja esitatakse kopsude aktiivsuse tõendina asjaolu, et lind võib hingata ka siis, kui kõik tema õhukotid on avatud.

Samuti on lõplikult lahendamata õhu kopsudesisese teekonna iseloom. Tahmarikka õhu sisse hingata laskmise tagajärgede uurimise ja teiste kaalutluste alusel väidab osa teadlasi, et õhk lindude kopsudes liigub ringlevalt, suundudes õhukapillaaristikku nii sisse- kui väljahingamise ajal dorsomediaalsete sekundaarbronhide kaudu ning siit välja ventromediaalseid bronhe mööda (joonis 139). Vastandteooria väitel vaheldub õhuvoolu suund tertsiaarsetes bronhides igakordse sisse- ja väljahingamise puhul.

HINGAMISLIIGUTUSTE REGULATSIOON

Hingamislihaste tööd koordineeritakse pikliku aju keskmises kolmandikus paikneva hingamistsentrumi kaudu. Tsentrum koosneb paremast ja vasakust poolest. Tema ühepoolne vigastus põhjustab samakülgset hingamisseisakut ja tsentrumi mõlemapoolsel vigastamisel lakkab hingamine hoopis.

Hingamisliigutuste tugevus ja sagedus sõltuvad hingamistsentrumist hingamislihastesse kulgeva erutuse iseloomust. Kui seljaaju vigastus (läbilõikamine) toimub kaela- ja rinnaaju piiril, siis lõpeb roidehingamine, sest erutuse tee roietevahelistesse närvidesse katkeb. Säilib aga samas diafragmahingamine, sest vahelihast innerveeriv diafragmanärv (*n. phrenicus*) algab mitme juure näol kaelaajust (5.—7. kaelanärvist), s. o. läbilõikamispaigast eespool. Katselooma seljaaju läbilõikamisel kuklamulgu piirkonnas lõpeb niihästi roide- kui ka diafragmahingamine; edasi kestavad sel puhul mõnda aega vaid sõõrmete rütmilised liigutused, sest sõõrmete lihaseid innerveeriv näonärv väljub keskajust. Kui aju läbi lõigata kesk- ja pikliku aju piiril, kaovad sõõrmete liigutused, kuid rinnakorviga seostuvad hingamisliigutused säilivad. Sellistest katsetest järeldubki hingamistsentrumi asukoht.

Tsentrumist väljuvate erutuslainete sagedus sõltub hingamistsentrumi enda erutusseisundist ehk toonusest, mille tase muutub

alaliselt siia kanduvate aferentsete närviimpulsside ja vere muutuva koostise mõjul. Vastavalt hingamistsentrumi ärrituse laadile eristatakse hingamistsentrumi *reflektoorset* ja *humoraalset ärritust*.

Hingamistsentrumi reflektoorne ärritus võib alguse saada keha väga erinevate osade mehaanilisest, termilisest, keemilisest jne. ärritusest, kuid kõige ilmekam on siin nende aferentsete närvide osatähtsus, mis algavad hingamisteedest või kopsudest enestest. Nii näiteks tingib läbilõigatud uitnärvi tsentraalse otsa nõrk (elektriline) ärritus enamasti hingamise seisaku ekspiratsioonifaasis ja tugevam ärritus hingamise peatumise inspiratsioonifaasis. Uitnärvi kopsusiseste lõpmete ärritus sissehingamise lõpul (tingitud kopsude venitusest) väldib kopsude liigset laienemist, asendades inspiratsiooni õigeaegselt ekspiratsiooniga. Analoogilist toimet omavad ka hingamislihastes asetsevad proprioretseptorid.

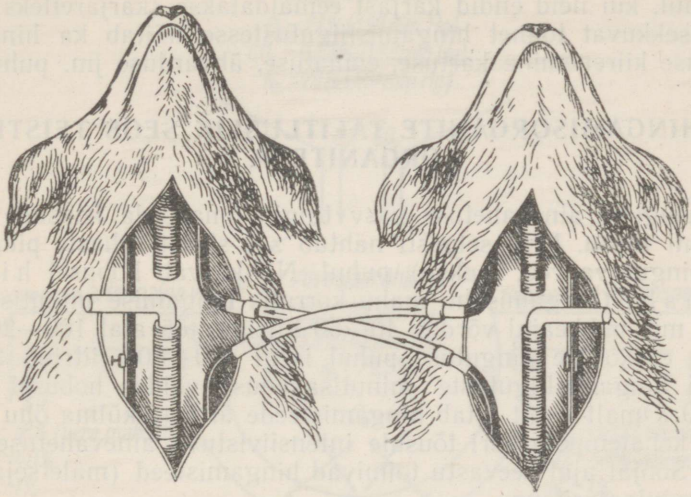
Eriti olulistena näivad ninakoopast algavad refleksid normaalse hingamistaseme säilitamise seisukohalt. Kui ninakoobas hingamisest kõrvaldada (hingamine suu või trahheotuubuse kaudu), väheneb kopsude ventilatsioon 15—25% võrra. Hingamistsentrumi toonuse kõrge taseme säilitamiseks põllumajandusloomadel on oluline nende viibimine värskes ja jahedas õhus kui ka nende naha süstemaatiline ärritamine masseerimise (puhastamise) teel.

Veresoonestikus on olulisemaks hingamistalitlust mõjustavaks refleksogeenseks alaks ühiskarotiidarteri hargnemise piirkond (*karotiidsiinus*). Vererõhu tõus toimib siitkaudu reflektoorselt hingamisliigutusi aeglustavalt ja vererõhu langus hingeldamist põhjustavalt. Mainitud veresoonestiku kemoretseptorite ärritus toimib hingamistsentrumisse ka vere gaasilise koostise muutuste puhul: vere liigne süsihappegaasisisaldus (*hüperkapnia*) või hapniku vähesus veres (*anokseemia*) tingivad reflektoorsel teel hingeldust; süsihappegaasi vähesus (*hüpokapnia*) seevastu pidurdab reflektoorsel teel hingamist.

Hingamisliigutuste humoraalne regulatsioon. Vere koostise muutumise otsest mõju hingamistsentrumile demonstreerib katse, milles kahel narkoosis viibival katseloomal ühendatakse vastastikku pead varustavad une- ehk karotiidarterid joonisel 143 näidatud kujul. Siin saab kummagi katselooma peaaju oma vere naabrilt (kuna vastaspoolne karotiidarter suletakse katse ajal klambriga). Kui ühel katseloomal hingamist takistada (trahheotuubusele sõrme ette asetades), siis ilmuvad hingeldusnähud hoopis naaberkoeral: hingamise tõkestamise tagajärjel rikastub veri süsihappegaasiga ja vaesub hapniku poolest ning sellisena naaberkatselooma peaajusse jõudes toimib ta hingamistsentrumisse ärritavalt.

Hingamistsentrumisse ärritavalt toimib vere pH nihkumine happelisuse suunas. Arteriaalse vere vesiniku-ioonide kontsentratsioon on just piisav selleks, et alal hoida hingamistsentrumi eru-

tatavuse normaalset taset ja seega ka normaalset hingamist (eupnoe). Vesiniku-ioonide kontsentratsiooni kasv veres (mis järgneb süsihappegaasi või teiste happeliste produktide kuhjumisele või hapniku vähenemisele) aga tingib tema erutusseisundi (toonuse) kasvu, millele järgneb hingamisliigutuste sagenemine ja sügavnemine; tõhustunud hingamine kõrvaldab liigse CO_2 ja seega ka liigselt kõrge vesiniku-ioonide kontsentratsiooni. Vastupidi — kopsude üleõhustus (hüperventilatsioon) tahteliste kiirete ja sügavate hingamisliigutuste näol võib tingida CO_2 sisalduse langust



Joonis 143. Ristuv vereringe hingamistsentrumi humoraalse ärrituse tõestamiseks. Vasaku koera trahheaaltoru sulgemisel hakkab parempoolne koer hingeldama ja vastupidi. Otseselt pähe suunduv ühiskarotiidarter on mõlemal koeral klambriga suletud.

veres sel määral, et hingamine jääb tsentrumi toonuse languse tõttu mõneks ajaks hoopis seisma (apnoe). Kui tõhustunud hingamine või hingeldus (düspnoe) mitmesugustel põhjustel (hapnikupuudus või süsihappegaasirikkus sissehingatavas õhus, hingamis- või vereringeorganite häired jm.) vere gaaside normaalset sisaldust ei suuda taastada, siis järgneb looma lämbumine (asfüksia) ja koos sellega hingamistsentrumi enda halvatus. Lämbunud looma elluäratamisel püütakse hingamistsentrumi reageerimisvõimet taastada sel teel, et kunstlike hingamisliigutuste varal suurendatakse vere hapnikusisaldust. Mõistetavalt võib hingamistsentrumi elustamine õnnestuda vaid seni, kui süda veel töötab.

Õeldust järgneb, et hingamistsentrum on vere gaasilise koostise ja tema happelisuse reguleerija ning et selline reguleerimine toimub suurel määral gaasilise koostise enda muutuste alusel.

Hingamisliigutuste sõltuvus ajukoore talitlusest. Nagu kõik teised organismis toimuvad protsessid, nii

allub ka hingamistsentrumi talitlus ajukoorest väljuvatele impulssidele. Ajukoore vahendav osatähtsus nähtub loomadel hingamisliigutuste kiirenemisest selliste väliskeskkonna tegurite mõjul, mis omavad teatavat seost (signaalilist tähendust) lihaste tööga ehk looma liigutustega. Nii tõuseb laudas viibivate lammaste hingamise kiirus niipea, kui neile avatakse tee lahtisele väljale (maastikurefleks); väiksem on nende hingamissageduse tõus siis, kui neile avatakse uks üksnes karjaaeda pääsemiseks. Samuti tõuseb loomade hingamise kiirus, kui nad näevad kaaslaste eemaldumist, või juhul, kui neid endid karjast eemaldatakse (karjarefleks). Ajukoore sekkuvat toimet hingamisliigutustesse näitab ka hingamissageduse kiirenemine kartuse, ehmatuse, ähvarduse jm. puhul.

HINGAMISORGANITE TALITLUSLIK SEOS TEISTE ORGANITEGA

Igasugune ainevahetuse kasv tingib omakorda kopsude ventilatsiooni tõusu. Eriti selgesti nähtub see skeleti lihaste pingutava töö (pingutava veo, jooksu) puhul. Nii kasvab hobusel h i n g a m i s m a h t (hingamisõhu mahu korrutis hingamise minutisagedusega), mis puhkeajal võrdub 40—50 liitriga, töö ajal 100—200 liitrini ja erakordse pingutuse puhul isegi 400—500 liitrini. Samuti kasvab hingamisliigutuste minutisagedus, võides hobusel tõusta üle 100. Omalt poolt aitab hingamisteede ärritus külma õhu kaudu kaasa kehatemperatuuri tõusule intensiivistuva ainevahetuse tagajärjel. Soojal ajal seevastu toimivad hingamisteed (mäletsejalistel) termoregulaatoritena.

Hingamisliigutustega kaasnev rõhu muutus soodustab rinnakorvi osas (rinnakorvisisese ehk intratorakaalse imeva rõhu tõusu näol inspiratsiooni ajal) vere voolu südamesse ja lümfi voolu rinnajuhasse. Kõhuõõnes soodustavad diafragma rütmilised liigutused maksasisest vere ja lümfi voolu ning sapi väljumist maksast. Koos kõhupressiga abistab diafragma ka roojamisel. Kõhuorganid vastupidi aga hingamistalitlust otseselt ei soodusta; nende liigne täitumus (toidu või raseduse tõttu) või nende rõhumine ettepoole tagakeha kõrgema asetuse korral (kui sõnnikulaudas asemeid korrapäraselt ei tasandata) raskendab hingamisliigutusi ja seega kopsude ventilatsiooni.

Kopsude ventilatsiooni sõltuvusele vere rõhust ja koostisest oleme osutanud juba eespool, samuti nagu sellelegi, millist soodustavat osatähtsust omab ninakaudne hingamine vereringeorganite süsteemi suhtes.

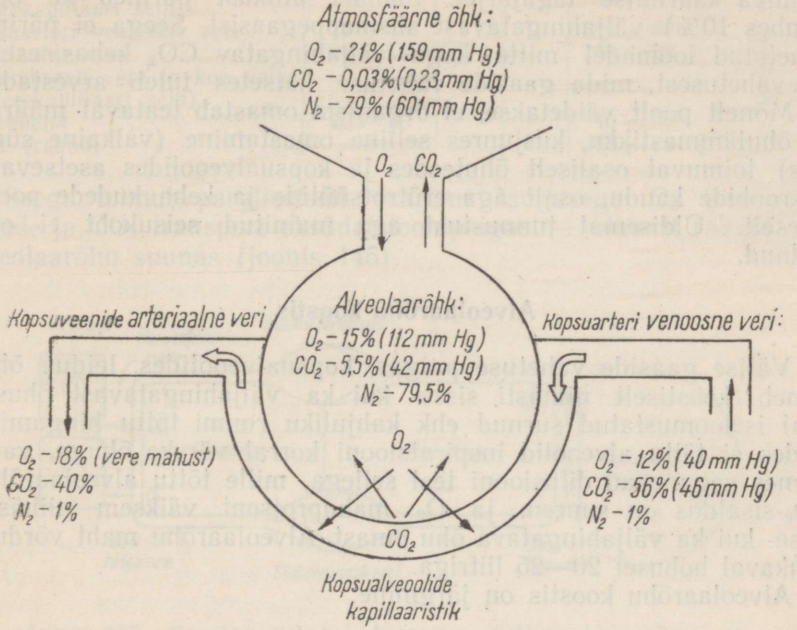
Seos hingamisteede (ninakoopa) ja suguorganite talitluse vahel nähtub sellest, et nina limaskesta katarri korral, mil haistmisanalüsaatori talitlus on pärsitud, on häiritud ka emasloomade ind ja isasloomade suguiha.

Kõik hingamisliigutusi stimuleerivad tegurid soodustavad looma nooreas rinnakorvi, kopsude ja südame arenemist.

KOPSUDES TOIMUV GAASIDE VAHETUS

Sisse- ja väljahingatava õhu koostis

Hingamise ülesanne — keha varustamine hapnikuga ja oksüdatsioonil tekkiva CO_2 kõrvaldamine — selgub sisse- ja väljahingatava õhu koostise võrdlemisel.



Joonis. 144. Kopsudes toimuva gaaside vahetuse skeem.

Sissehingatav õhk on vabast loodusest pärinedes järgmise võrdlemisi konstantse koostisega (joonis 144):

hapnikku	20,95	mahuprotsenti	(veiselaudas keskm. 20,1%)
süsihappegaasi	0,03	„	(„ „ 0,19—0,59%)
lämmastikku ja väärisgaase	79,02	„	

Laudaõhk võib sisaldada nimetatuile lisaks veel teisi gaasilisi produkte (ammoniaaki, väävelvesinikku, metaani jt.) ning CO_2 mahuprotsent on siin välisõhu omast mõnevõrra suurem.

Loomad lämbuvad, kui õhuhapniku protsent langeb 8—6-ni; süsihappegaas toimib mürgiselt, kui ta sisaldus õhus ületab 1%. Vastavate normide kohaselt ei tohi süsihappegaasisisaldus laudaõhus tõusta üle 0,25% ja tallis üle 0,3%.

Väljahingatavas õhus on lämmastikku ja väärisgaase samal määral kui sissehingatavas õhus; seevastu on ta aga hapniku poolest umbes 3—5% võrra vaesunud, süsihappegaasiga aga umbes 100-kordselt rikastunud. Hobuse puhul leidub väljahingatavas õhus hapnikku keskmiselt 17—18,5%, süsihappegaasi aga 2,2—4%; veisel on vastavad protsendid 15—18 ja 1,7—4,5.

Mäletsejalistel sisaldab väljahingatav õhk peale selle veel teataval määral vesinikku ja metaani, mis tekivad eesmagudes toimuva käärimise tagajärjel. Samast allikast pärineb ka osa (umbes 10%) väljahingatavast süsihappegaasist. Seega ei pärine nimetatud loomadel mitte kogu väljahingatav CO_2 kehasisesest ainevahetusest, mida gaaside vahetuse katsetes tuleb arvestada.

Mõnelt poolt väidetakse, et organism omastab teataval määral ka õhulämmastikku, kusjuures selline omastamine (valkaine süntees) toimuvat osaliselt õhuteedes ja kopsualveoolides asetsevate mikroobide kaudu, osalt aga erütrotsüütide ja keha kudede poolt otseselt. Üldisemat tunnustust aga mainitud seisukoht ei ole leidnud.

Alveolaarõhu koostis

Välise gaaside vahetuse paigas, kopsualveoolides, leiduv õhk erineb koostiselt niihästi sisse- kui ka väljahingatavast õhust. Ülal iseloomustatud surnud ehk kahjuliku ruumi tõttu hingamisteedes ei täitu alveoolid inspiratsiooni korral värske õhuga, vaid üksnes segunevad difusiooni teel sellega, mille tõttu alveolaarõhu CO_2-sisaldus on suurem ja O_2 mahuprotsent väiksem niihästi sisse- kui ka väljahingatava õhu omast. Alveolaarõhu maht võrdub puhkaval hobusel 20—25 liitriga.

Alveolaarõhu koostis on järgmine:

hapnikku umbes	15	mahuprotsenti
süsihappegaasi kuni	6,5	„
lämmastikku	79,5—80,5	„

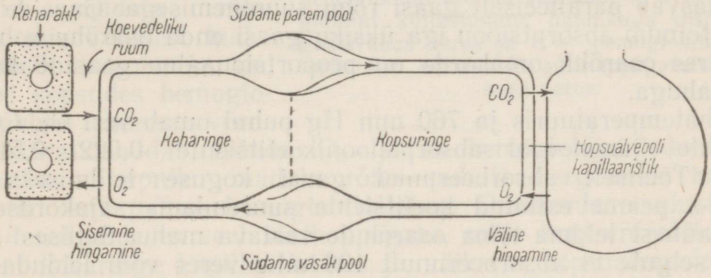
Alveolaarõhu koostise teatavat kõikumist tingib hingamisliigutuste tõhususe muutus. Sügava ja sageda sissehingamise korral alveolaarõhk rikastub O_2- ja vaesub CO_2-sisalduse poolest. Alveolaarõhu koostis mõjustab omakorda teataval määral ka väljahingatava õhu koostist.

Gaaside vahetus alveolaarõhu ja vere vahel

Gaaside difundeerumine toimub alati madalama osarõhu suunas. Nii on lugu ka O_2 üleminekul alveolaarõhust verre ja CO_2 ületulekul verest alveolaarõhku. Mainitud gaaside osarõhku erinevates keskkondades välisõhust kuni rakkudeni koos difundeerimise suunaga näitab alljärgnev tabel.

Keskkond, kus gaas esineb	O_2 osarõhk mm Hg	O_2 difusiooni suund	CO_2 osarõhk mm Hg	CO_2 difusiooni suund
Atmosfäärne õhk	159		0,2	
Alveolaarõhk	100 — 115		38 — 45	
Membraan alveooli ja verekapillaari vahel (alveooli ja verekapillaari sein)				
Kopsuarteri venoosne veri	20 — 40		46 — 60	
Arteriaalne veri	95 — 110		40 — 50	
Membraan vere ja koe vahel (verekapillaari sein)				
Koevedelik	20 — 40		40 — 50	
Koed (rakud)	0		60 — 70	

Seega toimub paralleelselt osarõhu langusega O_2 transport kudede ja CO_2 transport oksüdatsioonipaigast — elavast rakust — alveolaarõhu suunas (joonis 145).



Joonis 145. Gaaside vahetus kopsudes (väline hingamine) ja kudedes (sisemine hingamine).

Analoogiline difusioon toimub ka alveolaarõhu ja sissehingatava välisõhu vahel. Et kopsud on alveolaarõhust O_2 poolest rikkamad ja CO_2 poolest vaesemad, toimub neis gaasiosakeste liikumise tagajärjel väiksema osarõhu või kontsentratsiooni suunas alveolaarõhu alatine värskenemine hingamisteedes asetseva välisõhu arvel. Sissehingamisel jõuab välisõhk vaid osaliselt alveoolidesse. Kopsudes toimuvat gaaside vahetust näitab skeemiliselt joonis 144.

Hapniku üleminekut kudedesse soodustavad kapillaaristiku avardumine ehk laienemine (difusioonipinna suurenemine) ja temperatuuri tõus töötavas organis; hapniku seost verega (hemoglobiiniga) nõrgendavate ainevahetusproduktide — süsihappegaasi- ja piimhappe-tekke suurenemine aitab kaasa hapniku lahkumisele verest.

Nii arteriaalse kui ka venoosse vere 100 ml-s leidub 0° C ja normaalse (760 mm Hg) rõhu puhul umbes 60 ml gaase, mis on verest vaakuumpumbaga eraldatavad. Nagu alveolaarõhkki, koosnevad veregaasid hapnikust, süsihappegaasist ja lämmastikust. Neist viimase kogus on võrdne nii arteriaalses kui ka venoosses veres (umbes 2 ml). Hapniku ja süsihappegaasi hulk aga erineb kummaski: hapnikku sisaldab arteriaalse vere mainitud hulk (100 ml) umbes 20 ml ja süsihappegaasi umbes 38 ml; venoosse vere 100 ml-s aga leidub esimest vaid umbes 12 ml ja süsihappegaasi umbes 46 ml.

Hapnik ja süsihappegaas esinevad veres nii absorbeeritult kui ka keemiliselt seotuna.

Vedelikuga kokkupuutumisel absorbeerub temasse gaasist teatav kogus. 1 ml-s mingis vedelikus absorbeeruva gaasi maht ml-eis (mõõdetud 0° C temperatuuri ja 760 mm Hg puhul) moodustab selle vedeliku absorptsioonikoefitsiendi sama gaasi suhtes. Gaasi absorptsioon väheneb vedeliku temperatuuri tõustes ning kasvab paralleelselt gaasi rõhu suurenemisega. Gaaside segu puhul toimub absorptsioon iga üksiku gaasi enda osarõhu kohaselt, kusjuures osarõhk omakorda on proportsionaalne gaaside koguse ehk mahuga.

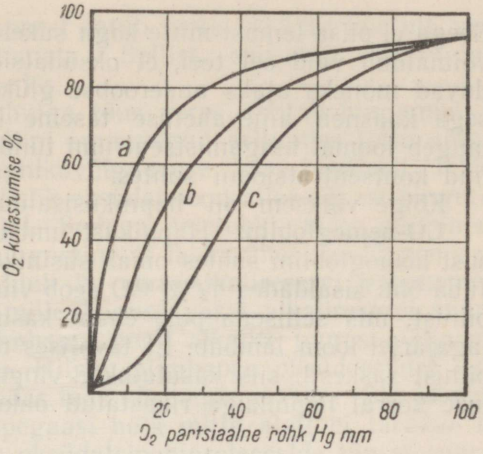
Kehatemperatuuris ja 760 mm Hg puhul omab veri O_2, CO_2 ja N_2 suhtes järgnevaid absorptsioonikoefitsiente: 0,022, 0,511 ja 0,011. Tõeliselt absorbeerunud gaasi koguse leidmiseks vere 100 ml-s peame esitatud koefitsiente suurendama sajakordselt ja siis igaühest leidma tema osarõhule vastava mahu. Sellisest arvutusest selgub, et absorbeerunult 100 ml-s veres võib leiduda vaid 0,3 ml hapnikku, 2,7 ml süsihappegaasi ja umbes 1 ml lämmastikku. Neid arve vere tõelise gaaside sisaldusega võrreldes nähtub, et veres leiduvast hapnikust ja süsihappegaasist esineb vaid õige vähene hulk absorbeerituna ja et kaugelt suurem hulk kummastki peab leiduma keemiliselt seotuna. Üksnes lämmastik esineb veres peaaegu ainult absorbeerituna.

Hapniku sidumine ja vabanemine veres

Hapnik on seotud peamiselt punalibledes esineva hemoglobiiniga. Viimase 1 g võib maksimaalselt siduda 1,34 sm^3 O_2. Et hemoglobiini leidub veres 15%, siis osutubki tema küllastudes vere hapnikusisaldus võrdseks (15×1,34) 20 mahuprotsendiga. Hapniku ja hemoglobiini seos on nõrk, labiilne, sõltudes kapillaaristikku ümbritseva hapniku osarõhust: rõhu suurenedes kasvab oksühemoglobiini (O_2Hb) kogus ja O_2 rõhu vähenedes lahkub hapnik hemoglobiinist uuesti. Hemoglobiini (Hb) küllastumine hapnikuga toimub palju madalama rõhu puhul, kui see on omane kopsude

alveolaarõhule. See asjaolu võimaldab normaalset hingamist ka hõredamates õhukihtides (mägedes). Hapniku sidumise võime muutub piisamatuks üksnes väga suurtes kõrgustes.

Hemoglobiini küllastumist hapnikuga sõltuvuses viimase osarõhust näitab üksikasjalisemalt joonis 146. Kopsudes esineva hapniku osarõhu kõrgseisu (umbes 100 mm Hg) puhul pole kolmel kurvil esitatud O_2 sidumise võime lahkuminev, kuid märgatavalt erinev on lugu hapniku madala rõhu puhul, mis valitseb kudedes. Selle tulemuseks on, et veri kopsudes hemoglobiini puhta lahusega võrdsel määral suudab siduda O_2 ja et hemoglobiin keha kapillaaristikus (hapniku madala rõhu puhul) kergemini hapniku vabastab kui puhas hemoglobiinilahus. Omakorda soodustab O_2 äraandmist kudedes veel süsihappegaas, mille kontsentratsioon on suurem keharinge kapillaaristikus ja väiksem kopsualveoole ümbritsevas veres.



Joonis 146. Hemoglobiini küllastumine hapnikuga sõltuvuses viimase osarõhust. *a* — hemoglobiini küllastumine hapnikuga hemoglobiini puhtas vesilahuses, *b* — hemoglobiini küllastumine hapnikuga süsihappegaasivabas veres ja *c* — hemoglobiini küllastumine normaalse süsihappegaasisisaldusega veres.

Hapniku varupaikadeks organismis on alveolaarõhk, veri ja skeleti lihased. Inimesel näiteks sisaldavad kopsud hapnikku ligi üks liiter. Kogu ülejäänud kehas (peamiselt veres) leidub hapnikku ligikaudu 2,5 liitrit. Analoogiline on lugu inimesega võrdset raskust omava loomaga. Väljaspool verd on mainitud hapnikukoguse asukohaks peamiselt südamelihas ja skeleti lihased. Siin on hapniku sidujaks müoglobiiniks nimetatav hemoglobiini eri liik. Südame lihaskoes katab müoglobiini poolt seotud hapnik oksüdatsiooniprotsesside vajadused eriti südame kokkutõmbe (süstooli) ajal, millal kapillaaride varustumine verega on vähenenud. Diastooli puhul südamesse rikkalikult kanduvast hapnikust aga piisab niihästi hapendumisprotsessideks kui ka müoglobiini taasküllastumiseks. Eriti suur on müoglobiinisisaldus sukelduvate loomade (hüljeste, vaalade jt.) lihastes. Sajas grammis hülge lihaskoes on müoglobiini ligi 8000 mg, veisel aga vaid 1000 mg ümber, seega ligi 8 korda vähem. Mida rikkamad on lihased müoglobiini poolest, seda tumedam on nende värvus. Ometi omavad lihased hapnikuvarudena isegi sukeldujatel väikest osatähtsust, sest lihaste hapnikuhulk on verehapnikuhulgast hülgel ligi 4 korda väiksem.

Seega ei piisa temast mitte kogu sukeldumise ajaks ja sukeldumine võimaldub vaid sel teel, et oksüdatsiooniprotsessid lihastes asenduvad mõneks ajaks anaeroobse glükolüüsiga ning et sukeldumisega kaasneb ainevahetuse taseme langus lihastes. Samal ajal langeb loomal hingamistsentrumi tundlikkus süsihappegaasi kasvanud kontsentratsiooni suhtes.

Kõige väiksem on hapnikusisaldus kehavedelikus ja lümfis.

CO-hemoglobiin. Hapnikust umbes 150 korda suuremat afiinsust hemoglobiini suhtes omab süsinikoksüüd ehk vingugaas (CO). Juba õhu sisaldades $^1/_2$ % CO seob viimane enesega 88% hemoglobiinist, mis sellisena pole enam kasutatav O_2 transpordiks; selle tagajärjel loom lämbub. Et tavalises õhus CO kõrvaldub hemoglobiinist raskesti, siis kasutatakse vingumürgistuse juhtudel võimaluse korral hapnikuga rikastatud õhku.

Süsihappegaasi sidumine ja vabanemine veres

Vastandina hapnikule pole CO_2 sidujaks ja transportijaks veres mitte üksnes punalibled, vaid nende kõrval ka vereplasma; erütrotsüütides leidub vere CO_2 umbes $^1/_3$ ja plasmas $^2/_3$. Et vere 100 ml-s leidub süsihappegaasi umbes 40 ml ja et sellest kogusest vaid ligikaudu 3 ml võib esineda absorbeerituna, siis järeldub, et ka CO_2 esineb veres peamiselt keemilises seoses. CO_2 eraldumisest hõrendatud ruumis (vaakuumis) tuleneb, et temagi on veres seotud labiilselt ja et seega tema kontsentratsioon veres sõltub vastavas keskkonnas (kopsude alveoolides või koes) valitsevast CO_2 osarõhust.

CO_2 sidujaks veres on plasma valkudest ja hemoglobiinist pärinevad alkalid. Raku ainevahetuses tekkiv CO_2 muutub veres H_2CO_3-ks ja see omakorda naatrium- või kaaliumkarbonaadiks. Naatrium pärineb siin vere valkudest, mis suurel määral osutuvad naatriumisooladeks, ja kaalium hemoglobiinist. Kopsudes toimub sama protsess vastassuunaliselt: siin tekkiv oksühemoglobiin (mis on oma happelistelt omadustelt süsihappest tugevam) vabastab süsihappe bikarbonaatidest, sidudes alkalid enesega. Samas laguneb süsihape veeks ja süsihappegaasiks ning viimane lahkub vastavalt osarõhkude erinevusele verest kopsualveoolidesse. Niihästi süsihappe lagunemine kui ka tema moodustumine süsihappegaasist ja veest kiireneb mitmesajakordselt karboanhüdraasiks nimetatava fermendi vahendusel, mis esineb erütrotsüütide pinnal, puududes vereplasmas.

Hapnikuvõlgnevus

Järsku algava füüsilise pingutuse (veo, jooksu) puhul ei suuda aegamööda kasvav südame löögimaht, hingamise suurenemine ja kapillaaride avanemine katta suurenenud hapnikutarvet organis-

mis, mispärast osa piimhappest satub verre oksüdeerimatult, veeks ja süsihappegaasiks muutumata. Sellist seisundit nimetatakse hapnikuvõlgnevuseks.

Happeliste produktide hulga tõus veres ärritab hingamistsentrumit ja kiirendab adrenaliini suurenenud eritumise tõttu südame tööd, mille tagajärjel hapnikuvõlgnevuse kasv peatselt lakkab. Ometi toimub piimhappe lõplik oksüdatsioon alles pärast pingutava töö lõppemist, puhkuse ajal. Sellega seletubki, miks suurenenud südametöö ja süvenenud hingamine ei lakka ühes töö lõppemisega.

Hapnikuvõlgnevus avaldub ka vere alkalireservi vähenemises, sest osa süsihappegaasi (mille koguse varal alkalireservi suurust mõõdetakse) tõrjutakse piimhappe poolt alkalite juurest välja ning see lahkub kopsude kaudu. Hiljem piimhappe oksüdeerudes vabanevad alkalid uuesti, ühinedes taas süsihappegaasiga. Siit järeldub, et väljahingatava süsihappegaasi hulk mitte alati ei tarvitse näidata organismis toimuvate oksüdatsiooniprotsesside täpset suurust, sest tema sidumise määr vere alkalitega on muutuv ja mäletsejaliste puhul võib ta osaliselt pärineda ka eesmagudest.

Mida kiiremini loom (hobune) peale pingutavat vedu või jooksu hingamise ja südamelöökide sageduse puhkeaegse taseme taastab, seda paremini kohanenuks (treenituks) osutub ta antud pingutuse suhtes. Hobuse puhul nõutakse, et töö lõpul ei tohi tema temperatuur ületada 39° C, hingamissagedus 40—45 ja pulsisagedus minutis 65—70. Tähendatud näitajaid ületavad arvud osutavad kas looma tervisehäiretele või mittejõukohasele pingutusele.

Anoksüa

Organismi või üksiku organi puudulikku hapnikuga varustumist nimetatakse anoksüaks ja hapniku vähesust veres anokseemiaks. Eristatakse 1) respiratoorset ehk anokseemilist anoksüat, mis on tingitud kas viibimisest madalas atmosfäärses rõhus (kõrgetel mägedel, lennukis), hingamisliigutuste häiretest või kopsukoe vigastustest (näiteks kopsutursest), 2) vere või hemoglobiini vähesusest tingitud aneemilist anoksüat, 3) verevoolu katkemisest (soone ummistumisest) või verevoolu puudulikkusest põhjustatud tsirkulatoorset anoksüat ja 4) histotoksilist anoksüat, mille puhul on häiritud kas hapniku lahkumine verest või tema kasutamine rakkude poolt (esineb mitmesuguste mürgistuste puhul).

Kõige tundlikum anoksüa suhtes on kesknärvisüsteem, eriti suuraju koor. Isegi nõrgakraadilise peaaju-anoksüaga kaasneb teadvuse kadu (minestus). Hapniku puudumist (verevoolu peatumist) ei talu ajukoor üle 5 minuti; pikemat aega hapnikuta olles ei ole tema (ja seega ka kogu organismi) elu enam taastatav. Tundlik on hapniku vähesuse suhtes ka südame lihaskude. Suhteliselt kaua taluvad anoksüat seevastu skeleti lihased ja silelihaskude. Nende

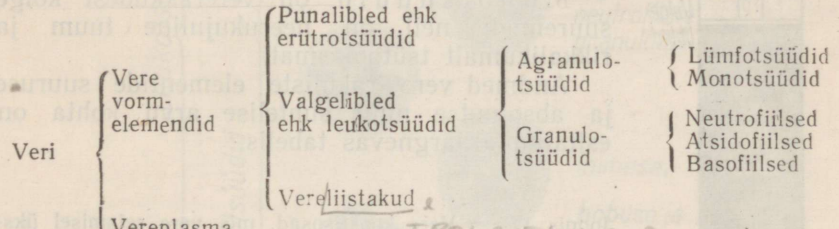
talitlus võib normaalsena taastuda veel pärast verevoolu kahetunnilist katkemist, millist asjaolu arvestatakse jäseme veresoont sulgeva sideme kasutamisel. Anoksüa nõrgemate vormidega võitleb organism hingamise sageduse ja sügavuse ning südame minutimahu suurendamise abil kui ka veredepoode tühjendamise varal; mainitud reaktsioonid aga on omakorda põhjustatud anoksüa puhul verre kuhjuvatest happelistest produktidest. Regulatsioonivahendite piisamatuse korral süvenevad hingamis- ja tsirkulatsioonihäired — hingamine muutub pinnaliseks, südame talitlus nõrgaks ning korrapäratuks ja lõpuks järgneb surm.

VERI

VERE MORFOLOOGILINE KOOSTIS

Veri on kinnises soonestikus asetsev alati voolav punase värvusega vedelik, mis koosneb *vere rakulistest ehk vormelementidest* ja vedelast põhiainest — *vereplasmast*.

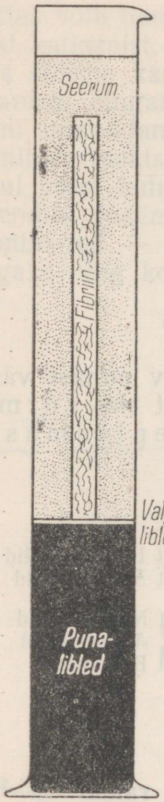
Vere morfoloogiline koostis on järgmine:



Vere kogumassist moodustab **plasma** $^3/_5$—$^2/_3$ ja **rakud** $^1/_3$—$^2/_5$ (joonis 147). Soontest väljavoolanud veres eraldub plasmast lühikese aja jooksul kiulise ehitusega aine — *fibriin*, kusjuures järele jääb läbipaistev nõrgalt kollane vedelik — *vereseerum*. Ringivas veres leidub fibriin plasmas lahustunud valkainena — *fibrinogeenina*.

Vere *punalibled* (joonis 148) on imetajail punased (mikropreparaadis õhukese kihina paiknedes kollakasrohelised) ümmargused kaksiknõgusad tuumata kettad. Teistel selgroogsetel on nad ellipsoidsed, tuumaga varustatud ja kaksikkumerad. Punalibled on verevärvniku ehk *hemoglobiini* sisaldamise tõttu hapniku transportijaiks. Punaliblede iga kestab 16—73 päeva ja nende alaline regeneratsioon toimub punases üdis. Kõikide erütrotsüütide kogupind on hobusel 14 000, veisel 16 000 (s. o. rohkem kui $1^1/_2$ hektarit), lambal 1300 ja seal 3000 ruutmeetrit, mis ületab vastava looma keha välispinda 1500—3000-kordselt.

Hemoglobiinivabad *valgelibled* esinevad veres erütrotsüütidest palju väiksemal arvul (iga 700—1000 punalible kohta tuleb keskmiselt üks valgelible) ja vastandina erütrotsüütidele on nad varustatud tuumaga. Valgeliblede talitlusega on seotud vere kaitsefunktsioonid (tsellulaarne immuunsus). Tekkelt ja ehituselt jagu-



nevad (liikumisvõimelised) valgelibled kahte rühma. Ühed neist, a g r a n u l o t s ü ü d i d, tekivad peamiselt lümfisõlmedes ja nende tsütoplasmal ei ole silmatorkavat sõmerust. Teised, g r a n u l o t s ü ü d i d (sõmerrakud), arenevad luuüdis, on mitmekujulise tuumaga ja nende tsütoplasmas esineb kas atsidofiilne, basofiilne või neutrofiilne (happelist, aluselist või neutraalset reaktsiooni omavate värvidega värvustuv) sõmerus (atsidofiilsed, basofiilsed ja neutrofiilsed granulotsüüdid).

L ü m f o t s ü ü t i d e l on tugevasti värvustuv (kromatiinirikas) ümmargune tuum, mida kitsa rõngana ümbritseb basofiilne tsütoplasma. Nende liikumisvõime on väike. Diameeter on väikestel lümfotsüütidel 4—7 ja suurtel kuni 10 mikronit.

M o n o t s ü ü d i d on vererakkudest kõige suuremad; neil on neerukujuline tuum ja rikkalikumalt tsütoplasmat.

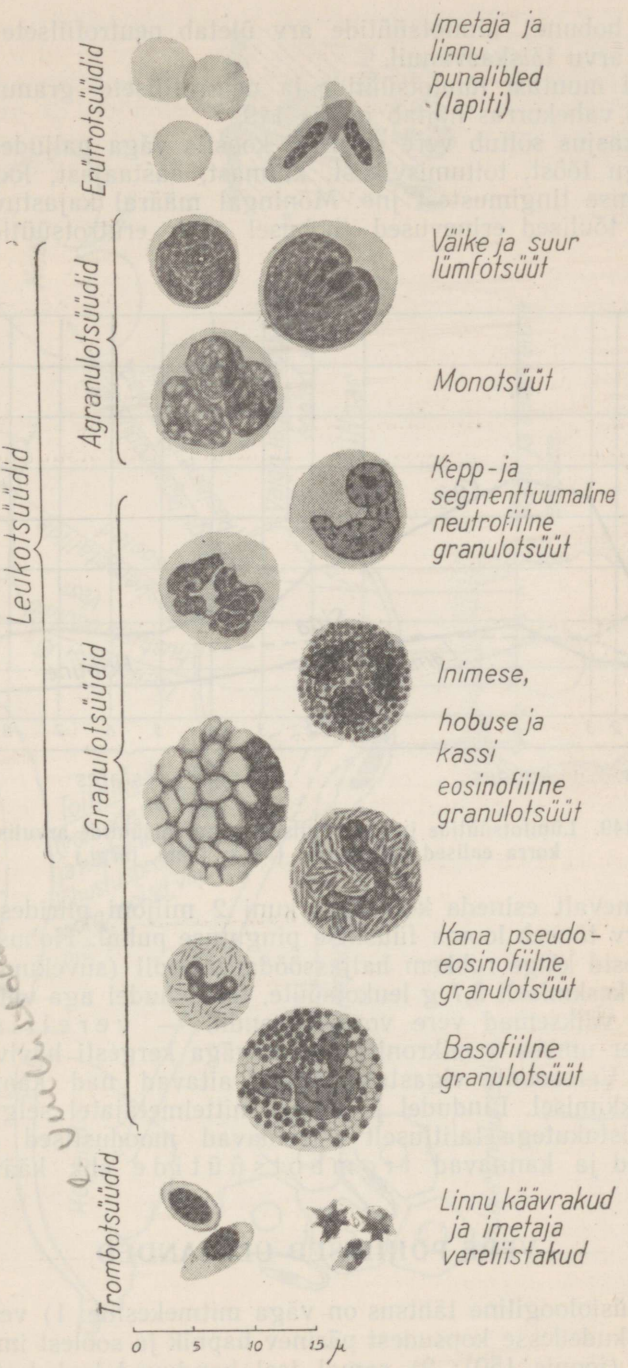
Andmed vere rakuliste elementide suuruse ja absoluutse ning suhtelise arvu kohta on esitatud alljärgnevas tabelis.

Joonis 147. Vere koostisosad, mis vere seismisel üksteisest eralduvad. (O r i g.)

Tabelandmeid täiskasvanud põllumajandusloomade vereliblede suuruse ja arvu kohta

Loom	Punalibled		Valgelibled						Vere liistakud: 1 mm³-s leidub tuhandetes
				Protsent kõikidest valgelibledest					
	Arv vere 1 mm³ kohta miljonites	Diameeter mikronites	Vere 1 mm³-s leidub tuhandetes	Lümfotsüüte	Neutrofiilseid granulotsüüte	Atsidofiilseid granulotsüüte	Basofiilseid granulotsüüte	Monotsüüte	
Hobune	8 — 10	5,0 — 5,5	8	40,0	52,4	4,0	0,6	3	350
Veis	5 — 7	4,5 — 5,5	8,2	54,3	31	7,0	0,7	7	400
Lammas	9 — 10	3,5 — 4,5	8,2	57,7	34,2	4,5	0,6	3	367
Siga	6 — 8	5 — 6	14,8	48,6	43	4,0	1,4	3	300
Kana	3 — 4	11—13 × 7 — 8	23—35	59	27	4	4	6	106

Nagu tabelist nähtub, moodustavad valgelibledest peamise osa lümfotsüüdid ja neutrofiilsed granulotsüüdid, kusjuures (välja

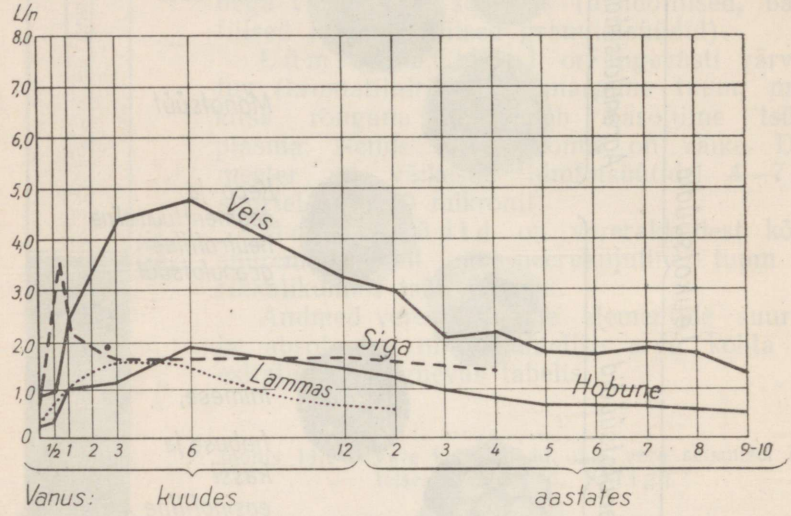


Joonis 148. Vere rakulised elemendid. (Orig.)

arvatud hobune) lümfotsüütide arv ületab neutrofiilsete granulotsüütide arvu täiskasvanuil.

Ealisi muutusi lümfotsüütide ja neutrofiilsete granulotsüütide arvulises vahekorras näitab joonis 149.

Üksikasjus sõltub vere rakuline koostis väga paljudest teguritest, nagu tööst, toitumisviisist, kliimast, aastaajast, looma üleskasvatamise tingimustest jne. Mõningal määral kajastuvad koostises ka tõulised erinevused (hobusel võib erütrotsüütide arvus



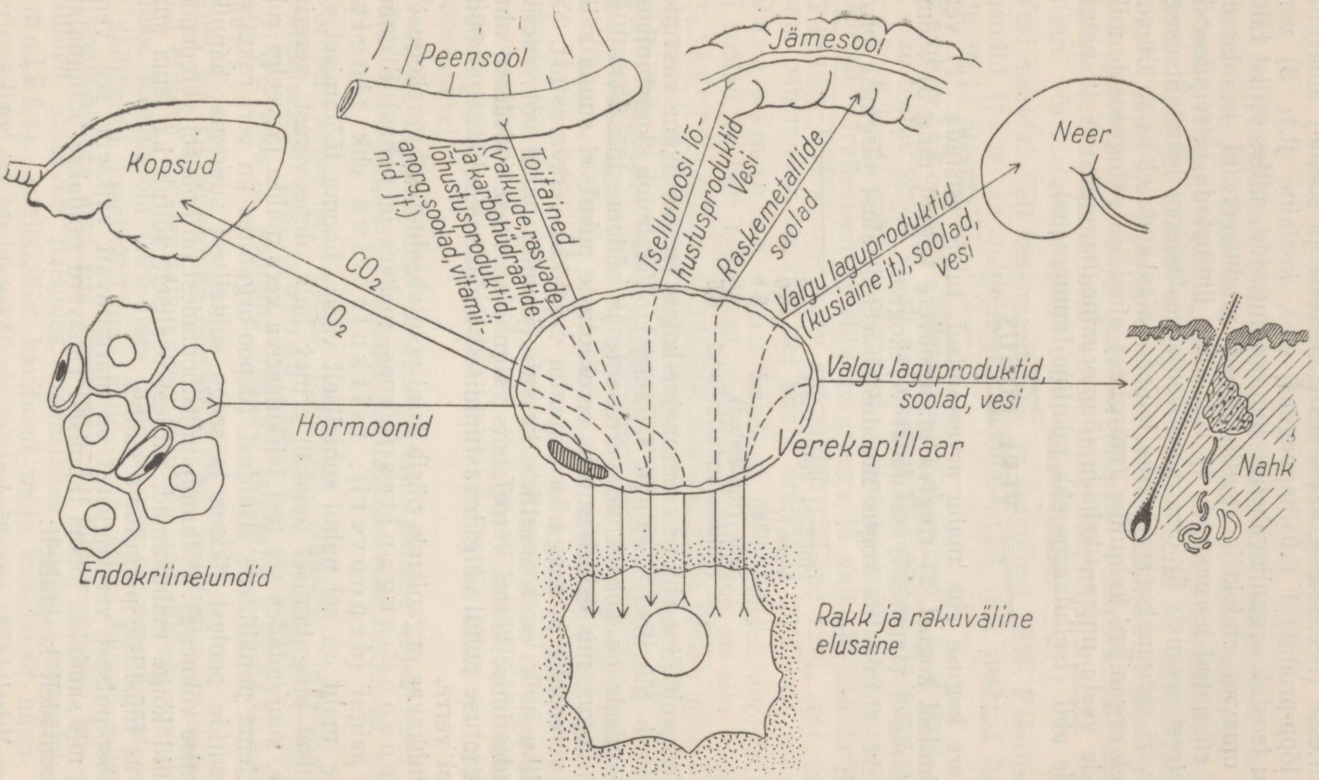
Joonis 149. Lümfotsüütide ja neutrofiilsete granulotsüütide arvulise vahekorra ealised muutused. (Nikitini järgi.)

tõust olenevalt esineda kõikumisi kuni 2 miljoni piirides). Punaliblede arv tõuseb looma füüsilise pingutuse puhul. Hobusel leidub valgeliblesid kõige rohkem haljassöödaperioodil (suvekuudel 1 liitris veres keskmiselt 2,7 g leukotsüüte, talvekuudel aga vaid 1,6 g).

Kõige väiksemad vere vormelemendid — vereliistakud (diameeter umbes 3 mikronit) — on väga kergesti hävivad moodustised. Veresoonte vigastuste korral aitavad nad kaasa verehüübe tekkimisel. Lindudel ja teistel mitteimetajatel selgroogsetel on vereliistakutega talitluselt võrreldavad moodustised tuumaga varustatud ja kannavad trombotsüütide ehk käävrakkude nimetust.

VERE PÕHILISED ÜLESANDED

Vere füsioloogiline tähtsus on väga mitmekesine: 1) vere kaudu kantakse kudedesse kopsudest pärinev hapnik ja soolest imendunud toitained (joonis 150); 2) samal teel kanduvad kudedest eritus-



Joonis 150. Vere vahendav ülesanne ainete voolus koesse ja sellest välja. (Orig.)

organitesse (neerudesse, kopsudesse, nahasse ja soolde) ainevahetuse lõpp-produktid (süsihappegaas, vesi, kusiaine jt.); 3) vere kaudu teostub organitevaheline humoraalne side, milles erilist tähtsust omavad endokriinorganite poolt produtseeritud ja otseselt verre suunatud hormoonid; 4) veri aitab ühtlustada ja reguleerida kehasisest soojust; 5) oma koostise ja reaktsiooni konstantsusega loob veri optimaalse keskkonna kudede ja rakkude eluks ja 6) veri kaitseb organismi kahjulike (mürgiste) ainete ja patogeensete mikroobide vastu nn. antikehade (humoraalne immuunsus) ja valgeliblede abil (tsellulaarne ehk rakuline immuunsus).

VERE KOGUS

Vere koguse ehk mahu arvestamisel tuleb eristada: 1) vere absoluutset kogust, 2) ringiva ja depoovere kogust ning 3) looma veristamisel (tapmisel) saadavat verekogust.

Vere absoluutne kogus moodustab kehakaalust järgmise protsendi:

Hobusel keskmiselt	9,8
Veisel „	8,0
Lambal „	8,1
Seal (nuumatud)	4,6
Põllumajanduslindudel	8,5

Vere suhteline ehk protsentuaalne kogus langeb looma rasvudes ja tõuseb füüsilise treeningu tagajärjel. Verehulga konstantsuse säilitamisele on kohanenud veresoonte ja südame töö. Vere liiga väike kogus, mis esineb suurte verekaotuste puhul, ei suuda säilitada vererõhku ja seega ka organite vajalikku verevarustust. Kui vedeliku hulk veresoonestikus kasvab (joomise puhul või vedelike infundeerimise korral verre), siis valgub osa veest kudedesse ning verekaotuse puhul valgub vastupidiselt kudede vedelik aegamööda tagasi verre.

Puhkavas organismis püsib kuni pool absoluutsest verekogusest veredepoo-organites (põrnas, maksas ja nahas) liikumatuna paigal (depooveri); tsirkuleeriva ehk ringiva vere maht on sel puhul suhteliselt väike. Looma töötamisel või füüsilisel pingutamisel paiskub erinev hulk depooverest vereringesse, suurendades sel teel tsirkuleeriva vere mahtu ja veelgi rohkem tema punaliblede sisaldust (depoo-organites on veri rakuliste elementide poolest rikkam ja seega suhteliselt suurema hapniku sidumise võimega). Põllumajandusloomadest on hobusel veredepoo-organid kõige mahukamad, millest osaliselt sõltub ka tema suur taluvus füüsiliste pingutuste suhtes.

Absoluutsest verekogusest on märgatavalt väiksem see verehulk, mis saadakse looma tapmisel. Tapaverd saadakse põllumajandusloomadelt keskmiselt:

Veiselt (700 kg) 25 kg	Lambalt (50 kg) 2,5 kg
Vasikalt (60 kg) 3,5 kg	Sealt (200 kg) 6,2 kg

VERE FÜÜSIKALISED OMADUSED

Veri on (vereliblede tõttu) läbipaistmatu kleepuv punane (arteriaalsena ere- ja venoossena kirsspunane) soolaka maitsega ja karakteerse lõhnaga vedelik, mis soontest väljudes hüübib ehk koaguleerub. Täisvere erikaal on põllumajandusloomadel 1,040—1,060, seerumil 1,024—1,030 ja punalibledel umbes 1,090. Valgeliblede erikaal on punaliblede omast natuke väiksem. Vastavalt suuremale erikaalule setivad punalibled veres, mille hüübimist madala temperatuuri või teatavate ainete varal tõkestatakse.

Veri sisaldab vett keskmiselt 80% ja kuivollust 20%. Rakulised elemendid (puna- ja valgelibled) moodustavad vere mahust ligikaudu $^2/_5$ ja plasma $^3/_5$.

Vere viskoossus ületab vee viskoossust 4,5—6-kordselt, s. o. vere teatav kogus vajab peenikesest klaastorust väljavoolamiseks 4,5—6 korda rohkem aega kui võrdne veehulk. Vere viskoossus kasvab paralleelselt vereliblede arvuga ja valkude sisaldusega vereplasmas. Viskoossuse kasv suurendab südame tööd, sest vere liikuma panemiseks on vaja sel puhul arendada suuremat rõhku.

Vere osmootse rõhu kandjaks on peamiselt anorgaanilised soolad, eeskätt keedusool; valkude osatähtsus on siin hoopis väike, vaatamata sellele, et valkude sisaldus veres ületab mineraalainete sisaldust mitmekordselt. Kogu vere osmootne rõhk, mis on rakkudesisese ja koevedeliku osmootse rõhuga ühesugune, võrdub 7—8 atmosfääriga; sellest langeb valkudele vaid 25—30 mm Hg rõhk. Viimane (valkude poolt põhjustatud osmootne rõhk) kannab onkootse rõhu nimetust ja vaatamata oma väikesele osatähtsusele vere kogu osmootse rõhu moodustumisel on ta väga oluline soonestikusisese vee sidumisel, vedeliku liikumise suunamisel verekapillaaride ja kudede vahel ning samuti ka lümfi ja uriini moodustumisel.

Neerude, higinäärmete ja seedekanali talitluse vahendusel ja närvisüsteemi reguleerival toimel säilitatakse vere osmootse rõhu konstantsus.

Võrdset osmootset rõhku omavaid lahuseid nimetatakse iso-osmootseteks ehk isotoonilisteks, nõrgemaid hüpotoonilisteks ja suurema rõhuga lahuseid hüpertoonilisteks.

Vere kui sisekeskkonna osmootse rõhu konstantsuse olulisus selgub erineva kontsentratsiooniga lahustes punaliblede muutusi jälgides. Keedusoola 0,9%-lises lahuses, mis on verega isotooniline, säilitavad punalibled oma suuruse ja kuju, hüpertoonilises keedusoolalahuses nad aga kortsuvad ja hüpotoonilises lahuses punalibled lõhkevad paisudes, vabastades endast hemoglobiini (hemolüüs). Analoogilist hävitavat mõju avaldavad hüpo- ja hüpertoonilised lahused ka kõikide teiste rakkude kujule, ehitusele ja talitlusele.

Isotoonilisuse tõttu verega nimetatakse 0,9%-list keedusoolalahust tavaliselt *füsioloogiliseks keedusoolalahuseks*. Tuleb aga samas rõhutada, et ta on füsioloogiline üksnes osmootse rõhu, mitte aga keemilise koostise suhtes ja seetõttu suudab ta vedela sisekeskkonna nõudeid rahuldada vaid ühekülgselt. Tõelistes füsioloogilistes (ringeri, loki ja türoode) lahustes arvestatakse nende osmootse rõhu kõrval ka naatriumi-, kaaliumi-, kaltsiumi- jt. soolade kindlat vahekorda, mis võimaldab organite elutalitluste jätkumist pikemaks ajaks. Viimati mainitud füsioloogiliste lahuste koostist näitab alljärgnev tabel.

Lahuse nimetus / Soolade protsentuaalne sisaldus	Ringeri lahus	Loki lahus	Türoode lahus
NaCl	0,85—0,9	0,9	0,8
KCl	0,02	0,02	0,02
$CaCl_2$	0,02	0,02	0,02
$NaHCO_3$	0,01	0,015	0,01
$MgCl_2$	—	—	0,01
NaH_2PO_4	—	—	0,005
Glükoos	—	0,1	0,1

Vere reaktsioon. Happelisuse või aluselisuse astet märgitakse lahuse ehk vedeliku ühes liitris leiduvate vesiniku-ioonide hulgaga grammides. Absoluutselt puhas vesi (ilma õhu süsihappegaasita) sisaldab ühes liitris vesiniku-ioone üks kümnemiljondik osa grammist (10^{-7}). Kõik happelised lahused sisaldavad destilleeritud veest rohkem vesiniku-ioone ja kõik aluselised lahused vähem. Praktilistes tingimustes kõigub vesiniku-ioonide sisaldus 10^{-1} ja 10^{-13} vahel. Vesiniku-ioonide kontsentratsiooni arvu logaritmi, võetuna vaid vastupidise (+) märgiga, nimetatakse pH-ks. Sel viisil võib lihtsate arvude varal iseloomustada lahuse happelisust või aluselisust. Et logaritm on võetud otstarbekuse mõttes positiivsena (vastupidise märgiga), siis tähendab pH arvu suurenemine vesiniku-ioonide kontsentratsiooni vähenemist ja vastupidi. Näiteks tähendab pH 3 kümme korda happelisemat reaktsiooni kui pH 4. Neutraalsele reaktsioonile vastab pH 7; ta osutab vesiniku- (H^+) ja hüdroksüüli-ioonide (OH^-) võrdsusele. pH 8 puhul on vesiniku-ioonide kontsentratsioon 10 korda väiksem kui pH 7 korral ja kõik pH arvud, mis on 7-st väiksemad, osutavad happelisele reaktsioonile.

Vere reaktsioon on nõrk-leelisene. Vere pH suurust põllumajandusloomadel näitavad järgmised arvud:

Hobusel	7,40
Veisel	7,50
Lambal	7,49
Seal	7,47

Nagu nähtub, kõigub vere pH liigiti vähe ja ka üksikloomal on ta suhteliselt konstantne. Ühes ja samas loomas avalduvad vere pH kõikumised vaid sajandikes või ülimalt kümnendikes. Katseloomad (koerad ja küülikud) surevad, kui nende vere pH kunstlikult langetada 0,3—0,4 võrra. Arteriaalne veri on pisut alkaalsem venoossest.

Vere reaktsiooni on raske muuta; reaktsiooni muutmiseks happeliseks tuleb verele üle 300 korra rohkem hapet lisada kui võrdse pH-ga veele ja alust 60 korda rohkem kui veele, et muuta vere reaktsiooni märgatavalt alkaalsemaks. Selline reaktsiooni püsivus tagatakse nn. puhverlahuste ja vere alkalireservi abil koos ekskretoorsete organite (kopsude, neerude ja jämesoole) talitlusega.

Puhverlahuseks ehk puhversüsteemiks nimetatakse nõrga happe (näiteks H_2CO_3) ja tema alkalisoola ($NaHCO_3$) segu; seda iseloomustab omadus tugevasti dissotsieeruvat ehk ioniseeruvat hapet (näiteks organismis tekkivat piimhapet) ümber muuta nõrgalt dissotsieeruvaks (süsi-) happeks ja vastavaks neutraalsoolaks. Süsihape vabastab endast vaid vähe vesiniku-ioone, tõstes seega lahuse happelist reaktsiooni mitteoluliselt. Pealegi laguneb H_2CO_3 fermendi anhüdraasi toimel veres veeks ja kopsude kaudu väljuvaks süsihappegaasiks. Seega säilitab puhverlahus vedeliku reaktsiooni H- ja OH-ioone lahusest kõrvaldades ehk neid sidudes.

Peale ülal iseloomustatud karbonaatpuhvri esineb veres primaarsest ja sekundaarsest fosfaadist koosnev fosfaatpuhver ja lõpuks väga oluline valkpuhver.

Vere puhverjõu üle otsustatakse süsihappegaasi hulga järgi (milliliitreis), millist endaga suudab siduda 100 ml verd süsihappegaasi 40 mm Hg rõhu korral (rõhk, mis vastab süsihappegaasi rõhule arteriaalses veres). Seda suurust nimetatakse vere alkalireserviks, sest ta osutab vereplasmas leiduvate alkalite hulgale, mis enestega seovad verre sattuvaid happelisi ainevahetusprodukte. Vere alkalireserv on veisel keskmiselt 62, vasikal 73, lambal 56 ja hobusel 64. Tema piirarvudeks on hobusel 55 ja 75.

Alkalireserv peab olema piisavalt suur, et neutraliseerida kõiki töö puhul verre sattuvaid happelisi produkte ja sel teel säilitada vere pH konstantsust. Rikkaliku alkalite tagavaraga loom on suuteline pikaajaliseks pingutavaks tööks (veoks või jooksuks).

VERE KEEMILINE KOOSTIS

Vereplasmas leidub 90—92% vett ja 8—10% kuivollust. Kuivolluses leidub kõige rohkem valkaineid (6—8% vere kogukaalust), seejärel anorgaanilisi soolasid, siis veresuhkrut, rasva, mitmesuguseid ainevahetuse vahe- ja lõpp-produkte, fermente, hormoone, vitamiine ning antikehasid.

Valgud tekivad peamiselt maksas ja nad esinevad veres albu-

miinide, globuliinide ja fibrinogeeni näol. Viimane muutub veresoone vigastumisel kiudjaks aineks — fibriiniks, kusjuures fibriinitu ehk defibrineeritud vereplasma kannab seerumi nimetust. Seal ületab albumiinide hulk globuliinide oma, kuid hobusel ja mäletsejalistel on veres globuliine albumiinidest rohkem. Globuliinide hulka kuuluvad keemiliselt ka immuun- ehk antikehad. Sellega seletub globuliinihulga kasv nakkushaiguste puhul.

Valkude kõrval leidub veres veel hulgaliselt mittevalgulisi lämmastikku sisaldavaid aineid (karbamiid ehk kusiaine, kusihape, amiinhapped, kreatiin, kreatiniin jt.), millede lämmastiku koguhulk moodustab jääklämmastiku (0,02—0,035%).

Veresuhkru sisaldus võrdub 0,04—0,16%-ga.

Märgatavalt väiksem kui teistel põllumajandusloomadel on glükoosisisaldus mäletsejaliste veres sel põhjusel, et enamik süsivesikuist siin seedekanalis toimuva käärimise tagajärjel muutub lenduvateks rasvhapeteks (äädikhape, propioon- ja võihape) ja sellistena ka verre imenduvad. Üksnes väiksem osa süsihüdraatidest pääseb mäletsejaliste soolest verre glükoosina. Glükoosi leidub lamba veres keskmiselt vaid 0,04% ja veise omas 0,04—0,06%. Lenduvate rasvhapete sisaldus veres seevastu on siin teiste loomadega võrreldes mitmekordselt suurem (lambal 0,01% ja lehmal 0,008—0,012%). Vere lenduvatest rasvhapetest langeb äädikhappele peaosa.

Märgatavalt rikkam on veresuhkru poolest vastsündinud mäletsejaliste veri (0,10—0,12%); samuti on nende veres vähem lenduvaid rasvhappeid.

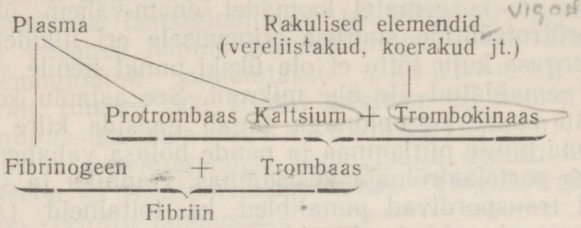
Rasv esineb veres peenelt pihustatuna (0,1—0,2%).

Mineraalsooladest (keskmiselt 0,9%) leidub veres kõige hulgalisemalt keedusoola (0,6%), mis on peamiseks osmootse rõhu moodustajaks veres. Teised soolad — kaalium-, kaltsium- ja magneesiumkloriidid, -fosfaadid ja -karbonaadid — esinevad väikeses kontsentratsioonis. Nende puhul on osmootsest rõhust tähtsam nende spetsiifiline toime. Nii on fosfor vajalik kasvu ja regeneratsiooniprotsessideks, kaaliumi-ioonid suurendavad ja kaltsiumiioonid vähendavad närvi- ja lihaskoe erutatavust jne. Sellest ongi mõistetav, et lahuse füsioloogilisuseks ei piisa üksnes tema isotoonilisusest, vaid nõutav on tema võimalikult ulatuslik sarnasus kehavedelikega.

VERE HÜÜBIMINE

Vere hüübimist ehk koagulatsiooni tingib vereplasmas lahustatuna esineva valkaine — fibrinogeeni muutumine lahustumatuks kiudjaks aineks — fibriiniks. Verehüübe ülesandeks on verekaotuse vältimine haavatud veresoone sulgemise teel. Koagulatsiooni arvatav kulg on järgmine. Fibrinogeeni muutumiseks fibriiniks on vajalik veres inaktiivsena (protrombaasina) esinev fermentatiivne aine trombaas. Protrombaasi aktiviseerimine

(trombaasiks muutmine) toimub vigastatud koerakkudest ja eriti vereliistakutest vabaneva aine trombokinaasi ja vereplasmas leiduvate kaltsiumi-ioonide ühisel toimel. Kirjeldatud kulgu kordab järgmine skeem.



Vere hüübimine tõkestub ükskõik millise ülalloetletud komponendi puudumisel või mittepiisavuse korral. Nii on protrombaasi maksas toimuvaks sünteesiks vajalik K- (koagulatsiooni-) vitamiini manulus. Samuti ei toimu hüübimist siis, kui kaltsiumisoolad oblikhappe varal välja sadestada või kui neid muuta ioniseerumatuks sidrunhappe abil (oksalaat- ja tsitraatveri). Vereülekanneteks kasutataksegi hüübimatuks muudetud verd. Spetsiifiliseks hüübimist tõkestavaks aineks on maksas ja kopsudes valmistuv heparііn.

Veresoonte sisekesta vigastudes võib veri hüübida ka soone sees. Soonesisest verehüüvet nimetatakse trombiks; veresoone seinalt lahtitulnud ja verega edasikanduvat verehüüvet nimetatakse emboliks.

Vere hüübimise aeg erineb liigiti; keskmised hüübimisajad on järgmised:

Hobusel	15	minutit
Veisel	10	„
Lambal	4	„
Seal	5	„
Kanal	1,5—2	„

Suurte verekaotuste puhul kasvab vere hüübimisvõime. Koagulatsiooni kiirendavalt toimivad soojus ja vere ulatuslik kokkupuutumine võõra pinnaga (marlisidemega).

ERÜTROTSÜÜTIDE EHITUS, KOOSTIS JA TALITLUS

Erütrotsüüdid moodustuvad valkaineid, hemoglobiini ja soolasid sisaldavast vedelikust, mida väljastpoolt piirab lipoproteiididest koosnev membraan. Viimane on valkude ja lipoidide, samuti ka kaaliumi-, naatriumi- ja kaltsiumi-ioonide poolt läbimatu. See asjaolu tagab punaliblede kindla keemilise koostise. Nad sisaldavad vett keskmiselt 60% ja kuivollust 40%. 90% kuivollusest koosneb hemoglobiinist ja ülejäänud 10% teistest ainetest: valkudest, lipoididest, glükoosist ja mineraalsooladest. Nende naatriumisisaldus on väiksem ja kaaliumisisaldus suurem kui vereplasmal.

Punaliblede talitluse seisukohalt on kõige olulisemaks koostisosaks hemoglobiin — aine, mis endaga lõdvalt seob suuri koguseid hapnikku (vähemal määral ka süsihappegaasi) ja seda kopsudest kudedesse kannab. Hemoglobiini hulk punaliblede pinnaühiku kohta on kõrgematel loomadel enam-vähem ühesugune, vaatamata erütrotsüütide suuruse erinevusele eri liikidel. Erütrotsüütide laperguse kuju tõttu ei ole ükski punkt nende sisemusest välispinnast eemaldatud üle ühe mikroni. See asjaolu koos punaliblede tohutu suure kogupinnaga tagab gaaside kiire sidumise nende suurema pinge piirkonnas ja nende hõlpsa vabanemise gaaside väiksema partsiaalrõhuga keskkonnas. Hapniku ja süsihappegaasi kõrval transpordivad punalibled ka toitaineid (amiinhappeid), neid oma pinnal adsorbeerides.

Veres ringivate punaliblede iga on keskmiselt üks kuu. Vastavalt nende hävimisele põrnas toimub pidevalt nende moodustumine luuüdis. Punaliblede tekke määr sõltub paljudest välisteguritest ja seda reguleeritakse närvisüsteemi poolt neuraalsete ja humoraalsete faktorite kaudu. Humoraalsetest faktoritest on punaliblede tekke seisukohast olulisem B_{12}-vitamiin, mille imendumiseks ja maksas ladestumiseks on vajalik mao püloorilises osas tekkiv ferment amiinopolüpeptidaas.

Erütrotsüütide arv ja seega ka nende transpordipind muutub alaliselt nii üksikute organite veres kui ka kogu ringivas veres, olles kohanenud organite ja organismi talitlusliku seisundiga.

Punalibled suudavad oma ülesannet hapniku transpordil täita üksnes vigastamatult, mida tagab plasma isotoonilisus. Keedusoolalahuse protsendiga, milles algab hemoglobiini väljatulek punalibledest, mõõdetakse punaliblede minimaalset osmootset resistentsust (0,54—0,66%). Täielik hemolüüs toimub 0,30—0,40%-lises keedusoolalahuses (maksimaalne osmootne resistentsus). Hüpotoonilise lahuse kõrval põhjustavad hemolüüsi ka mõned mikroobide mürgid ja vereplasmas eneses leiduvad ained — hemolüsiinid. Viimased toimivad liigivõõrastesse erütrotsüütidesse.

Et punalibledel on vereplasma omast suurem erikaal, siis setivad nad seisvas veres, mille hüübimist takistatakse. Vereliblede settimise kiirus erineb liigiti, olles põllumajandusloomadest kõige suurem hobusel: siin langeb nende nivoo tunni jooksul keskmiselt 60 mm võrra; seal langeb vereliblede nivoo tunnis 30, veisel vaid 1 ja lambal 0,8 mm võrra. Palavikuga kulgevate haiguste puhul settimiskiirus suureneb. Settimiskiirus sõltub ühest küljest punaliblede, teiselt poolt aga ka plasma iseloomust.

Hemoglobiin

Hemoglobiin on punalibledes vesilahusena esinev liitvalk, mis koosneb globiinist (96%) ja mittevalgulisest rauda sisaldavast rühmast hemist. Hemoglobiini valguline osa erineb liigiti

(näiteks leidub selles inimesel ja koeral rohkem tsüstiini kui veisel või hobusel).

Hemoglobiin moodustab kergesti dissotsieeruvaid ühendeid gaasidega, eeskätt hapnikuga: hapniku kontsentratsiooni tõustes (kopsudes) liitub ta hemoglobiiniga ja kontsentratsiooni langedes (kudedes) vabaneb hapnik hemoglobiinist uuesti. Hapnikuga liitunud hemoglobiini nimetatakse *oksühemoglobiiniks*. Märgatavalt (umbes 300 korda) püsivam on hemoglobiini (Hb) seos vingugaasiga (*karboksühemoglobiin*), mille tagajärjel viimase sissehingamisel hemoglobiin kaotab hapniku sidumise ja seega ka transportimise võime. Vingumürgistuse korral sureb loom seetõttu lämbusse.

Hemoglobiini on põllumajandusloomade veres 10—15%. Tema protsentuaalne sisaldus muutub vastavalt looma eale, puhkeseisundile või tööle ja toitumusele. Füüsilise pingutuse korral tõuseb hemoglobiinisisaldus veres ja mõningate haiguste puhul langeb ta märgatavalt.

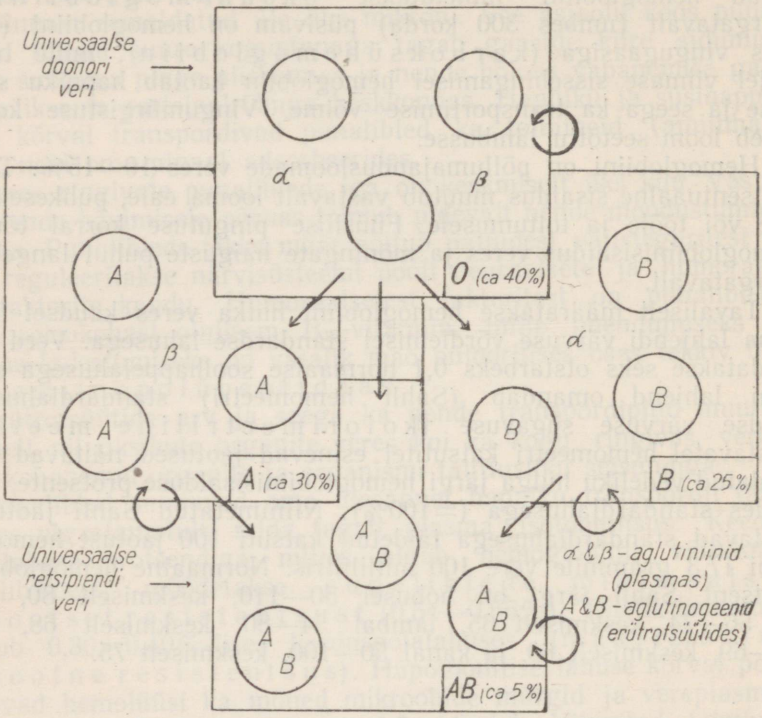
Tavaliselt määratakse hemoglobiini hulka veres kaudsel teel, tema lahjendi värvuse võrdlemisel standardse lahusega. Verd lahjendatakse seks otstarbeks 0,1 normaalse soolhappelahusega seni, kuni lahjend omandab (Sahli hemomeetri) standardlahusega võrdse värvuse sügavuse (*kolorimeetriline meetod*). Vastavatel hemomeetri katsutitel esinevad jaotused näitavad lahjendatud vedeliku hulga järgi hemoglobiinisisalduse protsente, võrreldes standardlahusega (=100%). Niinimetatud Sahli jaotuses vastavad standardlahusega täidetud katsuti 100 jaotust hemoglobiini 17,3 grammile vere 100 milliliitris. Normaalne hemoglobiiniprotsent Sahli järgi on hobusel 50—110, keskmiselt 80, veisel 56—74, keskmiselt 65, lambal 54—80, keskmiselt 68, seal 51—69, keskmiselt 60, ja kanal 50—100, keskmiselt 75.

VERERÜHMAD

Vereplasmas leiduvad punaliblede kleepumist ehk aglutineerumist põhjustavad ained — *aglutiniinid*. Neid jaotatakse liigisiseselt toimivaiks *isoaglutiniinideks* ja liigivaheliselt aktiivseteks *heteroaglutiniinideks*. Vererühmade mõiste põhineb isoaglutinatsiooninähtusel.

Inimese kuuluvust teatavasse vererühma põhjustavad ühest küljest erütrotsüütides esinevad aglutineeritavad ained — *aglutinogeenid* (A ja B), ning vereplasmas leiduvad *aglutiniinid* — anti-A (ehk α) ja anti-B (ehk β). Nii aglutinogeenid kui ka aglutiniinid võivad ühe ja sama isiku veres esineda kas üksikult (punalibledes ainult A või B ning plasmas ainult anti-A või anti-B), mõlemad üheaegselt või puuduvad veres nii ühed kui teised. Aglutinogeenide puudumist tähendatakse 0-ga ja plasma aglutiniinide puudumist o-ga. Et ühe ja sama inimese

veres võivad esineda ainult üksteist mittemõjustavad aglutinogeenid ja aglutiniinid, siis saavad vererühma määravad tegurid esineda vaid järgmises neljas kombinatsioonis: vererühm 0 ehk I — $0\alpha\beta$, vererühm A ehk II — $A\beta$, vererühm B ehk III — $B\alpha$ ja vererühm AB ehk IV — AB_0.



Joonis 151. Inimese vererühmad ja nende omavahelise taluvuse skeem.

Vererühma määramiseks kasutatakse kahte testseerumit, ühte (B-seerum) aglutinogeeni A ja teist (A-seerum) aglutinogeeni B avastamiseks või nende puudumise konstateerimiseks. Kui verelible kleepumine ehk aglutineerumine esineb üksnes kas A- või B-seerumi kasutamisel, siis kuulub veri vastavalt B- või A-rühma; toimub aga kleepumine niihästi A- kui ka B-rühma mõjul, siis on see IV ehk AB-vererühma tunnuseks, kuna testseerumite mõjul mitteaglutineeritavad verelibled pärinevad I- ehk 0-rühmast.

Vererühmade tundmine osutub oluliseks vereülekande ehk transfusiooni puhul. Transfundeeritava verehulga suhtelise vähesuse tõttu ei suuda selle plasma mõjustada retsipiendi (vastuvõtva organismi) erütrotsüüte. Seepärast on mõistetav, et 0-rühma omavad inimesed võivad nende punaliblede

aglutineerumatuse tõttu olla vereandjaiks (doonoreiks) kõigile teistele (universaalne doonor), neile endile seevastu sobib ülekandmiseks vaid samasse (0-) rühma kuuluv veri. Rühma AB_0 erütrotsüüdid seevastu aglutineeruvad kõikide ülejäänud rühmade plasmas, kuid samal ajal AB_0 vereplasmas ei kleepu ühegi teise rühma libled, mispärast seda nimetatakse universaalse retsipiendi vererühmaks. Vererühmade omavahelist taluvust näitab joonis 151.

Vereülekande puhul avalduvad häired, mis võivad esineda vererühma mitte arvestades, on põhjustatud doonori erütrotsüütide kleepumisest, millele järgneb väiksemate veresoonte või kapillaaristiku ummistumine. Samal ajal toimuva hemolüüsi puhul vabanevad erütrotsüütidest toksilised (mürgised) ained, mis võivad põhjustada surma.

Hobusel ja seal eristatakse põhiliselt samuti nelja vererühma, kusjuures traavleil esineb kõige sagedamini IV ja raskeveohobustel II ja III vererühm. Suurt valget tõugu sigadel esinevad kõige sagedamini II ja I rühm, mirgorodi sigadel aga III ja IV rühm.

Veisel eristatakse kolme vererühma (I ehk 0_0, II ehk A_0 ja III ehk 0α), milledest I rühm sobib niihästi II kui ka III rühmaga, kuid II ja III rühm sobivad omavahel vaid tingimisi. Väidetakse, et veistel rühmitub veri alles pärast üheaastast vanust ja et seetõttu noorloomadel sobib ülekandmiseks ükskõik millise lehma või pulli veri.

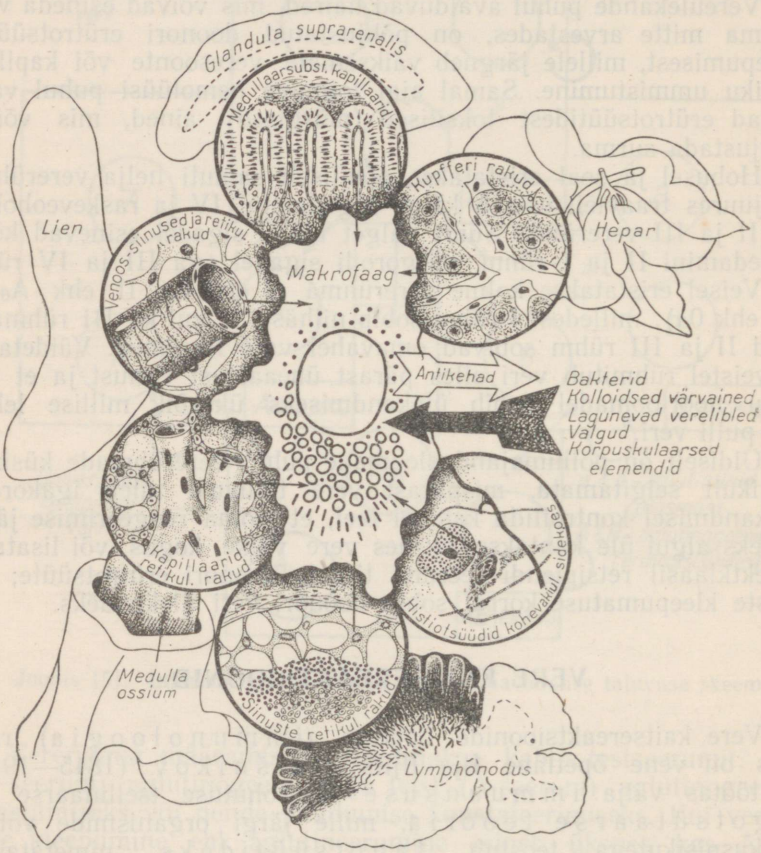
Üldiselt on põllumajandusloomade puhul vererühmade küsimus lõplikult selgitamata, mispärast vere taluvust tuleb igakordsel ülekandmisel kontrollida kas sel teel, et looma reageerimise jälgimiseks algul üle kantakse üksnes vere väike kogus või lisatakse objektklaasil retsipiendi seerumi tilgale doonori erütrotsüüte; viimaste kleepumatuse korral sobib doonori veri ülekandeks.

VERE KAITSEREAKTSIOONID

Vere kaitsereaktsioonide õpetuse (immunoloogia) rajajaks on vene õpetlane Ilja Iljitš Metšnikov (1845—1916). Ta töötas välja immuunsuse ehk ohutuse tsellulaarse ehk fagotsütaarse teooria, mille järgi organismide võitlus nakkuspisikutega teostub fagotsüütideks nimetatavate valgeliblede ja sidekoes leiduvate makrofaagide vahendusel. Valgelibled haaravad mikroobid enestesse ja seedivad nad rakusiseste fermentide varal. Põhiliselt on see protsess analoogiline rakusisese seedimisega ja ta esineb kõrgematel loomadel üksnes mesodermse päritoluga rakkudes. Valgelibled teostavad kaitseülesannet tavaliselt mitte veres, vaid patogeensetest mikroobidest ohustatud paikades. Fagotsüüdid kantakse vere kaudu vigastatud või nakatatud (infitseeritud) paika, kus nad läbi muutunud verekapillaari seina kaudu veresängist lahkuvad (diapedees).

Mikroobide kõrval seedivad valgelibled ka rasvatilgakesi, valguosakesi ja surnud rakke, abistades sel teel toitainete resorptsiooni ja omastamist. Terves organismis seisavad fagotsüteerivad rakud peamiselt ainevahetuse teenistuses.

Vere valgeliblede (eeskätt neutrofiilsete granulotsüütide) kõrval leiduvad fagotsüteerivad rakud üle kogu keha hajutatult ka väljaspool soonestikku, moodustades makrofaagide ehk retikuloendoteliaalsüsteemi (üdi, põrna ja lümfisõlmede



Joonis 152. Makrofaagide ehk retikuloendoteliaalsüsteemi skeem. (Orig.)

retiikulumirakud, põrna ja lümfisõlmede siinuste endoteelirakud, maksa tähtrakud ja sidekoe histiotsüüdid) (joonis 152).

Juhul kui patogeensed mikroobid hõlpsasti fagotsüteeritakse, talub organism nakkust või osutub infektsiooni suhtes hoopis immuunseks ehk ohustumatuks. Mõnel juhul aga hävivad võitluses (põletikukoldes) fagotsüüdid ise, kusjuures neist vabanevad

fermendid lahustavad ümbritseva koe, mille tagajärjel tekib surnud rakke ja baktereid sisaldav kolle — mädapesa.

Fagotsütoosil baseeruva tsellulaarse immuunsuse kõrval eristatakse humoraalset immuunsust, mille kandjaiks on vereplasmas esinevad ja retikuloendoteliaalsüsteemi poolt moodustatud antikehad. Antikehad tekivad valgust koosnevate või valku sisaldavate võõrainete (antigeenide) sattumisel verre ja nad jaotatakse vastavalt nende toimele või ainetele, millede inaktiviseerimist nad põhjustavad, lüsiinideks (baktereid ja teisi kehalisi moodustisi lahustavateks), pretsipitiinideks (valkaineid sadestavateks), aglutiniinideks (mikroobe kokkukleepivateks), antitoksiinideks (bakterite mürke neutraliseerivateks), antifermentideks (fermente inaktiviseerivateks) jne.

Terve looma veri sisaldab mitmekesiseid antikehasid. Viimaste arv kasvab märgatavalt nakkuste puhul ja eriti siis, kui looma kunstlikult ja korduvalt nakatatakse mingite patogeensete mikroobidega. Kunstlikult nakatatud looma vereseerumit (immuunseerumit) kasutatakse samade mikroobide poolt tekitatud infektsioonihaiguste raviks (passiivne immuniseerimine) teistel loomadel. Aktiivse immuniseerimise puhul nakatatakse loom mikroobide või nende toksiinide sellise hulgaga, millest piisab vaid vastavate antikehade moodustumise tõhustamiseks, mitte aga looma enda haigestamiseks. Sellel rajanebki immuunseerumite valmistamine.

Immuunseerumite valmistamiseks kasutatakse tavaliselt hobuseid, kitsesid, lambaid ja eesleid põhjusel, et nende loomade vereseerum (vastandina teiste loomade vereseerumile) ei sisalda inimese punaliblede kesta lahustavaid hemolüsiine.

LÜMF

Lümf moodustub verekapillaaristikust väljanõrgunud vereplasma koostisosadest ja nendega segunenud ainevahetusproduktidest. Nagu verigi, asetseb ta kinnistes kanalites (lümfisoontes ja sidekoes umbselt algavates lümfikapillaarides) ning koosneb plasmast ja selles asetsevatest vähestest lümfirakkudest. Lümfi plasma sarnaneb keemiliselt vereplasmaga, välja arvatud valkained, mida on lümfis kaks korda vähem kui veres. Rakkudest esinevad lümfis peamiselt lümfotsüüdid ja väiksemal määral monotsüüdid. Üldiselt on lümfi keemiline koostis ja ta rakkude hulk kõikuv (1mm³-s umbes 8000 rakku). Rakulised elemendid segunevad plasmaga peamiselt lümfisõlmedes.

Seedimise ajal rasvatilgakestega täitunud piimataolist soolte lümfi nimetatakse küüluseks.

Lümfiga sarnanevad koostiselt kereõõnte (seroos-) vedelik ja väljaspool soonestikku asetsev koevedelik.

VERELOOMEORGANID

Organeid, milledes täiskasvanuil moodustuvad vere rakulised elemendid (punalibled, valgelibled ja vereliistakud), nimetatakse vereloome- ehk hemopoeetilisteks organiteks. Siia kuuluvad nn. epiteelialused lümfotsütaarsed moodustised, lümfisõlmed, põrn ja luuüdi.

Kuid vereloomeorganite ülesanne ei seisa mitte üksnes vere rakkude valmistamises; neis kõigis toimub selle kõrval organismi kaitsmine nakkuspisikute ning nende mürkide vastu ja ulatuslik osavõtt ainevahetusprotsessidest (eriti valkude osas); põrn on samal ajal vere deponeerimise ehk varumise organiks ning samuti teostub siin vanade punaliblede lammutamine.

Vereloomeorganid, mis valmistavad üksnes lümfirakke ja monotsüüte (kõik vereloomeorganid peale luuüdi), moodustavad nn. lümfoidse süsteemi; luuüdist koosnevas müeloidses süsteemis tekivad vere ülejäänud rakulised elemendid (punalibled, granulotsüüdid ja vereliistakud).

Organismi kaitset teostavad vereloomeorganid koos verega osalt fagotsütoosi teel (tsellulaarne kaitse), osalt antikehadeks nimetatavate mitmekesiste valkainete näol (humoraalne kaitse), mis kas surmavad baktereid (bakteritsiidne toime), tõkestavad nende sigimist (bakteristaatiline toime), hävitavad bakterite mürke (antitoksiinid), lahustavad baktereid (bakteriolüsiinid), kleebivad neid kokku (aglutiniinid) või sadestavad neid (pretsipitiinid). Tähendatud antikehad kanduvad vere ja lümfi kaudu üle kogu organismi laiali. Samuti kanduvad vere kaudu ohustatud paika fagotsütoosivõimelised rakud.

Fagotsütoosi- ehk õgimisvõimelisi rakke organismis nimetatakse makrofaagideks ja nende kogumikku makrofaagide ehk retikuloendoteliaalsüsteemiks. Suur osa selle süsteemi elementidest on koondunud vereloomeorganitesse (võrgutaoliselt isekeskis liitunud rakkude ja verekapillaaride endoteeli näol) (joonis 152).

EPITEELIALUSED LÜMFOTSÜTAARSED MOODUSTISED

Soonteväliselt asetsevad lümfotsüüdid on teatavates paikades isekeskis koondunud, moodustades (koos nende vahele jääva koega) lümfotsütaarse ehk lümfoidkoe.

Lümfotsütaarsest koest on moodustunud lümfisõlmed ja hajutatult esineb ta põrnasiseste Malpighi kehakeste kõrval nn. epiteelialuste lümfotsütaarsete moodustiste näol, mida siin lühidalt vaatleme.

Epiteelialused lümfotsütaarsed moodustised esinevad limaskesta sellistes paikades, kus mikroobide aktiivsus on kõige suurem ja kus limaskesta pinnale väljunud lümfotsüüdid hõlpsasti edasi ei kandu. Siia kuuluvad: 1) seedekanalis — söögitoru, mao ning peen- ja jämesoole limaskestas esinevad üksikfolliikulid, peensoole antimesenteriaalses seinas esinevad koondunud folliikulid ehk Peyeri naastud, kurgupiirkonnas asetsevad (keele-, suulae-, kurgu- jne.) mandlid ehk tonsillid; 2) hingamisteedes — lümfisõlmekesed kurgus, kõris ja bronhides; 3) tupe lümfisõlmekesed; 4) silmalaugudes sidekesta- ehk konjunktiivialused sõlmekesed ja naastud.

Üksikfolliikulid (*lymphonoduli solitarii*) esinevad peamiselt ümarate või munajate umbes nööpnõelapeasuuruste limaskestas üksikult paiknevate moodustistena. Sageli sisaldavad nad tsentraalselt või ekstsentriliselt heledamat lümfoblaste sisaldavat ala — idutsentrit, mis on lümfotsüütide paljunemise paigaks.

Koondunud lümfisõlmekesed (*lymphonoduli aggregati*) leiduvad peensooles (selle antimesenteriaalsel küljel) soole- ehk Peyeri naastudeks nimetatavate moodustistena. Submukooskihis või päriskihis paiknevad folliikulid asetsevad siin tihedasti üksteise kõrval. Naastud algavad hobusel ja veisel umbes 1 m kauguselt pülloorusest, suurenedes kaudaalses suunas. Kõige arenenumatena esinevad nad noortel loomadel. Naastude arv, mis näib vanaduses mõnevõrra vähenevat, on hobusel 150—200 (vanadel loomadel alla 100) ja veisel 35—60.

Mandlid ehk tonsillid (*tonsillae*). Suukoopa- ja kurgumandleid karakteriseerivad epiteelialuse lümfoidkoe pidev kiht ja selles asetsevad idutsentrid.

Tonsillaarkude asetseb tavaliselt limaskesta päriskihis, kuid ulatub vahel ka submukoosasse, olles siin ümbrusest eraldunud sidekoelise kihnuga. Suu- või kurgukoopast eraldub lümfotsütaarne tonsillaarkude pinnaepiteeli kaudu, mis on siin lümfotsüütide poolt alati tugevasti infiltreeritud (epiteeli lümfotsütaarne infiltratsioon).

Lindudel puuduvad tonsillid kurgupiirkonnas. Rikkalikult aga esineb neil subepiteliaalne lümfotsütaarne kude söögitorus, umbsooltes ja kloaagi seinas.

Niihästi Malpighi kehakesed kui ka subepiteliaalsed lümfotsütaarsed moodustised pole püsivad, võides mitte üksnes oma suu-

ruses muutuda, vaid ka hoopis kaduda ja teisal taasmoodustuda. Üldiselt väheneb lümfotsütaarse koe rohkus vanaduses.

Lümfotsüüdid väljuvad üksik- ja koondunud lümfifolliikulitest ning mandlitest osalt neid ümbritsevatesse lümfisoontesse, osalt rändavad nad soolevalendikku.

Lümfifolliikulite täielik väljakujunemine seedekanalis ja siinse limaskesta infiltratsioon vabade ühetuumaliste rakkudega toimuvad alles piimatoidult päristoidule üleminekul.

Fagotsütaarset talitlust lümfotsüütidel pole, kuid soolevalendikus hävides vabastavad nad enestest leukiinideks nimetatavaid bakteritsiidseid (mikroobe surmavaid) aineid, mis pärsivad ühtede mikroobide sigimist, kuid võivad osutuda mõjutuks teiste suhtes. Limaskesta 1 sm^2 läbib 1 minuti kestel küülikul tühisoole osas ligi 5000 ja niudesoole osas üle 7000 lümfotsüüdi.

LÜMFISÕLMED (*NODI LYMPHATICI*)

Lümfisõlmed on kindla asukohaga mitmekujulised (ümmargused, ovaalsed) ja mitmesuguse suurusega (hobusel 0,5—5 sm läbimõõduga) hallid, kollakaspruunid või punased moodustised, mis lümfisoonte teedel paiknedes rikastavad neist läbivoolavat (perifeerset) lümfi lümfotsüütidega ja filtreerivad välja ning hävitavad lümfiga siia kandunud mikroobe. Teatavast organist tulevat lümfi filtreerivat lümfisõlme nimetatakse sama organi suhtes regionaarseks. Organi regionaarsete lümfisõlmede patoloogiline muutus (näit. tuberkuloosi korral) lubab selle tekitajate esinemist oletada ka vastavas organis (lihavaatlusel tarvitatav meetod haiguspesade leidmiseks).

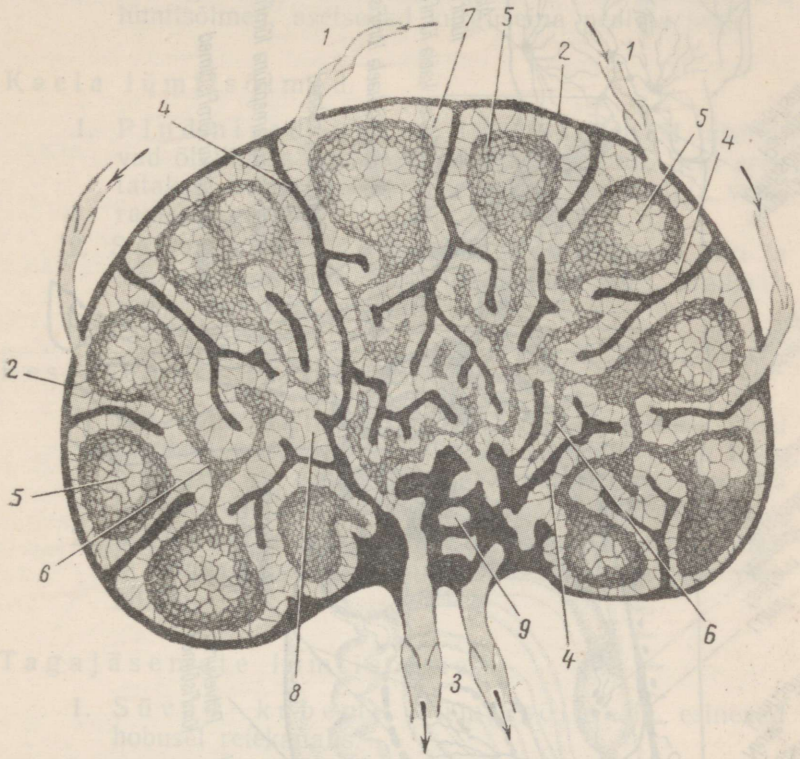
Mäletsejalistel ja seal esinevad lümfisõlmed üksikult (mononodoosne lümfisüsteem), hobustel aga rühmiti (polünodoosne lümfisüsteem). Hobusel ulatub lümfisõlmede arv kuni 8000-ni (neist kuni 6000 leiduvad käärsoolel), veisel 300-ni ja seal kuni 190-ni. Kõige suuremad lümfisõlmed on veisel ja kõige väiksemad hobusel.

Väljastpoolt on lümfisõlmed kaetud sidekoelise kihnuga ja organi sisemuses moodustub sidekoeline toes isekeskis anastomoseeruvatest põrkadest ehk trabeekulitest. Nõostunud paika organi pinnal, mille kaudu veresooned ja närvid sisse tungivad, nimetatakse lümfisõlme väratiks (joonis 153).

Trabekulaarsüsteemi ja veresoonte vahel asetseb retikulaarstrooma ja viimase silmades paiknevad lümfirakkude koondised, milledel (välja arvatud seal) organi väliskihis on sekundaarsõlmekestena ehk folliikulitena ümar ja hiiluse naabruses säsiväätidena nöörjas kuju. Sekundaarsõlmekesed seostuvad säsiväätidega ja samuti on säsiväädid omavahel seostunud harguste kaudu. Seal asetsevad sekundaarsõlmekesed lümfisõlmes tsentraalselt.

Organi perifeerset, sekundaarsõlmekesi sisaldavat osa nimetatakse *koorolluseks* ja tsentraalset osa *säsiolluseks*.

Lümfirakkude koondised ei ulatu vahetult kihnu ja trabeekulite vastu, vaid on nendest eraldatud retikulaarrakkudest läbitud lümfiteede — *lümfisiinuste* kaudu.

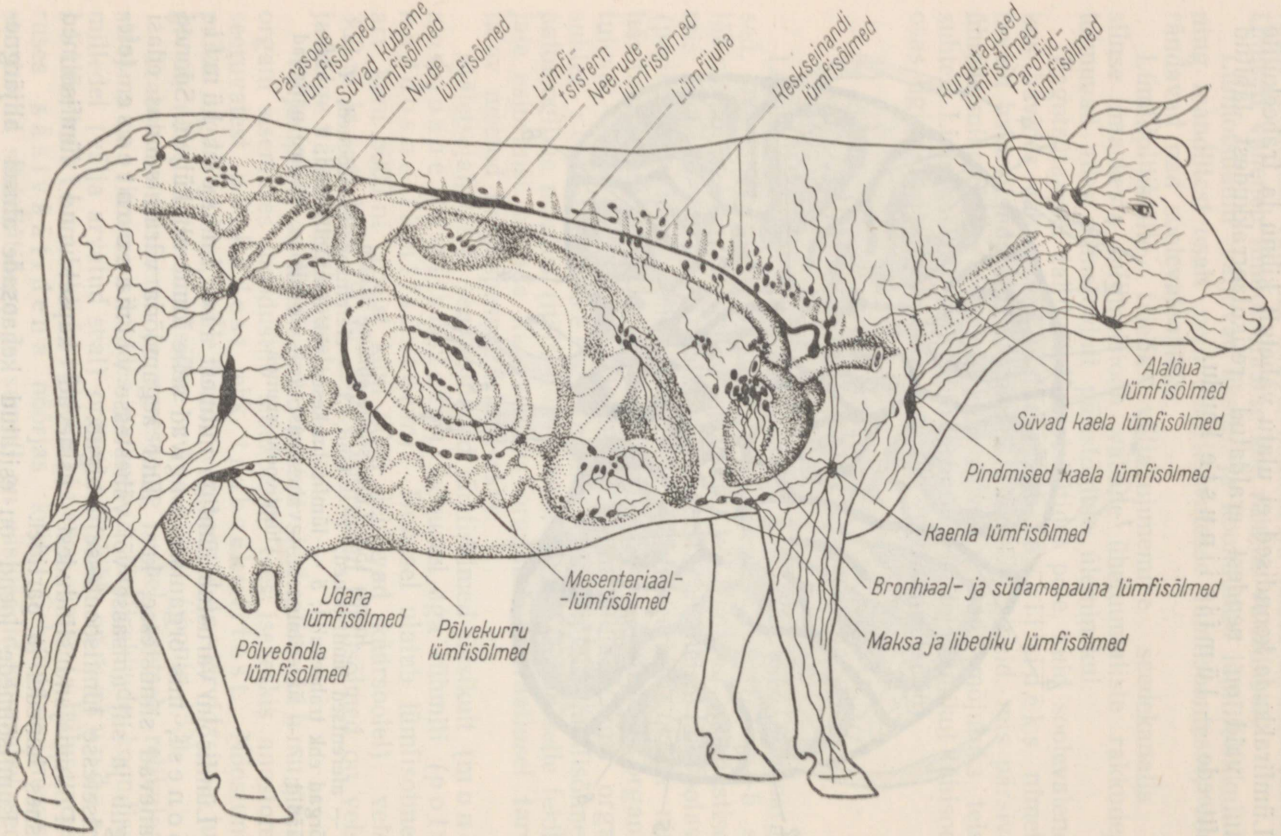


Joonis 153. Lümfisõlme ehituse skeem.
1 — aferentsed lümfisooned; *2* — kihn; *3* — eferentsed lümfisooned; *4* — põrgad ehk trabeekulid; *5* — lümfisõlmekesed ehk lümfifolliikulid; *6* — säsiväädid; *7* — ääresiinus; *8* — vahesiinus; *9* — lõppsiinus. Nooled näitavad lümfivoolu suunda.

Lümfisõlm varustub lümfiga mitmest *aferentsest lümfisoonest*, mis organisse tungivad selle kumeralt küljelt. Sooned avanevad siinustesse, kust lümf aegamööda värati suunas edasi liigub ja siit ainsasse või vähestesse *viimasoontesse* (eferentsetesse lümfisoontesse) valgub.

Põllumajanduslindudest esinevad kapseldunud lümfisõlmed üksnes hanedel ja partidel.

Lümfisõlmede loend on esitatud kehaosade alusel alljärgnevalt (joonis 154):



Joonis 154. Lehma lümfisõlmed. (O s s i p o v i järgi muudetult ümber joonistatud.)

I. Pea lümfisõlmed.

1. Parotiidlümfisõlmed, asetsevad alalõualuu tagaserva kohal, parotiidnäärme all.
2. Alalõua- ehk mandibulaarlümfisõlmed, asetsevad lõuapärade vahel naha all.
3. Kurgutagused ehk retrofarüngeaalsed lümfisõlmed, asetsevad kurguseina peal ja taga.

II. Kaela lümfisõlmed.

1. Pindmised kaela lümfisõlmed asetsevad õlaliigese ees, brahhiokefaallihase all. Seal eristatakse nende kolme (dorsaalset, keskset ja ventraalset) gruppi.
2. Süvad kaela lümfisõlmed esinevad kõri ja suurte veresoonte naabruses, jagunedes kraniaalseiks, keskseiks ja kaudaalseiks.

III. Eesjäsemete lümfisõlmed.

1. Kaenla lümfisõlmed, milledest üks (seal puuduv) osa asetseb õlaliigese paindeküljel ja teine õlaliigese ja esimese roide vahel, liitudes seal ja hobusel osaliselt kaudaalsete kaela lümfisõlmedega.
2. Küünra lümfisõlmed, esinevad hobusel alati ja lambal mõnikord, paiknedes küünarliigese sisepinnal.

IV. Tagajäsemete lümfisõlmed.

1. Süvad kubeme lümfisõlmed, esinevad hobusel reiekanalis.
2. Põlveõndla lümfisõlmed, asetsevad kahepealise reielihase ja poolkõõluselise lihase all põlveõndla kohal. Seal nad mõnikord puuduvad.

V. Rinnakorvi lümfisõlmed.

1. Keskseinandi lümfisõlmed jagunevad asendile vastavalt kraniaalseiks (paiknevad prekardiaalses mediastiinumis), keskseiks (asetsevad südamebaasist paremal), kaudaalseiks (paiknevad postkardiaalses keskseinandis, söögitoru naabruses), dorsaalseiks (asetsevad aordi peal) ja ventraalseiks.
2. Bronhiaal-lümfisõlmed on südamest ja kopsudest pärineva lümfi filtreerijaiks; asendile vas-

tavalt jaotatakse nad kõriharguse kohal paiknevaiks bifurkatsiooni-lümfisõlmedeks, tüvibronhide kõrval asetsevaiks kopsu- ehk pulmonaal-lümfisõlmedeks ja (mäletsejalistel ning seal) trahheaalbronhi kohal esinevaiks eparteriaal-lümfisõlmedeks.

3. Südamepauna (perikardiaal-) lümfisõlmed, asetsevad südamebaasi kohal.

VI. Kõhu- ja vaagnaseina lümfisõlmed.

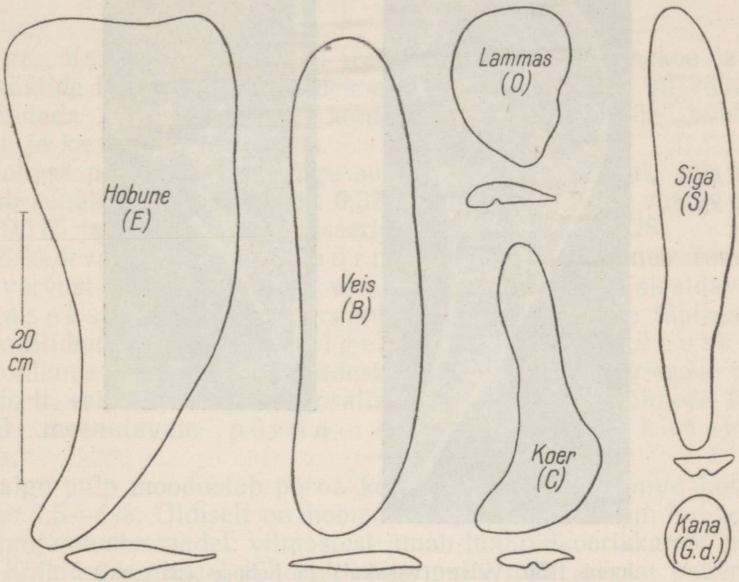
1. Nimme- ehk lumbaal-lümfisõlmed, asetsevad kõhuaordi naabruses.
2. Niude lümfisõlmed, paiknevad aordi hargnemise kohal kõhu- ja vaagnaõõne piiril.
3. Põlvekurru lümfisõlmed, asetsevad põlvekurrus reie neljapealise lihase ees.
4. Pindmised kubeme (ingvinaal-) lümfisõlmed, asetsevad isastel eesnaha ja kõhuseina vahel, emastel udarapealsete (supramammaarsete) lümfisõlmedena udara ja vaagnapõhja vahel.
5. Ristluu (sakraal-) lümfisõlmed, paiknevad *a. hypogastrica* teel, jagunedes kraniaalse asendiga sisemisteks (asetsevad vaagna laisideme siseküljel) ja välimisteks (asetsevad laisideme välisküljel) ristluu lümfisõlmedeks.

VII. Kõhuorganite lümfisõlmed.

1. Mao lümfisõlmed (mao väikese kõveriku piirkonnas). Mäletsejalistel eesmagude ja libediku lümfisõlmed.
2. Peen- ja jämesoole keskmete (mesenteriaal-) lümfisõlmed, millede arv hobuse jämesoole alaosade piirkonnas ulatub üle 1000 (jämekäärsooles kuni 6000). Mäletsejalistel paiknevad nad ovaalsete käbijate moodustistena peensoole keskmete ja käärsoole labürindi käärude vahel.
3. Pärasoole ja päraku lümfisõlmed.
4. Maksa lümfisõlmed (maksavärati piirkonnas).
5. Neerude lümfisõlmed (neeru veresoonte naabruses).

PÕRN (*LIEN, SPLEN*)

Põrn on veresoonte teedel asetsev muutuva suurusega ja mõnevõrra (põrkade ja lümfoidkoe osas) lümfisõlmi meenutava ehitusega organ, milles täiskasvanud loomadel toimub punaliblede ja vereliistakute (trombotsüütide) lammutumine, lümfirakkude moodustumine, organismi kaitsmine nakkuste vastu (humoraalsel ja tsellulaarsel teel) ning vere salvestamine puhkavas organismis.



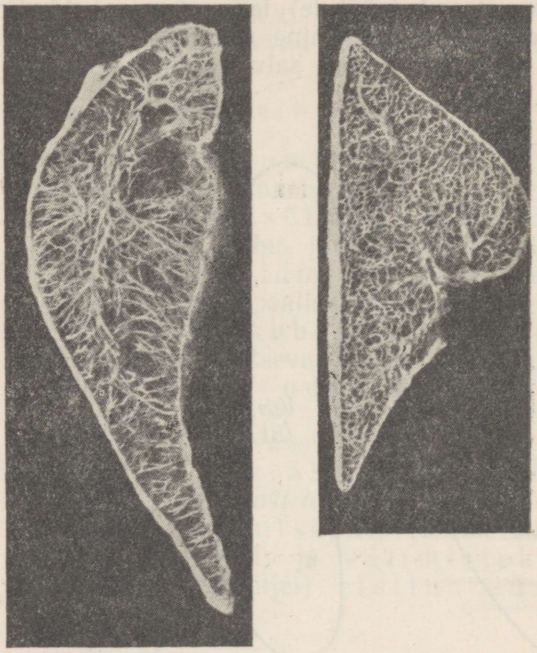
Joonis 155. Põrnade kuju parietaalküljelt.

Põrn moodustab suurima lümfoidkoe massi organismis, ta on suurim vere filter ja rikkalikumalt kui teistesse organitesse on siia koondunud ka retikuloendoteliaalsed rakud.

Vaatamata talitlusliku seose puudumisele põrna ja seedeorganite vahel on põrn ometi kõikidel loomadel seostunud maoga (mäletsejalistel vatsaga). Paiknedes looma vasakpoolsel küljel, kinnitub ta maole, vahelihasele ja vasakule neerule. Põrna kuju ja ta võrdlev suurus nähtuvad jooniselt 155. Põrnas eristatakse d o r s a a l s e t ja v e n t r a a l s e t otsa, k r a n i a a l s e t ja k a u d a a l s e t s e r v a ja seespoolset ehk v i s t s e r a a l s e t ning väljaspoolset ehk p a r i e t a a l s e t p i n d a. Veresoonte ja närvide sissetungi paika põrna vistseraalpinnal nimetatakse v ä r a t i k s ehk h i i l u s e k s; värat on hobusel ja seal kraavjas ning mäletsejalistel lohkjas.

Vere deponeerimise organina on põrnal varieeruv suurus ja aktiivne kontraktsioonivõime. Organi kontraktiilsuse kandjaks on

lihaskoelis-elastne kihn ja kihnuga seostunud organisisesed väädid — põrgad ehk trabeekulid (nende kogumik meenutab väljapestud põrnas pesukäsna (joonis 156). Väljastpoolt katab kihnu peaaegu üleni serooskest, mis, olles moodustunud



Joonis 156. Veise (vasakul) ja hobuse (paremal) põrna ristlõiked, millest pulp on välja pestud. Näha kihn ja põrgastik. (Orig.)

peamiselt kollageensetest kiududest, toimib võrdselt veresoonte adventitsiaalkestaga, tõkestades põrna liigset pundumist verega täitumise puhul ja vältides organi rebenemist sellisel korral

Loomadel, kelle põrn on eriti kohanenud vere deponeerimiseks (depoopõrn), on suhteliselt rikkalik trabekulaarkude ning nendel on kihn ja põrgad lihaskoerikkad. Üldiselt on depoopõrn omane nn. atleetloomadele (hobune, koer), kes on suutelised püsivateks ja ulatuslikeks pingutusteks. Teised loomad vastupidi omavad põrnas ulatuslikult valget pulpi (näiteks küülik) ja et lümfoidkude peetakse immuunsuse kandjaks, siis nimetatakse sellist põrna immuniseerivaks põrnaks. Koduloomade osas näitavad kõnealust suhet andmed lk. 323.

Trabekulaarkoe mahust moodustub hobusel umbes 50% lihaskoest. Hobusel kasvab trabekulaarkoe hulk vastavalt eale, võrdudes alla 3 aastastel hobustel umbes 10%-ga ja täiskasvanuil 20—

Loom	Mahuline suhe trabekulaarkoe (+ kihnu) ja pulbi vahel
Hobune	1 : 4
Koer	1 : 5
Lammas	1 : 14
Siga	1 : 18
Veis	1 : 28

25%-ga. Kasvades jämenevad trabeekulid esmalt lihaskoe ja hiljem väätide teljes paikneva sidekoe arvel. Treeninguga on võimalik suurendada hobuse põrna kontraktiilsete elementide suhtelist mahtu ja ka organi kogukaalu.

Hobuse põrnal on ka kõige suurem relatiivne kaal, mis moodustab kehakaalust keskmiselt 0,375%. Sea põrnal on vastav protsent 0,115 ja küüliku immuniseerival põrnal vaid 0,028.

Põrkadevaheline kude — p õ r n a p u l p — jaguneb tumepunast värvust omavaks (kõiki vere rakulisi elemente sisaldavaks) p u n a s e k s p u l b i k s ja organi lõikepinnal valgete täpikestena või väätidena esinevaks v a l g e k s ehk l ü m f o i d p u l b i k s. Lümfoidkude ümbritseb põrkadest pulpi kulgevaid artereid tupekujuliselt, esinedes seejuures osaliselt kerajate, lümfisõlmede folliikuleid meenutavate p õ r n a- ehk M a l p i g h i k e h a k e s t e n a.

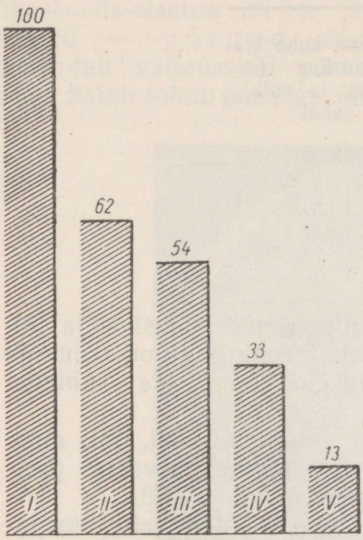
Valge pulp moodustab põrna kogumahust täiskasvanud hobusel üksnes 2,5—4%. Üldiselt on hobusel valget pulpi vähem kui teistel põllumajandusloomadel; viimastest omab lümfoidkoerikkamat põrna veis. Kõikidel loomadel väheneb valge pulbi maht pärast puberteeti ja vanaduses.

Põrna pulp sisaldab väga karakteerse ehitusega veresoonestikku ja koosneb vabade rakuliste elementide kõrval retikulaarstroomast (retiikulumirakkudest ja retikuliinkiududest).

Põrn on organ, milles arteriaalse ja venoosse veresoonestiku vahel puuduvad ühendusteed: arteriaalsed kapillaarid lõpevad pulbis ja samuti algavad siit veenid iseseisvalt. Seetõttu pääseb veri põrnas hõlpsasti soonestikust pulpi ja vastupidi.

Venoosse süsteemi algusosade iseloomu alusel jaotatakse põrnad s i i n u s p õ r n a d e k s ja s i i n u s t e t a p õ r n a d e k s.

Siinuspõrn, mis on koduloomadest omane üksnes koerale, karakteriseerub põrnasiinusteks nimetatavate struktuuride sisaldamisega. Viimased osutuvad isekeskis seostunud, inimesel umbes 30-mikronist diameetrit omavateks venoosse veresoonestiku algusosadeks, millede sein moodustub endoteelitaolisest protoplasmalisest süntsüütiumist ja seda väljastpoolt vitste- või võrutaoliselt ümbritsevatest retikuliinkiududest. Siinuste pikkade lindikujuliste endoteelirakkude vahele jäävad pikipilud.



Joonis 157. Koera põrna suhteline maht: *I* — koera puhkeajal (verega täitunult), *II* — kui koer haistab kassi lõhna, *III* — kui koer kuuleb kassi häält, *IV* — kui koer näeb kassi ja *V* — kui koer kassi taga ajab (s. o. kui põrn on depooverest tühjunud). Numbrid tulpade kohal näitavad põrna mahuprotsenti puhkeaegse suurusega võrreldes.

Seal, veisel, lambal ja hobusel põrnasiinused puuduvad (siinusteta põrn), olles asendunud punasest pulbist iseseisvalt algavate (arteriaalsete kapillaaridega otseselt mitteseostuvate) kapillaarsete veenidega. Kapillaarsed veenid isekeskis ei seostu; suurematekś veenideks ühinevad nad nii nagu puujuured puutüveks.

Punane pulp on vere deponeerimise paigaks. Põrnas deponeerunud veri erineb vererakkude kontsentreerituse poolest tsirkuleerivast verest. Vereplasma filtreerub põrnast läbi ja kandub venoosse süsteemi kaudu edasi, kuid vere rakulised elemendid täidavad põrna puderja massina. Vere koguhulgast mahutab põrn endasse koeral 10—15% ja hobusel veelgi rohkem (joonis 157). Kuid märgatavalt suurem on see protsent, mida põrn endasse suudab deponeerida vereliblede koguhulgast. Nii võib hobusel põrna tühjudes (kontraheerudes) punaliblede arv tsirkuleerivas veres kasvada 60% võrra ja lühiajalise traavi järel tõuseb hobusel erütrotsüütide arv 1 ml-s 2,5—3,0 miljoni võrra. Seejuures on deponeerunud punalibled mõnevõrra väiksemad ja hemoglobiinirikkamad tavalistest erütrotsüütidest.

Vereliblede deponeerimise paik on ühtlasi nende lammutuse kohaks; punane pulp toimib ka hemolüütilise ja fagotsüteeriva koena. Lammutuse teostajaiks on retikulaarrakud ja kapillaarsete veenide endoteelirakud.

LUUÜDI (*MEDULLA OSSIUM*)

Täiskasvanud imetajail eristatakse punaüdi ja kolla- ehk rasvüdi. Viimane täidab toruluude keskosi (diafüüse), moodustudes rasvkoest. Punaüdi esineb luu käsnolluses (selgroolülides, roietes, rinnakus, proksimaalsete toruluude epifüüsides, plaatjate luude diploes); ta on vereloomekude, moodustades vere punaliblesid ja granulotsüüte. Punaüdi värvuse kandjaks on erütrotsüüdid koos nende hemoglobiini sisaldavate arenguvormidega. Puna- ja kollaüdi omavaheline üleminek toimub ilma kindla piirjooneta.

Suurte verekaotuste puhul võib rasvüdi muutuda punaseks ning nälguse või vaegtoitumuse, raukuse ja kurnavate haiguste puhul asendub kollaüdi sültja või limase koega (želatiin- ehk limaüdi). Imetajate looteil leidub üksnes punaüdi.

Luude osalise pneumatiseerituse (õhuga täitumise) tõttu on lindudel luuüdi vähe. On tõepärane, et sellega seletub nende tundlikkus verekaotuste suhtes.

Punaüdi on täiskasvanud imetajail füsioloogilistes tingimustes ainsaks punaliblede ja sõmerrakkude ehk granulotsüütide loomepaigaks.

Erütro- ja müelopoees toimuvad optimaalselt kehatemperatuuri tasemel.

Punaüdi on poolvedela konsistentsiga, mistõttu ta on hangitav uurimiseks ka punktsiooni teel (rinnakust) ja uuritav määretispreparaadina.

Punaüdi strooma moodustub veresoonte (arterite, veenide ja sinusoidsete kapillaaride) süsteemist ja selle vahel asetsevast retikuliinkiude sisaldavast retikulaarsest sidekoest. Osa retikulaarrakkudest kui ka sinusoidsete kapillaaride endoteelirakud kuuluvad retikuloendoteliaalsüsteemi koosseisu. Punaüdi sisaldab rakulise retiikulumi silmades väga erineva kujuga vabu rakulisi elemente. Viimaste hulgas on eristatavad küpsenud punalibled koos granulotsüütidega, siis rida erütroblastideks nimetatavaid punaliblede arenguvorme ja müelotsüütidena tuntud sõmerrakkude noorvormid; lisaks neile leidub siin megakarüotsüütideks nimetatavaid hiidrakke ja kõikide vere rakuliste elementide tüverakke — hemotsütoblaste, mis meenutavad suuri lümfirakke.

TSIRKULATSIOONIORGANID

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Tsirkulatsiooniorganid moodustuvad südamest kui vere ringimist põhjustavast jõuallikast ja verevoolu suuna määrajast, südamest verd väljajuhtivatest (keharinge osas arteriaalset ja kopsuringe teel venoosset verd sisaldavatest) arteritest, verd südamesse tagasisuunavatest veenidest ja arterite ning veenide vahel paiknevast kapillaaristikust. Kapillaaride ja soonte vahelisi üleminekualasid nimetatakse arteriaalses pooles arterioolideks (ehk prekapillaarseteks arteriteks) ja veenide suunas venüülideks.

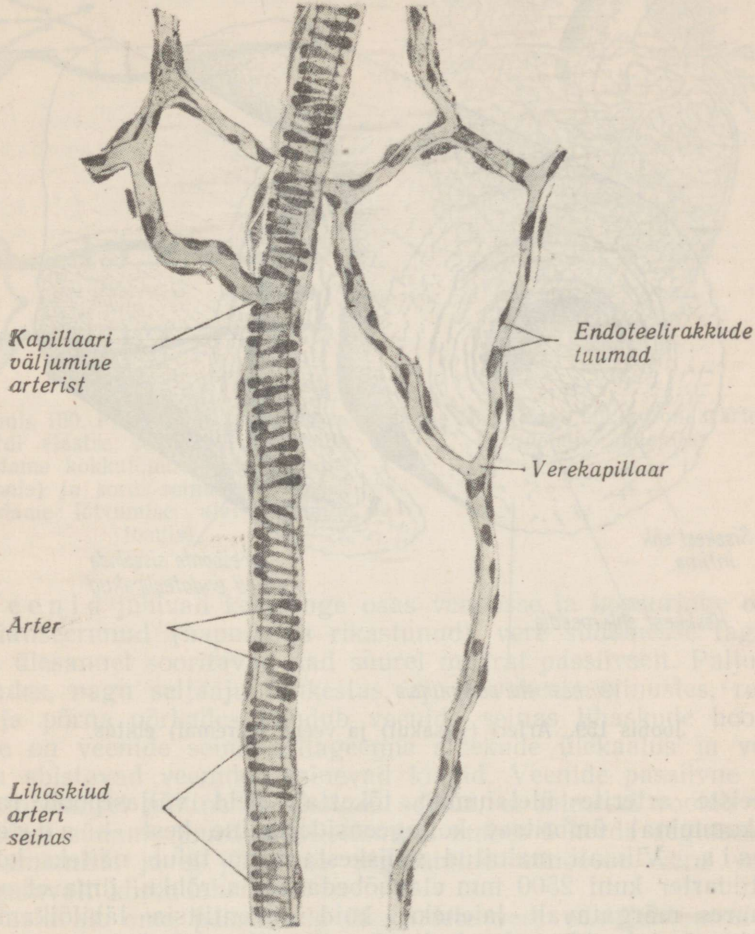
Vere ülesande see osa, mis tagab rakkude ja rakuvälise elusaine varustamist hapniku ja toitainetega ning elusa koe vabastamist ainevahetuse lõpp-produktidest, teostub õhukeseseinalises kapillaaristikus (joonised 150 ja 158). Seejuures lahkub veresoonestikust osa verevedelikust, mis koevedelikuna imendub lümfikapillaaristikku, kust ta lümfisoonte tüvede (rinnajuha ja parema lümfijuha) kaudu venoossesse süsteemi (kraniaalsesse õõnesveeni) tagasi valgub.

Vere ja kudede vahel toimuvale gaaside ja teiste ainete tõhusale vahetusele aitavad kapillaaride õhukese seina kõrval kaasa nende suur kogupind (mis inimesel võrdub umbes 6000 m^2-ga) ja vere aeglane vool kapillaaristikus (0,5—1 mm sekundis).

Vere- ja lümfikapillaaride sein moodustub üksnes lamedarakulisest endoteelkihist koos seda piirava basaalmembraaniga. Soonestiku ülejäänud osades aga lisanduvad endoteelkattele väljastpoolt teised kihid, mis koosnevad silelihaskoeliste elementide kõrval kollageensetest ja elastsetest kiududest ning rakulistest elementidest. Vere- ja lümfisoonte sein on kolmekihiline, koosnedes seest väljapoole: 1) sisekestast ehk intimast, 2) keskkestast ehk meediast ja 3) side- ehk adventitsiaalkestast (joonis 159). Eriti selge piir on loetletud kestade vahel nn. lihaselistes arterites, kus meediat piirab mõlemast küljest (sisemine ja välimine) elastne membraan. Ka südamesein on kolmekestaline (endo-, müo- ja epikard); mainitud südamekestad pole otseselt võrreldavad veresoonte kestadega, sest

arengu seisukohalt vastab soonte seinale ainult südame sisekest (endokard).

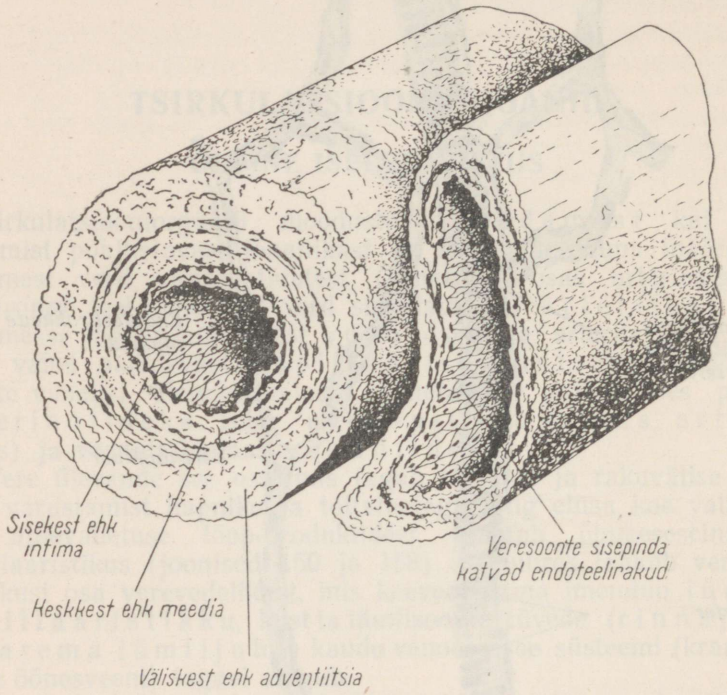
Arterites eristatakse talitluse ja nende keskmise kesta ehituse alusel peamiselt kahte alavormi: elastseid ja muskulaarseid artereid koos nendevaheliste üleminekuvormidega.



Joonis 158. Verekapillaarid ja väike arter. Suurendus 187 korda.

Elastsete arterite ülesandeks on tagada südamest rütmiliselt (tõukeliselt) väljuva vere voolu pidevust. Kui veresoonte seinad oleksid jäigad, voolaks ka soonestikus veri tõukeliselt: südame kokku tõmbudes lükkuks veresammas soonestikus mõnevõrra edasi ja südame lõtvudes peatuks ta uuesti. Sellist talitluslikult väga ebaotstarbekat võimalust väldibki südamelähedaste (suurte) arte-

rite elastsus: südame tühjumise ajal laienevad nad väljutatava (löögimahule vastava) verehulga paigutamiseks, aga kui südamepoolne rõhk langeb, siis tõmbuvad elastsete arterite seinad uuesti kokku, tõugates neis asetsevat verd pidevalt edasi (joonis 160). Sellised arterid on nende seinas esinevate rikkalike elastsete elementide (kiudude, plaatide) tõttu kollaka värvusega. Elastsete kuî

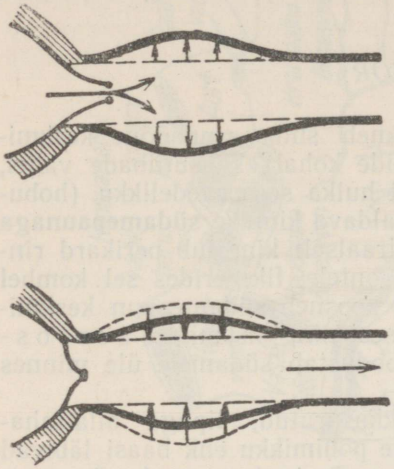


Joonis 159. Arteri (vasakul) ja veeni (paremal) ehitus.

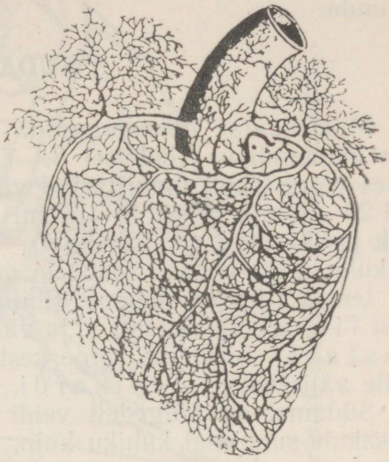
ka teiste arterite ülelaiumist tõkestab neid väljastpoolt (auto väliskummina) ümbritsev kollageensidekoeline kest — adventiitsia. Viimati mainitud väliskesta tõttu talub näiteks koera karotiidarter kuni 2500 mm elavhõbedasamba rõhku, ilma et soon seejuures märgatavalt laieneks, kuid adventiitsia läbilõikamisel katkeb sein juba kümnekordselt nõrgema rõhu puhul.

Elastsetele arteritele järgnevad muskulaarsed arterid reguleerivad oma alaliselt muutuva seinapinge ehk toonuse abil valendiku suurust ning sel teel kehaosadele suunatavat verehulka («verd jaotavad arterid»); samuti toimub neis (eriti arterioolides) vererõhu langus nii, et veri jõuab kapillaaridesse enam-vähem ühesuguse rõhu (20—30 mm Hg) all, vaatamata nende kaugusele südamest. Nende seintes on ülekaalus silelihaskiud; viimaste pingeseisundist ehk toonusest sõltub arteri valendiku suurus. Vas-

tandina elastsetele arteritele omavad muskulaarsed arterid tavaliselt isekeskisi seoseharusid ehk kollateraale. Kollateraalide abil võib vigastatud soont asendada tema naaber, mis sel puhul laieneb.



Joonis 160. Pidevat verevoolu tagav aordi elastse seina väljavenimine südame kokkutõmbe ajal (ülemine joonis) ja aordi seina retraktsioon südame lõtvumise ajal (alumine joonis).



Joonis 161. Pärg- ehk koronaararterite hargnemine südames.

Veenid juhivad keharinge osas venoosse ja kopsuringe osas arterialiseerunud (hapnikuga rikastunud) vere südamesse tagasi. Seda ülesannet sooritavad nad suurel määral passiivselt. Paljudes paikades, nagu seljaaju õrnkestas, aju kõvakesta siinustes, reetinas ja põrna põrkades puudub veenide seinas lihaskude hoopis. Üldse on veenide seina kollageenne sidekude ülekaalus ja verevoolu abistavad veenides esinevad klapid. Veenide passiivne osa vere juhtimisel nähtub muuhulgas sellest, et inimesel voolab veri jalgadest südame juurde püstiseismisel umbes 6 korda aeglasemalt kui lamamisel ja et jäsemete liigutamine venoosse vere voolu märgatavalt kiirendab.

Vastavalt oma passiivsele ülesandele vere edasijuhtimisel on veenide sein märgatavalt õhem neile vastavate (naabruses kulgevate) arterite seinast, mille tõttu nad verest tühjudes kokku langevad (kollabeeruvad).

Lümfisooned sarnanevad seina ehituselt veenidega. Ka nemad on varustatud (lümfi tagasivoolu tõkestavate) klappidega.

Südame ja veresoonte sein on niivõrd paks, et ta ei suuda toituda siin voolavast verest otseselt. Seepärast omavad veresoonte seinad endi toitmiseks abisoonestikku; viimast nimetatakse südame puhul koronaar- ehk pärgsoonestikuks (joonis 161)

ja veresoonte puhul kannavad vastavad abisooned soonte soonte nimetust.

Veresoonestikus voolab veri ringivalt läbi südame, lümf aga omab ainsat (kudedest kraniaalse õõnesveeni poole kulgevat) voolu suunda.

SÜDA (*COR*)

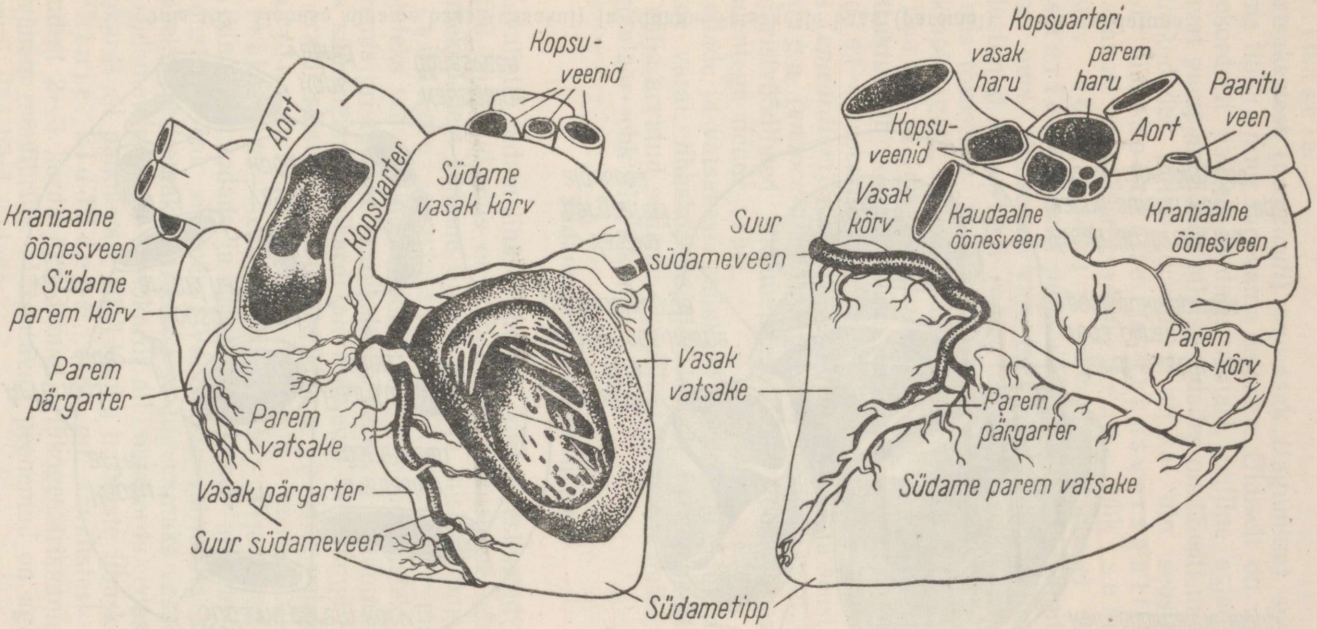
Muskulaarse õõnesorganina paikneb süda rinnaõõne keskmises kolmandikus (hobusel 3.—7. roide kohal) kopsutiibade vahel, olles väljastpoolt ümbritsetud vähest hulka seroosvedelikku (hobusel 20—50 ml, veisel 15—60 ml) sisaldava kinnise **südamepaunaga** ehk **perikardiga** (*pericardium*). Ventraalselt kinnitub perikard rinnakule ja dorsaalselt suurtele veresoontele, fikseerides sel kombel ka temas rippuva südame. Ehituselt koosneb südamepaun keskmisest fibroos- (kiud-) ja välimisest ning sisemisest seroos-kestast. Sisemine serooskest moodustab südamele üle minnes selle väliskesta — epikardi.

Südamel on külgedelt veidi kokkusurutud, tipuga alla-taha-vasakule suunatud kuhiku kuju, mille põhimikku ehk baasi läbivad temasse suubuvad veresooned. Südame paigutus on ebasümmeetriline: 1) mediaanpinna suhtes on ta nihkunud vasakule, 2) tema baasi tipuga ühendav pikitelg asetseb viltu ülevalt alla ja 3) tema parem pool on nihkunud ette- ning vasak tahapoole.

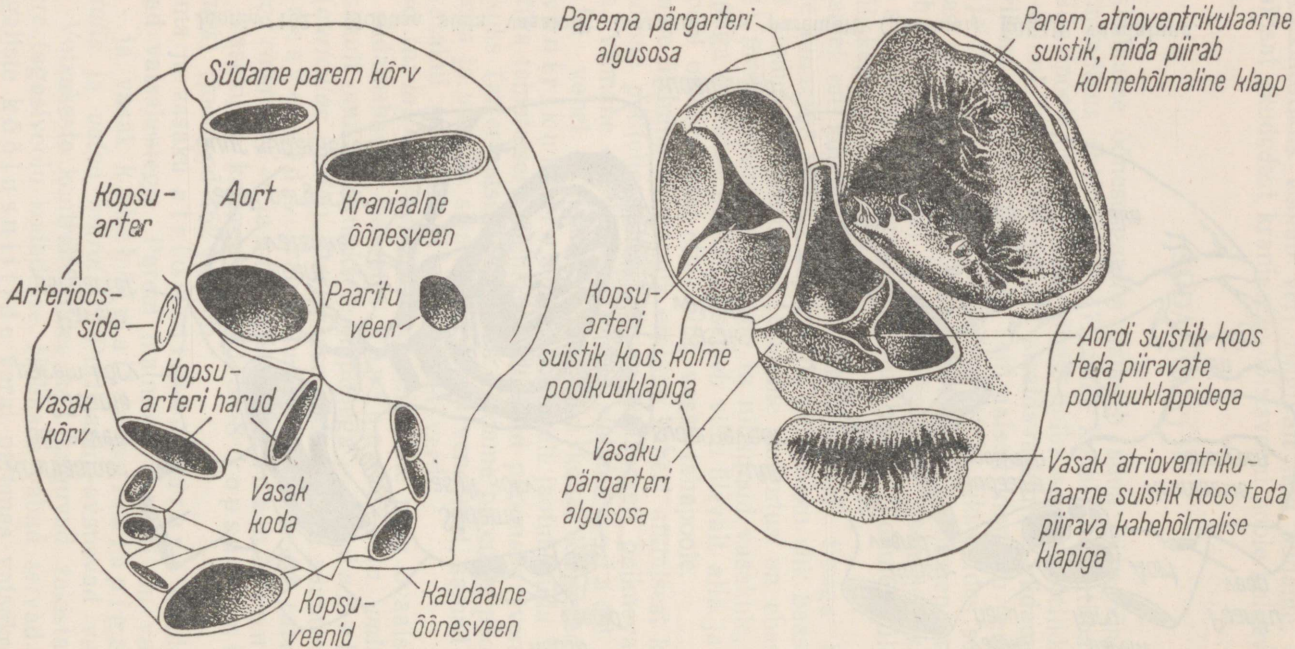
Südame ülemine kolmandik eraldub kahest alumisest kolmandikust südame pikitelje suhtes perpendikulaarselt paikneva pärg-vaoga. Viimane on väliseks piiriks südame kodade ja vatsakeste vahel. Vatsakeste vaheseina kohal kulgevad südame interventrikulaarvaod. Seesmiselt jaotub süda vaheseina ehk septiga teineteisest täielikult eraldatud paremaks (venoosseks) ja vasakuks (arteriaalseks) pooleks. Südame paremas pooles asetsevad koda ja vatsake sisaldavad ainult venoosset, samad südameõõned vasakul pool ainult arteriaalset verd.

Kojad (*atria*) asetsevad õhukeseseinaliste ning ovaalsete kotikestena südamebaasil, haarates kopsuarteri (*a. pulmonalis*) tüve vasakult oma kolmnurksete tippudega — südamekõrvadega (*auriculae cordis*). Paremasse südamekotta suubuvad mõlemad õõnesveenid — kraniaalne ja kaudaalne (*v. cava cranialis* ja *cava caudalis*) — ja mitu väiksemat südameveeni (*venae cordis*). Vasakusse kotta avanevad 5—8 kopsuveeni (*venae pulmonales*) (joonised 162 ja 163).

Parema ja vasaku atrioventrikulaaravа kaudu ühinevad kojad vatsakestega. Parem mainitud avadest on varustatud kolme- ja vasak kaheõlmalise puriklapiga (*valva tricuspidalis* ja *valva mitralis*). Puriklapid avanevad vatsakeste suunas. Vatsakeste kontraheerudes nad sulguvad, takistades siin oleva vere tagasivoolu kodadesse. Hõlmade vabad servad kinnituvad hulgaliste kõõlusniitide varal paremas vatsakeses kol-



Joonis 162. Hobuse süda vasakult (vasakul) ja paremalt (paremal) küljelt vaadatuna.



Joonis 163. Hobuse südame baas (vasakul) ja südame vatsakeste baas (paremal) pealt vaadatuna.

mele ja vasakus kahele hõlmade vahekohal asetsevale papillaarlihasele.

Vatsakestest (*ventriculi*) on vasak (tagumine) suurem (ulatub südame tippu) ning tugevama seinaga. Üldiselt on vatsakeste sein mitmekordselt paksem kodade seinast, milline asjaolu kummaltki nõutavat pumpamisjõudu silmas pidades on täiesti mõistetav. Nagu südamekodades (eriti -kõrvades), nii ka siin seostuvad vastasseinad lihaspõrkade ja transversaallihaste abil.

Vasakust vatsakesest väljub keha- ehk suurt ringet varustav aort (*aorta*) ja paremast venoosset verd sisaldav kopsuarter (*truncus pulmonalis*). Kumbki mainitud veresoontest on oma algusosas varustatud kolmest poolkuujast purjest moodustunud klapiga (*valva aortae* ja *valva trunci pulmonalis*), mis tõkestavad vere tagasivoolu südamesse. Aordi algusosast, otse klapi tagant, algavad kaks südant toitvat pärg- ehk koronaararterit (*aa. coronariae*).

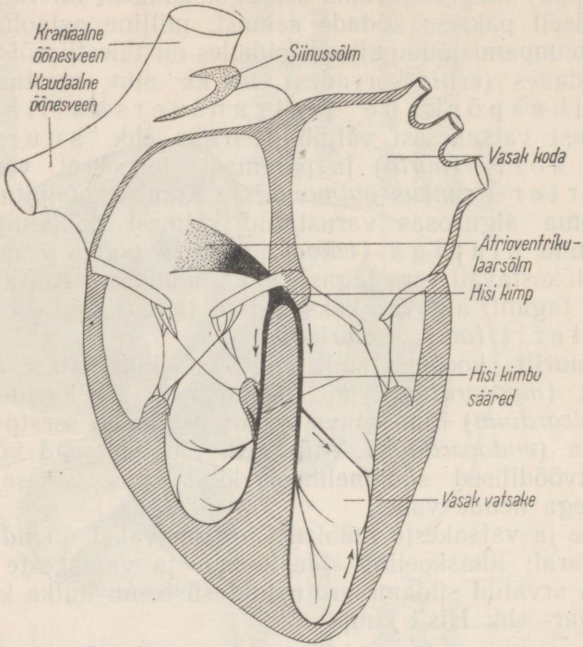
Struktuurilt koosneb süda tugevast lihaskestast ehk müokardist (*myocardium*), mis väljastpoolt on kaetud epikardiks (*epicardium*) nimetatava serooskestaga ja seestpoolt endokardiga (*endocardium*). Müokardi moodustavad võrkjalt seostunud ristvöödilised südamelihase kiud koos vähese sidekoe ja veresoontega nende vahel.

Kodade ja vatsakeste müokard on omavahel ühendatud üksnes sidekoe varal; lihaskoeline side kodade ja vatsakeste vahel puudub, välja arvatud südame erutusjuhtesüsteemi hulka kuuluv atrioventrikulaar- ehk His'i kimp.

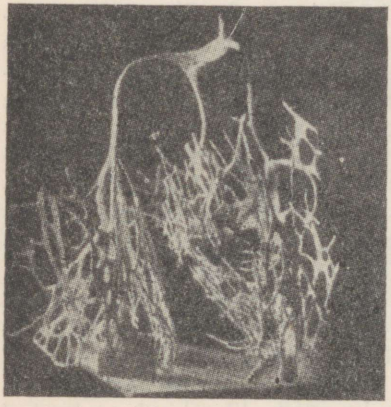
Südame erutusjuhtesüsteem

Tavaliste südamelihase kiudude kõrval esinevad südames erilaadsed lihaskiud, mis on kohanenud erutuslaine edasijuhtimiseks südamekodadest südame tipu suunas ja mis on omavahel koondunud südame erutusjuhtesüsteemi moodustavateks sõlmjateks või paeljateks (kimpjateks) moodustisteks. Erutusjuhtesüsteemis eristatakse kraniaalse õõnesveeni suubumise koha naabruses südamekoja epikardi all asetsevat, ülejäänud süsteemi osadest eraldi seisvat siinussõlme, kodade vaheseinas asetsevat atrioventrikulaarsõlme ja viimasest algavat atrioventrikulaar- ehk His'i kimpu (joonised 164 ja 165). His'i kimp on kodade ja vatsakeste vahel ainsaks lihaskoeliseks ühendusteeks ehk sidemeks. Vatsakeste vaheseina kohal jaguneb ta kaheks (peenemaks paremaks ja tugevamaks vasakuks) haruks, mis südamevatsakeste endokardi all omakorda edasi hargnevad. Endokardi all paiknevate His'i kimbu harguste lihaskiud on tuntud Purkinje kiududena. Nad on tavalistest südamelihase kiududest 2—3 korda jämedamad, glükogeenirikkamad ja sisaldavad vähem müofibrille. Märgatavalt peenemad on aga erutusjuhtesüsteemi lihaskiud kodades.

Erutuslaine tekib siinussõlmes ja kandub siit edasi otseselt kodadele ja atrioventrikulaarsõlme ning His'i kimbu kaudu ka vatsakestele. Erutusjuhtesüsteemi suhteliselt suur juhtekiirus võimal-



Joonis 164. Südame erutusjuhtesüsteem skeemiliselt. Nooled näitavad erutuse kulgu.



Joonis 165. Vasika südame erutusjuhtesüsteemi mudel. Mudelil puuduvad siinussõlm ja osa vasaku vatsakese põrgastikust.

dab südame lihasseinal kodades ja vatsakestes kontraheeruda võimalikult kõikidel osadel üheaegselt. Vastasel korral, kui erutus leviks tavalistele südamelihase kiududele omase kiirusega, võiks ajal, mil erutuslaine jõuab südame tippu, vatsakeste baasil alata juba kiudude lõtvumine, mis takistaks südamesisese rõhu arendamist ja ühes sellega ka vere korrapärast väljutamist.

Erutusjuhtesüsteem annab südamele erutusimpulsid kontraktsiooniks, mistõttu süda jätkab töötamist ka siis, kui ta seos närvidega on katkestatud või kui süda on organismist hoopis kõrvaldatud.

Üksikasjalisem südame talitluse kohanemine organismi alaliselt muutuvate vajadustega toimub närvisüsteemi vahendusel. Süda omab kahekordset eferentset innervatsiooni, mis teostub parasümpaatilise *uitnärvi* ja *sümpaatilise* (*kiirendaja-*) *närvi* kaudu. Mainitud närvide koosseisus väljuvad südamest (ja suunduvad kesknärvisüsteemi) ka aferentsed (sensiiblid) närvikiud.

Südame kaal ja plastilisus

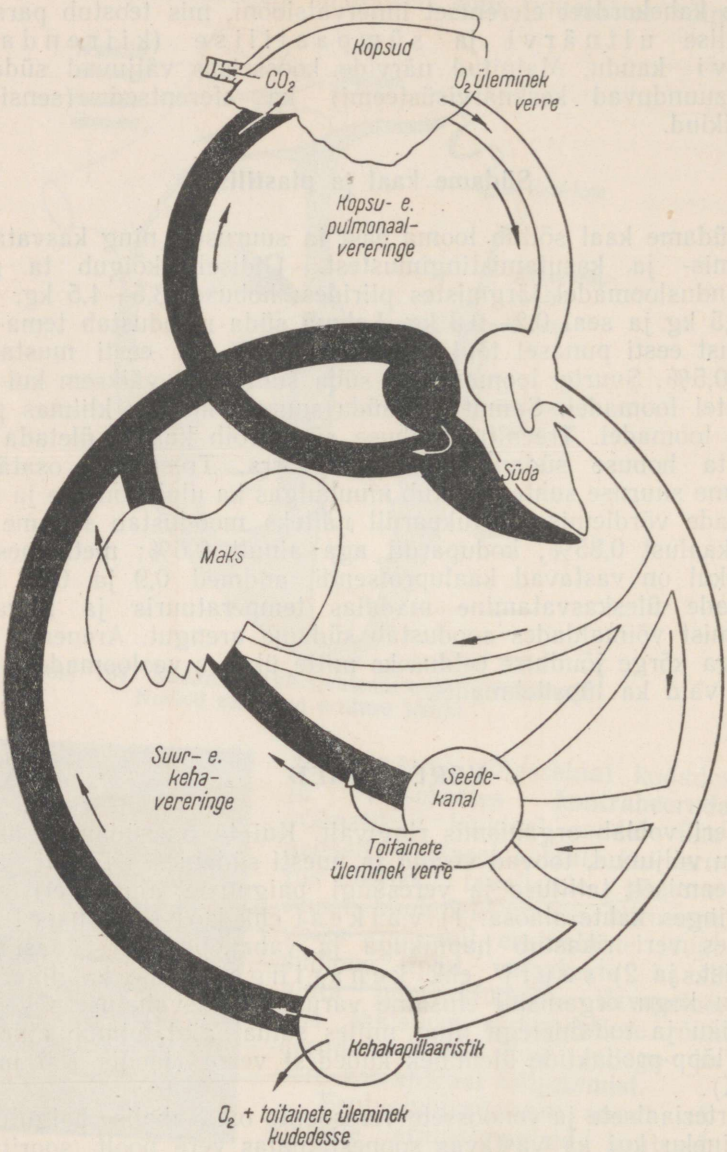
Südame kaal sõltub looma east ja suurusest ning kasvatamis-, pidamis- ja kasutamistingimustest. Üldiselt kõigub ta põllumajandusloomadel järgmistes piirides: hobusel 3,5—4,5 kg, veisel 2—3,5 kg ja seal 0,2—0,3 kg. Lehma süda moodustab tema eluskaalust eesti punasel tõul keskmiselt 0,6% ja eesti mustakirjul tõul 0,5%. Suurtel loomadel on süda suhteliselt väiksem kui väiksematel loomadel. Samuti on süda suurem külmas kliimas peetavatel loomadel. Treenitud hobuse süda võib kaalus ületada treenimata hobuse südant kuni 50% võrra. Treeningu osatähtsus südame suuruse suhtes nähtub muuhulgas ka ulukloomade ja koduloomade võrdlemisel. Ulukpardil näiteks moodustab südame kaal kehakaalust 0,85%, kodupardil aga ainult 0,6%; metsjänesel ja küülikul on vastavad kaaluprotsendi andmed 0,9 ja 0,3. Noorloomade üleskasvatamine madalas temperatuuris ja rikkalikku liikumist võimaldades soodustab südame arengut. Arenenud süda on aga kõrge jõudluse eelduseks mitte üksnes veoloomadel (hobusel), vaid ka lüpsilehmadel.

VERESOONED

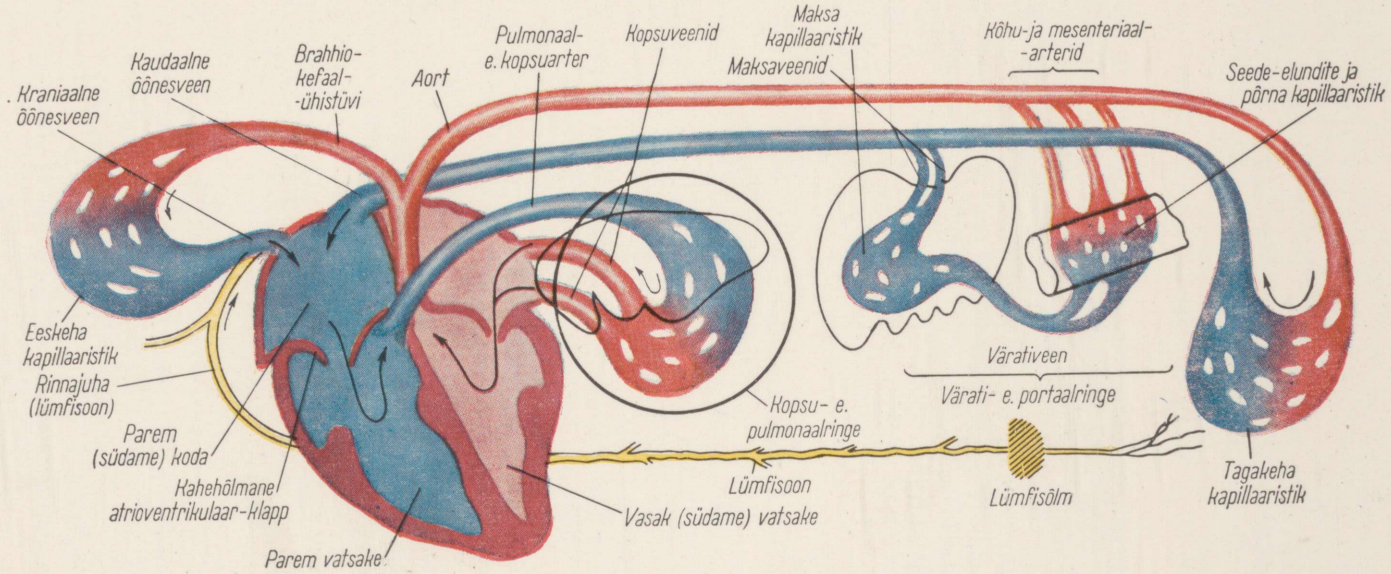
Veri voolab organismis ringivalt. Kui ta on südamest arterite kaudu väljunud, toovad veenid ta uuesti südamesse tagasi.

Peamiselt talitluse ja veresängi paigutuse alusel eristatakse vereringes kahte alaosa: 1) *väikest ehk kopsuringet*, mida läbides veri rikastub hapnikuga ja vabaneb liigsest süsihappegaasist, ja 2) *suurt ehk keharinget*, mille kapillaaristiku kaudu kogu organismi elusaine varustub ainevahetuseks vajaliku hapniku ja toitainetega ning milles samal ajal toimub ainevahetuse lõpp-produktide üleminek kudedest verre (joonis 166 ja tahvel X).

Arteriaalsete ja venoossete veresoonte omavahelise paigutuse ja ülemineku kui ka vastavas soonestikualas vere poolt sooritatava ülesande alusel eristatakse *kehariнges* omakorda mitut alaringet, milledest olulisemad on seedeorganitest algav ja maksas lõppev *värati-* ehk *portaalringe* ja neerudesisene *neeruringe*. Esimeses neist rikastub veri toitainetega, teises aga vabaneb lämmastikku sisaldavatest laguproduktidest, veest ja sooladest.



Joonis 166. Väikese ja suure vereringe skeem. (Natišvili järgi veidi muudetult.)



Vereringe skeem. (Orig.)

Seega varustub veri ainevahetuseks ja kasvuks vajalike ainetega (hapniku ja orgaaniliste ning anorgaaniliste toitainetega) kahel teekonnal — kopsu- ja väratiringes — ning samade ainete poolest vaesub ta suures ringes. Organismist kõrvaldamisele kuuluvad ainevahetuse lõpp-produktid seevastu kogunevad verre peamiselt suure ringe teekonnal, kusjuures nad organismist lahkumise paikadena kasutavad mitmesuguseid organeid, milledest osa (kopsud) asetsevad väikese ringe, teised aga (neerud, nahk jt.) suure ringe piirkonnas.

Kopsu- ehk pulmonaalringesse voolab veri südamest läbi kopsuarteri ja tuleb kopsudest tagasi kopsuveenide kaudu. Suur ringe algab südamest aordiga ja lõpeb kraniaalsete ning kaudaalsete õõnesveenide näol. Värati- ehk portaalringet varustab aordist algav kõhuarter koos kraniaalse ja kaudaalse mesenteriaalarteriga ning seedekanalist läbikäinud veri koguneb maksa viivasse ainsasse väravveeni; maksas teistkordselt kapillaaristikku läbides suundub väratiringe veri maksaveenide kaudu uuesti üldisse keharingesse (kaudaalsesse õõnesveeni). Mainitud ringete teid moodustavaid veresooni iseloomustame allpool üksikasjalisemalt.

Kopsuringe veresooned

Kopsuringesse väljub venoosne veri südame paremast vatsakesest kopsu- ehk pulmonaalarteri kaudu. Tõustes aordikaarest vasakul paiknedes taha-üles, jaguneb kopsuarter peatselt kaheks haruks, milledest üks tungib paremasse ja teine vasakusse kopsutiiba. Kopsude sees kulgevad kopsuarteri harud paralleelselt bronhidega, jõudes lõpuks kopsusagarikesse ja minnes siin üle alveoolide seina ümbritsevaks kapillaaristikuks. Kapillaarides voolavat verd eraldab alveoolidesisesest (alveolaar-) õhust üksnes 1—2 mikroni paksune koekiht koos veelgi õhema vedelikukihiga. Sellist õhukest vaheseina läbib hapnik alveolaarõhust vere suunas ja süsihappegaas vastassuunas (joonis 144). Kopsudesisest gaaside vahetust tõhustab muuhulgas verekapillaaride väga ulatuslik kontaktipind alveooli seinaga, mis näiteks hobuse kopsudes võrdub umbes 500 m²-ga.

Kopsualveoolide seintes (hapnikuga rikastunud) veri kandub kopsudest tagasi südame vasakusse kotta 5—8 kopsuveeni kaudu. Siit suundub ta vasaku vatsakese ja aordi kaudu suurde ringesse.

Kopsuarter seostub aordikaarega elastse arteritevahelise ehk arterioossideme varal; tähendatud moodustise kohal asetseb looteeas kopsuarterit aordiga ühendav veresoon — arterioosjuha, mille kaudu paremast vatsakesest väljuv veri kopse läbimata aorti voolab. Arterioosjuha sulgub (oblitereerub) sünni ajal ja paralleelselt sellega kujuneb välja kopsuringe. Loote-

eas ei ole vere arterialiseerumise paigaks mitte kopsud, vaid lootekestad (platsenta).

Kopsuringe kõrval varustab kopse verega osaliselt ka keharingesüsteem — aordist väljuv bronhiaalarter. Et bronhiaalarter toidab vaid bronhiaalpuu seina ja kopsudesisest interstitsiaalkude (tema veri vaesub siin hapniku ja toitainete poolest), siis nimetatakse bronhiaalarterit tavaliselt kopsude nutritiivseks ehk toitearteriks vastandina kopsuarterile, mis on kopsude suhtes funktsionaalne (kopsude respiratoorse talitlusega otseselt seotud) arter.

Et kopsuringe teekond on suhteliselt lühike ja avar, siis ei nõua temast vere läbipumpamine südame paremalt vatsakeselt sellist jõudu nagu vere ringimine suures ringes südame vasakult vatsakeselt. See asjaolu kajastub mitte üksnes südamevatsakeste seina erinevas paksuses, vaid tingib ka seda, et kopsuarteri sein on aordi seinast märgatavalt õhem. On ju kopsuarteris voolava vere rõhk üle kahe korra väiksem aordi rõhust.

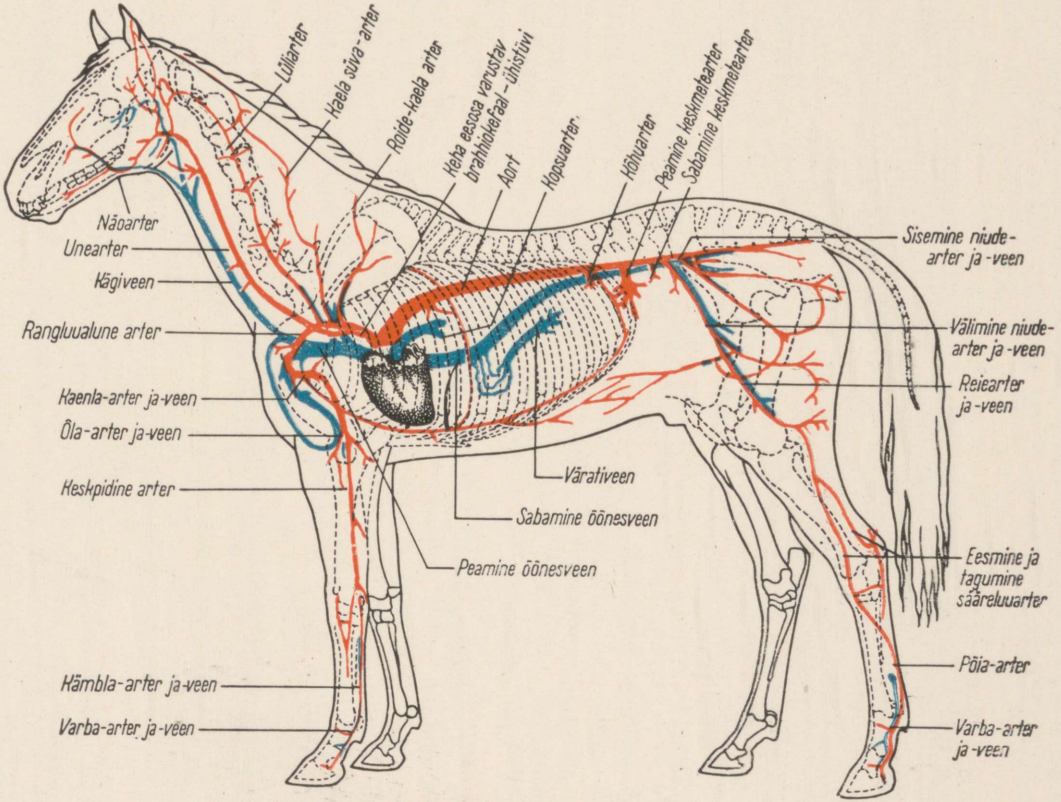
Keharinge veresooned

Suure ringe sooritab veri aordi kaudu südame vasakust vatsakesest väljudes ja õõnesveenide kaudu südame paremasse kotta tagasi voolates.

Aort (keha suurim arter) algab käävja laiendi — aordisibula kujul vasaku südamevatsakese baasilt, asetsedes ülesette suundunud algusosaga kopsuarterist paremal, südamekodade vahel. Edasi kulgeb ta aordikaarena taha-üles, jõudes seljatoese alla hobusel 6. rinnalüli kohal. Seljatoese all (sellest veidi vasakul) kulgevat aorti nimetatakse rinnaõõnes rinna- ja kõhuõõnes kõhuaordiks.

Esimestena lahkuvad aordist (vahetult poolkuuklappide tagant) kaks südant toitvat pärg- ehk koronaararterit (parem ja vasak). Koronaarringe lõpeb (suure, keskmise ja väikeste) südameveenide näol, mis kõik suubuvad südame paremasse kotta. Pärgarterid ja südameveenid paiknevad südame välispinnal, nende harud aga on südamelihasesse sulundunud (joonis 161).

Järgmisena väljub aordist rindkere eesosa, kaela, pead ja eesjäsemeid toitev lühike arter — brahhiokefaal-ühistüvi (sea puhul väljuvad tähendatud soone asemel kaks arterit — vasak rangluualune arter ja brahhiokefaalarter). Tugeva arterina kulgeb brahhiokefaal- (rinna-pea) ühistüvi kõri all ettepoole, jagunedes veel rinnaõõnes kaheks haruks — parempoolseks tugevamaks brahhiokefaalarteriks ja vasakuks subklaavia- ehk rangluualuseks arteriks. Välja arvatud brahhiokefaalarterist eralduv karotiid- (une-) arterite ühistüvi, väljuvad nii brahhiokefaal- kui ka rangluualusest arterist võrdsed ja ühenimelised, üksnes vastaskülgedele suunduvad arterid (roide-



Hobuse suuremad veresooned.

TAHVEL XI.

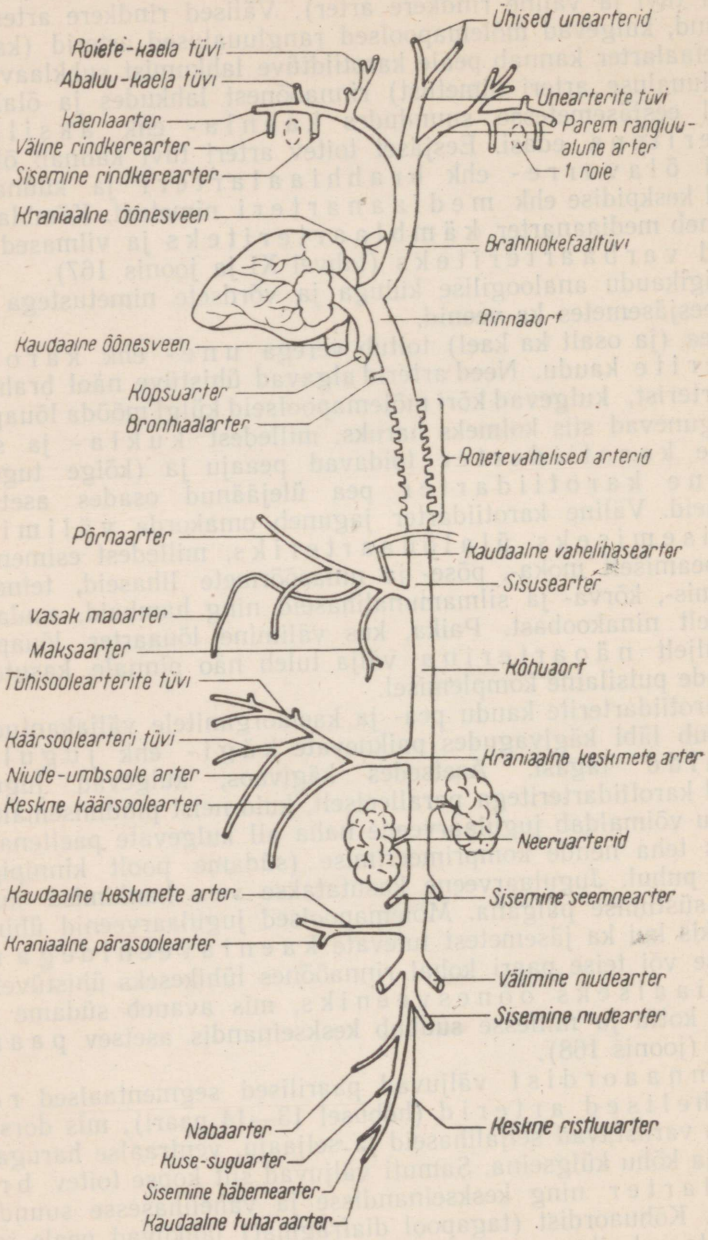
kaela arter, kaela süva arter, lüliarter, sisemine rindkere arter, õlakaela tüvi ja väline rindkere arter). Välised rindkere arterid ära andnud, kulgevad mõlemapoolsed rangluualused arterid (ka brahhiokefaalarter kannab peale karotiidtüve lahkumist subklaavia- ehk rangluualuse arteri nimetust) rinnaõõnest lahkudes ja õlaliigeste kohal eesjäsemetesse suundudes kaenla- ehk aksillaararteritena edasi. Eesjäset toitev arteri tüvi kannab õlavarre kohal õlavarre- ehk brahhiaalarteri ja küünarvarre kohal keskpidise ehk mediaanarteri nimetust. Kämbla kohal hargneb mediaanarter kämblaarteriteks ja viimased hargnevad varbaarteriteks (tahvel XI ja joonis 167).

Ligikaudu analoogilise kuluga ja võrdsete nimetustega esinevad eesjäsemetes ka veenid.

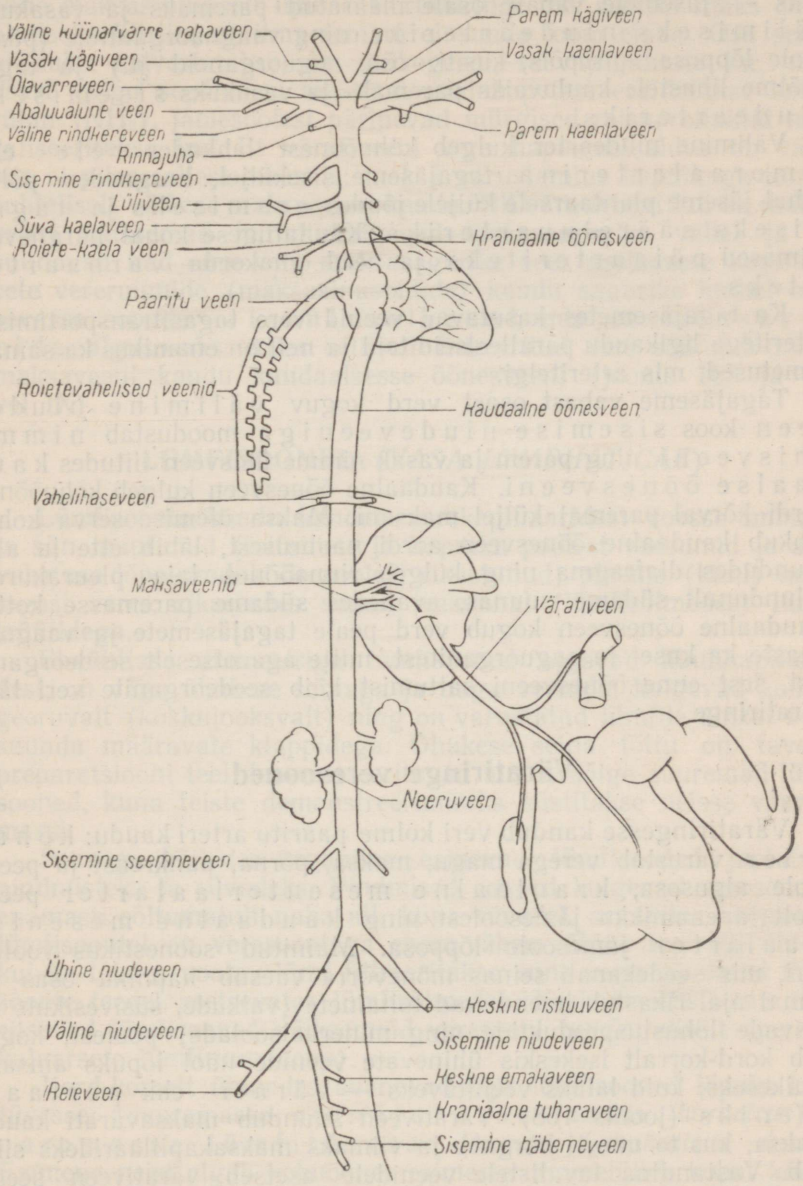
Pea (ja osalt ka kael) toitub verega une- ehk karotiidarterite kaudu. Need arterid algavad ühistüve näol brahhiokefaalarterist, kulgevad kõri mõlemapoolseid külgi mööda lõuapärani ja jagunevad siis kolmeks haruks, milledest kukla- ja sisemine karotiidarter toidavad peaaju ja (kõige tugevam) väline karotiidarter pea ülejäänud osades asetsevaid organeid. Väline karotiidarter jaguneb omakorda välimiseks ja sisemiseks ülalõuaarteriks, milledest esimene toidab peamiselt moka-, põse- ja ninasõõrmete lihaseid, teine aga mälumis-, kõrva- ja silmamunalihaseid ning hambaid, suulage ja osaliselt ninakoobast. Paika, kus välimine lõuaarter lõuapärade siseküljelt näoarterina välja tuleb näo pinnale, kasutatakse loomade pulsilaine komplemisel.

Karotiidarterite kaudu pea- ja kaelaorganitele väljakantud veri suundub läbi kägivagudes paiknevate kägi- ehk jugulaarveenide tagasi. Asetsedes kägivaos, kulgevad jugulaarveenid karotiidarteritega paralleelselt, kuid neist pindmisemalt. See asjaolu võimaldab jugulaarveene naha all kulgevate paeltena nähtavaks teha nende komprimeerimise (südame poolt kinnipigistamise) puhul. Jugulaarveene kasutatakse vere hankimise kui ka verre süstimise paigana. Mõlemapoolsed jugulaarveenid ühinevad isekeskis kui ka jäsemetest tulevate kaenlaveenidega roiete esimese või teise paari kohal rinnaõõnes lühikeseks ühistüveks — kraniaalseks õõnesveeniks, mis avaneb südame paremasse kotta ja millesse suubub kekskseinandis asetsev paaritu veen (joonis 168).

Rinnaaordist väljuvad paarilised segmentaalsed roietevahelised arterid (hobusel 13—14 paari), mis dorsaalse haruga varustavad seljalihaseid ja seljaaju, ventraalse haruga aga rinna ja kõhu külgseina. Samuti väljuvad siit kopse toitev bronhiaalarter ning kekskseinandisse ja vahelihasesse suunduvad arterid. Kõhuaordist (tagapool diafragmat) lahkuvad peale roietevaheliste arteritega analoogiliste 5—6 paari nimmearterite seedeorganitesse suunduvad arterid kõhuarteri ning kraniaalse ja kaudaalse mesenteriaalarteri näol ning



Joonis 167. Veise tüvearterid ja nende peamised harud. (P. S a k s a järgi.)



Joonis 168. Veise tüveveenid ja nende peamised harud. (P. S a k s a järgi.)

kuse- ja suguorganeid toitvad neeruarterid ja sisemised seemnearterid.

Viimaste nimmelülide kohal jaguneb kõhuaort oma lõppharudeks — jäsemete vabale osale määratud paremaks ja vasakuks välimiseks niudearteriks ning vaagnaorganitele (pärasoole lõpposa, kusepõis, kusiti, osa suguorganeid jt.) ja tagavöötme lihastele kuuluvaiks paremaks ja vasakuks sisemiseks niudearteriks.

Välimine niudearter kulgeb kõhuõõnest lahkudes reie- ehk femoraalarterina tagajäseme siseküljel, hargnedes põlve kohal jäseme plantaarsele küljele jõudes eesmiseks ja tagumiseks sääreluuarteriks. Kannaliigese kohal hargnevad viimased pöiaarteriteks ja need omakorda varbaarteriteks.

Ka tagajäsemetes kasutavad veenid vere tagasitransportimisel arteritega ligikaudu paralleelseid teid ja neil on enamikus ka samad nimetused, mis arteritelgi.

Tagajäseme vabast osast verd koguv välimine niudeveen koos sisemise niudeveeniga moodustab nimme ühisveeni ning parem ja vasak nimme ühisveen liitudes kaudaalse õõnesveeni. Kaudaalne õõnesveen kulgeb kõhuõõnes aordi kõrval paremal küljel maksani. Maksa ülemise serva kohal lahkub kaudaalne õõnesveen aordi naabrusest, läbib ette ja alla suundudes diafragma ning kulgeb rinnaõõnes laia pleurakurdu sulundunult südame suunas, avanedes südame paremasse kotta. Kaudaalne õõnesveen kogub verd peale tagajäsemete ja vaagnalihaste ka kuse- ja suguorganitest, mitte aga otseselt seedeorganitest, sest enne õõnesveeni sattumist käib seedeorganite veri läbi väratiringe.

Väratiringe veresooned

Väratiringesse kandub veri kolme paaritu arteri kaudu: kõhuarter varustab verega magu, maksa, põrna, pankreast ja peensoole algusosa, kraniaalne mesenteriaalarter peensoolt ja enamikku jämesoolest ning kaudaalne mesenteriaalarter jämesoole lõpposa. Mainitud soonestikus voolav veri, mis seedekanali seinas mõnevõrra vaesub hapniku osas ja samal ajal rikastub imendunud toitainete (valkude, süsivesikute ja rasvade lõhustusproduktide ning mineraalsoolade) poolest, koguneb kord-korralt isekeskis ühinevate veenide näol lõpuks ainsaks lühikeseks, kuid laiaks veenitüveks — värati- ehk portaalveeniks (joonis 168). Värativeen suundub maksavärati kaudu maksa, kus ta uuesti hargneb ja viimaks maksakapillaarideks siirdub. Vastandina tavalistele veenidele asetseb värativeen seega kahekordse kapillaaristiku vahel ning samas on tal korrespondeerivatest (väratiringesse verd toovatest) arteritest (kõhuarter ja mesenteriaalarterid) erinev kulg vastandina sellele, nagu see on

tavaks teiste organite arteritele ja veenidele. Vastandina kopsuringet läbinud verele ei segune soolestikust pärinev portaalveeni veri otseselt keharinge verega, vaid töötatakse (muudetakse koostiselt) enne maksas oluliselt ümber. Portaalringe teel asetsev maks on nii oluliseks filtriks, et ilma temata ei suuda loom elada. Osa seedeprodukte salvestatakse siin glükogeeni, rasvatilgakeste jm. näol, osast valgu seedimisel tekkinud amiinhapetest eraldatakse amiinrühm (NH_2), jämesoolest pärinevad mürgised roisuproduktid neutraliseeritakse jne. Et värativeeni vere hapnikusisaldus on väike, siis ei piisa sellest maksale; maksa varustamine hapnikuga toimub suhteliselt väikese maksaarteri kaudu. Nii värativeeni kui ka maksaarteri väiksemad harud kulgevad maksasagarike vahel ja siit suunavad nad oma vere maksasagarike sees asetsevate kapillaarsete vereruumide (maksasinusoidide) kaudu sagarike keskel asetsevasse soonde — tsentraalveeni, mis on maksaveenide algusosaks. Alles selliselt filtreeritud veri suundub mitme maksaveeni kaudu kaudaalsesse õõnesveeni (joonis 168 ja tahvel IX).

LÜMFISOONED (*VASA LYMPHATICAE*)

Lümfisoonte kaudu kandub verekapillaaridest koesse imbunud ja siin muutunud (toitainete ja hapniku poolest vaesunud ja ainevahetuse lõpp-produktide poolest rikastunud) plasma (lümf) uuesti tagasi verre, rikastudes samal teekonnal (lümfisõlmedes) lümfotsüütidega.

Ebaühtlase diameetriga lümfisooned algavad lümfikapillaaridest, on väga õhukese seinaga ja nagu veenidki kulgevad konvergeeruvalt (kokkujooksvalt) ning on varustatud lümfile ainsat voolu suunda määravate klappidega. Õhukese seina tõttu on tavalise preparatsiooni teel demonstreeritavad ainult kõige suuremad lümfisooned, kuna teiste demonstreerimiseks süstitakse neisse värvilist massi.

Peaaegu kõikides organites esinevad lümfisooned jaotatakse pindmisteks ja süvadeks. Pindmised sooned kulgevad veresoontest enamasti sõltumatult naha all, kuna süvadel, organites asetsevatel lümfisoontel on veresoontega enam-vähem ühine tee. Nii ühtedes kui ka teistes voolav lümf filtreeritakse enne verre jõudmist lümfisoonte teedel asetsevates lümfisõlmedes. Kesknärvisüsteemis ümbritsevad lümfisooned väiksemaid veresooni tupekujuliselt (perivaskulaarsete lümfiruumidena).

Kord-korralt ühinedes avanevad kõik lümfisooned lõpuks kahte tüvesse: suuremasse rinnajuhasse (*ductus thoracicus*) ja paremasse lümfitüvesse (*truncus lymphaticus dexter*). Esimene neist algab kõhuõõnes esimeste nimmelülide kohal kõikide tagakehast tulevate lümfisoonte ühinemisel tekkinud, aordist paremal paikneva kotikujulise laiendiga — lümfitsisterniga (*cysterna chyli*). Aordilahi kaudu rinnaõõnde jõudes jaguneb ta kaheks

haruks, mis peatselt uuesti ühinevad. Südame kohal lahkub rinnajuha selgroost, suundudes vasakule ja alla ning avanedes kraniaalsesse õõnesveeni või kägiveenide tüvesse. Teine, üsna lühike peatüvi — parem lümfitüvi — algab rinnaõõne sissekäigu kohal asetsevate lümfisõlmede eferentsete soonte ühinemisel ja suubub kraniaalsesse õõnesveeni rinnajuhale vastaskülgselt.

Veisel voolab ööpäeva kestel rinnajuha kaudu ligi 100 liitrit lümfi.

SÜDAME TALITLUS

Südame tsükkel

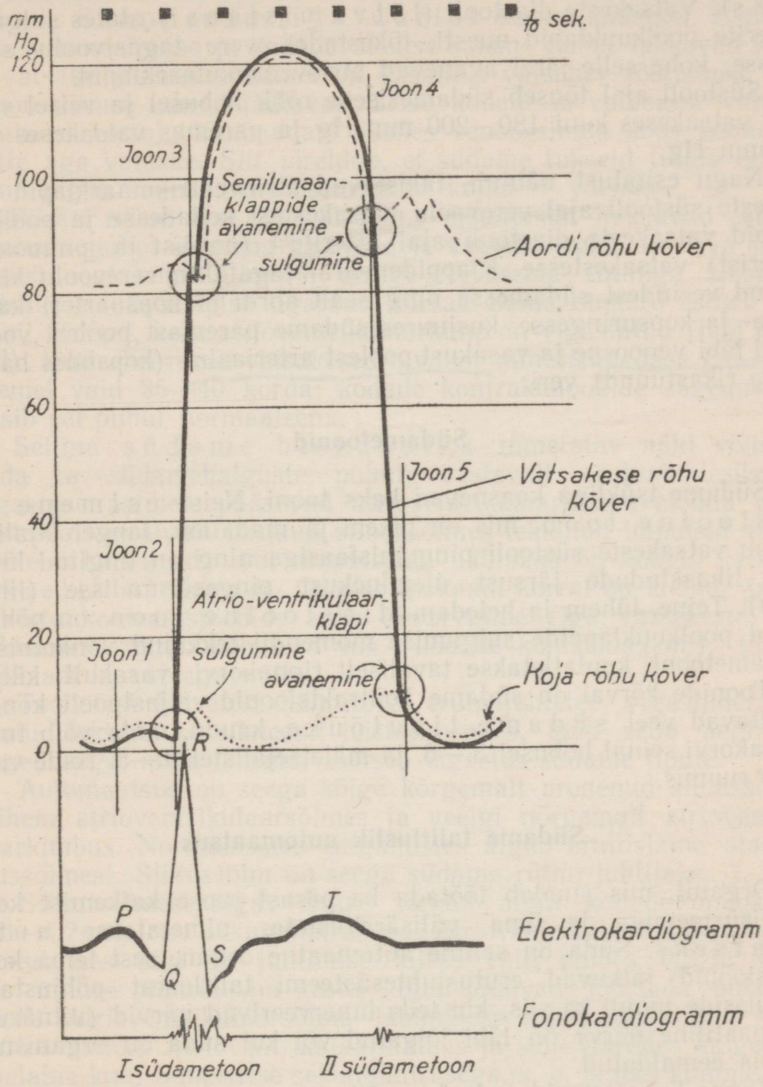
Südame igakordse kontraktsiooni puhul tõukub veri aorti ning kopsuarterisse ja lõtvudes täitub süda uuesti veenide kaudu siia kanduva verega. Ühekordset südame kontraktsiooni ja lõtvumist haaravat (hobusel keskmiselt 0,7 sek. kestvat) perioodi nimetatakse *südame tsükliks*.

Südame või ta alaosade (kodade ja vatsakeste) kontraktsiooni nimetatakse *süstooliks* ja lõtvumist *diastooliks*. Iga südametalitluse tsükkel algab kodade süstooliga, mis kestab hobusel 0,1 sek. Kodade süstooli lõppedes või selle üle minnes kodade diastooliks algab parema ja vasaku vatsakese üheaegne süstool, mis kestab hobusel 0,25 sek. Viimasele järgneb 0,35 sek. kestev kogu südame lõtvumine ehk diastool (puhkeaeg), mille möödumise järel tsükkel uuesti kordub. Kogu tsüklit moodustab diastool mittetöötaval loomal keskmiselt 60—65%, millest südamele piisab. Pikaajalist puhkust süda ei vaja, erinedes selles mõttes skeleti lihastest.

Kodade täitumine toimub pidevalt kogu kodade diastooli ajal, sest siinne rõhk on väiksem kui südamelähistes suurtes veenides. Abistavalt toimib seejuures rinnaõõnesisene ehk intratorakaalne negatiivne rõhk. Kodade süstool algab õõnesveenide suudmeist, mis sel puhul ahenevad; vere juurdevool veenidest ja tagasivool veenidesse on samal ajal tõkestatud. Kodade süstooli ajal tõukub kodade veri (millest osa juba varem on vatsakestesse valgunud) siin kasvanud rõhu (10—30 mm Hg) tõttu lõplikult vatsakestesse.

Vatsakeste kontraktsiooni algul sulguvad vatsakestesisese rõhu tõustes puriklapid (kolme- ja kahehõlmaline), tõkestades vere tagasivoolu kodadesse. Klapihõlmade tagasipöördumist kodade suunas takistavad südame seinalt algavad ja klapi servadele kinnituvad kõõlusniidid.

Puriklappide sulgudes kaotab veri vatsakestes ajutiselt väljapääsutee, sest arterites valitseva kõrge rõhu tõttu on esialgu suletud ka aordi ja kopsuarteri klapp (joonis 169). Sellise olukorra tagajärjel ei kaasne südamevatsakeste kontraktsiooniga algul lihaskiudude lühenemine, vaid üksnes nende pinge kasv (*pingumis-* ehk *isomeetrilise kontraktsiooni faas*). Alles siis, kui südamesisene rõhk kasvades ületab poolkuuklappe sulgevat



Joonis 169. Südamesisese rõhu ja aordi rõhu muutumine südametsükli kestel.

arteriaalset rõhku, avanevad aordi- ja kopsuarteriklapid ning veri tõugatakse lihaskoe isotoonilise (kiudude lühenemisega kaasneva) kontraktsiooni abil vatsakestest arteritesse, mis kestab süstooli lõpuni (*tühjumis- ehk isotoonilise kontraktsiooni faas*). Vatsakeste diastooli (*lõtvumisfaasi*) alates sulguvad arterite poolkuuklapid uuesti, tõkestades vere tagasivoolu südamesse; kohe selle järel avanevad atrioventrikulaarklapid.

Süstooli ajal tõuseb südamesisene rõhk hobusel ja veisel vasakus vatsakeses kuni 180—200 mm Hg ja paremas vatsakeses kuni 70 mm Hg.

Nagu esitatust nähtub, takistavad atrioventrikulaarklapid vatsakeste süstooli ajal verevoolu vatsakestest kodadesse ja poolkuuklapid vatsakeste diastooli ajal arteritest (aordist ja pulmonaalarterist) vatsakestesse. Klappide varal tagatakse verevoolu kindel suund veenidest südamesse ning sealt aordi ja kopsuarteri kaudu keha- ja kopsuringesse, kusjuures südame paremast poolest voolab alati läbi venoosne ja vasakust poolest arteriaalne (kopsudes hapnikuga rikastunud) veri.

Südametoonid

Südame tsükliga kaasnevad kaks tooni. Neist *esimene* ehk *süstoolne toon*, mis on pikem ja madalam, langeb ajaliselt kokku vatsakeste süstooli pingumisfaasiga ning on tingitud lõtvunud lihaskiudude järsust üleminekust pingeseisundisse (lihase toon). Teine, lühem ja heledam *diastoolne toon* on põhjustatud poolkuuklappide sulgumise momendil tekkinud võnkumisest. Südametoone kuulatletakse tavaliselt rinnakorvi vasakult küljelt.

Toonide kõrval on südame kontraktsioonid väljastpoolt konstateeritavad veel *südame tiputõuke* kaudu, mida võib tunda rinnakorvi seinal hobusel 3.—6. ja mäletsejalistel 3.—5. roide vahelises ruumis.

Südame talitluslik automaatsus

Organit, mis suudab töötada ka pärast seose katkemist kesknärvisüsteemiga ja ilma välisärritusteta, nimetatakse *automaatseks*. Süda on selline automaatne organ, sest tema kontraktsioonid jätkuvad erutusjuhtesüsteemi talitlusest põhjustatud impulsside mõjul ka siis, kui teda innerveerivad närvid (uitnärv ja sümpaatiline närv) on läbi lõigatud või kui süda on organismist hoopis eemaldatud.

Konna kehast eraldatud süda võib (tema ärakuivamist vältides) kontraheeruda päevi ja ka imetaja süda on võimeline tukseid jätkama tunde pärast kehast eemaldamist või peale tema kandja surma, kui südamest lasta läbi voolata kehatemperatuurile vastavat füsioloogilist lahust või defibrineeritud (fibriinist vabastatud) verd.

Sellise automaatsuse kandjaks on ülal iseloomustatud s ü d a m e e r u t u s j u h t e s ü s t e e m, mis muutunud lihaskiudude kõrval sisaldab ka närvirakke ja närvikiude.

Milline osa erutusjuhtesüsteemist on erutuslaine algatajaks, selgub nn. S t a n n i u s e l i g a t u u r i s t konna südamel. Esimese, s. o. venoossiinuse ja kodadevahelise sideme puhul lakkavad kojad ja vatsake (konna südamel on üksainus vatsake) töötamast, kuid venoossiinuse tuksed jätkuvad. Teise, kodade ja vatsakese vahelise ligatuuri korral töötab edasi üksnes venoossiinus koos kodadega, mitte aga vatsake. Siit järeldub, et südame tukseid tingiv erutuslaine liigub suunas: venoossiinus → kojad → vatsake.

Pärast mõne aja (30—40 min.) möödumist hakkavad esimese ligatuuri puhul tuksuma ka kojad ja vatsake, kuid iseseisva ja siinusest aeglasema rütmiga. Veelgi aeglasema rütmiga elustuvad vatsakese tuksed teise ligatuuri korral. Sama olukord esineb imetajail. Koeral, kelle atrioventrikulaarkimp on vigastatud (läbi lõigatud), kontraheeruvad vatsakesed tavalise minutisageduse (90—100) asemel vaid 25—40 korda; kodade kontraktsioonide sagedus aga püsib sel puhul normaalsena.

Selline s ü d a m e b l o k a a d i k s nimetatav näht võib esineda ka südamehaiguste puhul; vastavalt erutusjuhtesüsteemi vigastuse astmele pääsevad atrioventrikulaarkimpu mööda vatsakestesse kas ainult üksikud siinussõlmes tekkinud impulsid (o s a l i n e b l o k a a d) või impulsside läbipääs on hoopis katkenud (t ä i e l i k b l o k a a d). Osalise blokaadi korral on kodade ja vatsakeste kontraktsioonide suhe täisarvuline (iga vatsakeste kontraktsiooni kohta tuleb 2, 3 või 4 kodade kontraktsiooni), täieliku blokaadi korral aga mitte.

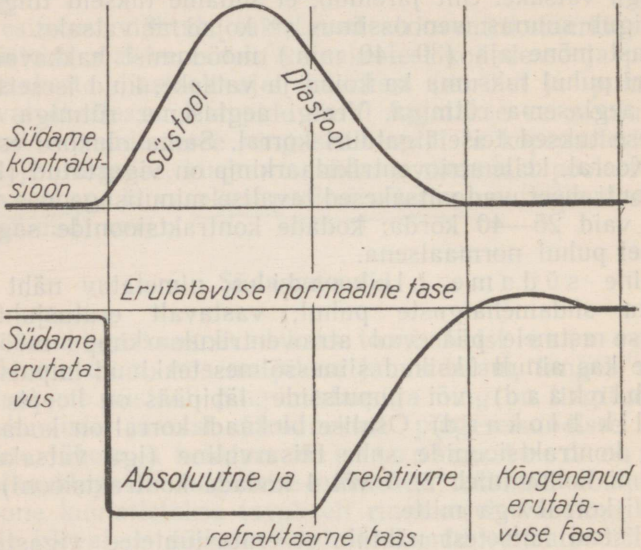
Taolistest katsetest nähtub, et erutusjuhtetee vigastudes võib erutus tekkida ka süsteemi teistes osades, kuid seda aeglasema sagedusega, mida lähemal asetseb vigastus südame tipule.

Automaatsus on seega kõige kõrgemalt arenenud siinussõlmes, vähem atrioventrikulaarsõlmes ja veelgi nõrgemalt atrioventrikulaarkimbus. Normaalsetes tingimustes algab erutuslaine alati siinussõlmest. Siinussõlm on seega südame rütmi juhtijaks.

Siinussõlmest algav erutus kandub algul kodade müokardile 0,6—1,2-meetrise sekundikiirusega. Atrioventrikulaarsõlmes ta aeglustub, sest siin on juhtimise kiirus vaid umbes 0,2 m sekundis, millise pidurdusaja kestel kojad jõuavad lõpetada oma süstooli. Atrioventrikulaarsõlme läbimiseks vajab erutuslaine 0,04—0,06 sekundit. Atrioventrikulaarkimbus ja selle harudes kulgeb erutuslaine kuni 5-meetrise sekundikiirusega, s. o. umbes kümme korda kiiremini kui südamevatsakeste lihaskoes (0,5 m/sek.). See asjaolu võimaldab vatsakeste kõikide osade üheaegset kontraktsiooni ja seega südamesisese rõhu tõusu. Vastasel korral valguks veri süstooli ajal ainult vatsakeste ühest osast teise.

Südame tetaniseerimatus; refraktaarne faas ja ekstrasüstool

Nagu kõik teisedki organid, kaotab ka süda pärast ärritust mõneks ajaks erutatavuse. Sellist erutamatusseisundit nimetatakse organi, koe või raku refraktaarsusperioodiks. Eristatakse absoluutset ja relatiivset refraktaarsust. Absoluutse refraktaarsuse faasis ei vasta organ ühelegi ärritusele, vaatamata selle suurusele. Relatiivse refraktaarsuse faasis ilmub erutatavus uuesti, kuid see pole kord-korralt kasvades veel jõudnud

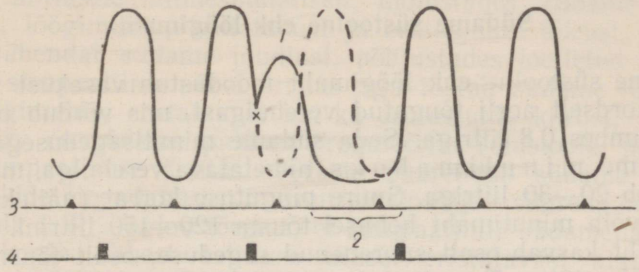


Joonis 170. Südame erutatavuse taseme ajaline suhe südame kontraktsioonifaasiga.

normaalsele tasemele; selles faasis reageerib süda või mõni teine organ vaid normaalsest tugevamale ärritusele. Pärast refraktaarsusperioodile järgnevat lühiajalist erutatavuse tõusu taastub normaalne erutatavuse tase uuesti.

Südame refraktaarsuse suhet tema kontraktsiooni faasidega näitab joonis 170. Vastavalt sellele püsib süda absoluutselt refraktaarsena süstooli ajal. Süstooli lõpul ilmub südame lihaskoe erutatavus kord-korralt kasvades uuesti, mille tõttu mainitud faasis südant tabav tugev ärritus võib põhjustada uut kontraktsiooni. Sellist normaalsest rütmist väljaspool ilmuvat südame kokkutõmmet nimetatakse ekstrasüstooliks. Ajaliselt asetseb see eelnenud tsüklile lähemal kui järgnevale, ja et ekstrasüstooli ajal süda muutub uuesti refraktaarseks, siis langeb järgmine normaalne süstool välja: südame erutusjuhtesüsteemis (siinussõlmes) tekkiv regulaarne impulsilaine tabab siin südame lihaskude selle (väljas-

pool tavalist järjekorda tekkinud) erutamatuse momendil. Selle tagajärjel tekkiv pikem puhkeaeg (diastool) on tuntud *kompensatoorse pausina*. Viimane kestab seni, kuni erutusjuhtesüsteemis tekib uus normaalne impulss (joonis 171).



Joonis 171. Südame kunstliku ärrituse tagajärg: *1* — ekstrasüstool; *2* — kompensatoorne paus; *3* — siinussõlmest väljuvate impulsside rütm; *4* — kunstliku ärrituse momendid.

Südame refraktaarsuse pikaajaline (kümnendikud sekundist) kestus on väga oluline tema tsükliliste kontraktsioonide seisukohalt, vältides südame lihaskoe pikemaajalist ehk tetaanilist kontraktsiooni. Vastandina sile- ja vöötlihaskoele pole südamelihas tetaniseeritav (püsivalt kontraheeruvasse seisundisse asetatav): tema kokkutõmbed esinevad alati üksikkontraktsioonidena. Bioloogiliselt on see väga oluline südame talitluse omapära, sest püsivama kontraktsiooni puhul peatuks verevool soonestikus ning katkeks organite varustamine hapniku ja toitainetega. Skeleti lihaskoes, milles refraktaarne faas kestab vaid mõne tuhandiku sekundist, toimuvad normaalselt liigutused alati tetaanilistena, mitmest üksikkontraktsioonilainest liitunuina.

Südame minutisagedus

Südame minutisageduseks nimetatakse tema kontraktsioonide ehk tsüklite arvu ühes minutis. See sõltub eelkõige looma liigist, olles suurtel loomadel harvem kui väikestel; sama kehtib ühe ja sama liigi erineva suurusega esindajate kohta. Öeldut tõendagu järgmised südame minutisagedust näitavad andmed:

Elevant	25— 28
Hobune	28— 42
Veis, lammas ja siga	60— 80
Koer (väike)	100—130
Kana	kuni 300

Kehalise pingutuse puhul tõuseb südame minutisagedus mitmekordselt, treenimata hobusel näiteks üle 100; samasugune on lugu

palavikuga kulgevate haiguste puhul. Edasi mõjustavad südame minutisagedust välistemperatuur, seedefaas, tiinus jne., milliseid asjaolusid peab arvestama sageduse võrdlemisel. Noorloomadel on südame minutisagedus suurem kui täiskasvanuil; nii on minutisagedus hobusevarsal 60—70.

Südame süstoolne ehk löögimaht

Südame süstoolne ehk löögimaht moodustub vasakust vatsakesest ühekordselt aorti tõugatud verehulgast, mis võrdub puhkaval hobusel umbes 0,8 liitriga. Seda südame minutisagedusega korrutades saame *minutimahuks* nimetatava verehulga, mis hobusel võrdub 20—30 liitriga. Suure pingutuse korral (näiteks võidujooksul) võib minutimaht hobusel tõusta 120—150 liitrini. Südame minutimaht kasvab osalt suurenenud sageduse, osalt tõusnud süstoolse mahu tõttu. Treenitud looma puhul saavutatakse südame minutimahu suurenemine eeskätt löögimahu suurenemise teel. Löögi- ja minutimahu keskmisi põllumajandusloomadel näitavad järgmised arvud:

Liik	Kehakaal kg-des	Löögimaht ml-tes	Minutimaht liitrites
Lammas	50	53	4
Pull	500	700	35
Hobune	500	850	30

Löögimaht milliliitrites jagatuna kehakaalu kilogrammidega moodustab *löögi-indeksi*. Puhkeajal kõigub löögi-indeks 1 ja 2 vahel, võrdudes hobusel 1,4—1,8-ga.

Südame talitluse neuraalne regulatsioon

Kuigi südamelöögid toimuvad automaatselt südames eneses tekkiva erutuslaine mõjul, reguleeritakse tema talitlust (kontraktsioonide tugevust, kiirust jm.) organismis pidevalt närvisüsteemi kaudu. Mainitud regulatsiooni teel kooskõlastatakse südame tööd organismi alaliselt muutuvate vajadustega verevarustuse alal. Loom, kelle südant innerveerivad närvid on läbi lõigatud, ei sure, kuid tal puudub võime füüsiliste pingutuste sooritamiseks.

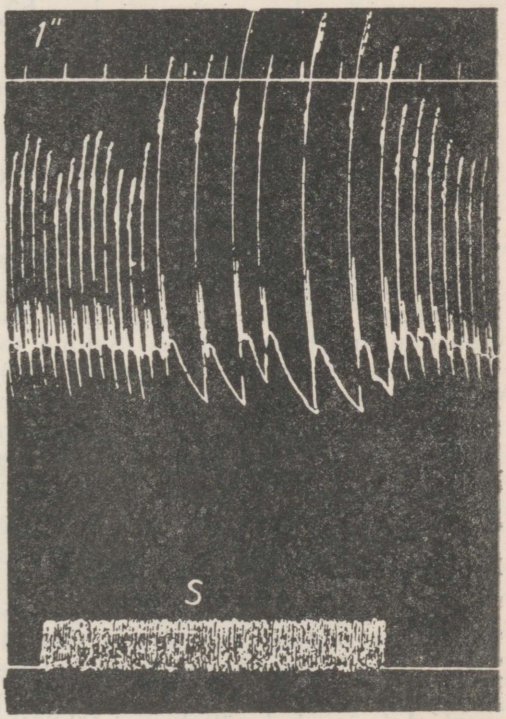
Närvisüsteemi kaudu seostub süda kõikide organismi osadega ja vastavalt sellele on tema talitlus mõjustatav niihästi välis- kui ka organismi sees tekkivate ärritustega. Südant eferentselt innerveerivad närvikiud jagunevad südame talitlust *stimuleerivateks* ja *pärssivateks*. Parasümpaatilisse süsteemi kuuluvad pärssivad kiud kulgevad (piklikust ajust alates) (parem- ja vasakpoolses) uitnärvis ning lülituvad ümber teisele neuronile

südames endas. Sümpaatilisse süsteemi kuuluvad stimuleerivad kiud kulgevad seljaaju rinnaregioonist väljudes sümpaatikusetüve kaudu tähtganglionisse ja suunduvad siin ümber lülitudes südamesse. Kummagi närvi toime südamesse on vastandlik.

Niihästi uitnärvi kui ka sümpaatilise närvi ärritus avaldub südame talitlusele mitmesuunaliselt, mõjustades südame minutisagedust, löögimahtu, erutatavust ja erutusjuhte kiirust. Uitnärvi ärritus vähendab südame jõudlust, põhjustades loetletud näitajate langust, sümpaatilise närvi ärritus aga tõstab südame löögisagedust, löögimahtu, erutatavust kui ka erutusjuhte kiirust.

Uitnärv on südame puhkust reguleeriv (diastoole pikendav) närv; sümpaatikuse ärritus seevastu suurendab südame jõudlust tema löökide tihendamise või kontraktsioonijõu suurendamise teel. Akadeemik I. P. Pavlov tõestas, et sümpaatiline südamenärv koosneb omakorda kahest talitluse alusel eristatavast alaosast — *südame kiirendajanärvist* ja *südame tugevdajanärvist*. Kiirendajanärvi ärritamisel püsivad südame kontraktsioonide kestus ja tugevus muutumatuina ning lüheneb üksnes puhkeaeg (diastool); tugevdajanärvi ärritamisel suureneb kontraktsiooni tugevus (kontraktsioonilaine kõrgus), kuid süstooli ja diastooli kestus seejuures ei muutu.

Südant innerveerivate närvide tsentrumitele on omane püsiverutuskraad ehk toonus, s. t. närvid kannavad eneses pidevalt pärssivaid või stimuleerivaid impulsse. Sellega seletub, miks uitnärvide läbilõikamise korral südamelöögid kiirenevad, kasvades küülikul umbes 200-lt kuni 320-ni. Sea südamelöökide sagedus aga kasvab uitnärvide läbilõikamisel vähe. Läbilõigatud uitnärvi perifeerse (südamepoolse) otsa ärritamisel aeglustub südame talitlus (joonis 172) või katkeb ajutiselt. Sümpaatilise närvi südameharude läbilõikamise puhul südame



Joonis 172. Sea uitnärvi perifeerse otsa ärrituse südamelööke aeglustav toime. *S* — ärrituse vastus.

rütm aeglustub. Südame antagonistliku innervatsiooni ja tema närvide püsiva toonuse tõttu tagatakse organi valmisolek oma töö kohandamiseks muutunud nõuetele vastavalt.

Südant innerveeriva uitnärvi tsentrum asetseb piklikus ajus 4. ajuvatsakese põhjas (südame pärssimise tsentrum). Ta erutub niihästi reflektoorselt kui ka humoraalsel teel, veresisesest süsihappest, kaltsiumi-ioonidest jne. Peaaegu igasugune erutus, mis pärineb sensiiblitest närvidest, võib südame talitlust mõjustada kas uitnärvi või (seljaajus paikneva) sümpaatilise närvi tsentrumi kaudu. Tugevad mehaanilised ärritused kõhupiirkonnas näiteks kanduvad edasi peamiselt uitnärvi tsentrumile, põhjustades selle tagajärjel südame talitluse aeglustumist, löögimahu vähenemist ja seega ka vererõhu langust. Analoogiline muutus avaldub südame talitluses rõhumise puhul silmamunale (okulokardiaalrefleks) kui ka hobusel ninapööra kasutamise korral. Igasugune naha ärritus seevastu põhjustab südame talitluse kiirenemist ja tugevnemist. Tavalistest ärritustest mõjub enamik pärssivalt uitnärvi tsentrumile.

VERESOONTE TALITLUS

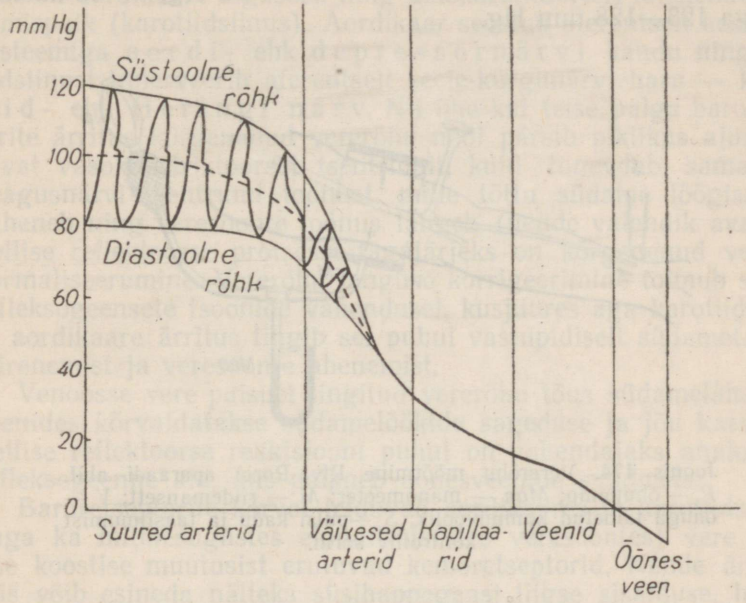
Verevoolu pidevus

Veresoonestik moodustub elastsest ja kontraktsiooni- ehk ahenemisvõimelisest torustikust, mille ülesandeks on vere edasijuhtimine. Verevoolu pidevust soonestikus põhjustavad rütmilised kontraktsioonid koos arterite elastsusega. Üksnes veresoone seina elastsus võimaldab vere edasitoimetamist ka diastooli kestel: osa südame jõust talletatakse siin elastse toru laiendamiseks ja siit vabaneb ta südame süstooli lõppedes kineetilisena, uuesti põhjustades vere edasitõukamist soonestikus. Selline soonestiku toime säästab suurel määral südame tööd, mis oleks palju suurem juhul, kui veri iga südamelöögi järel uuesti peatuks. Veresoonte lihaskude reguleerib soonte valendikku, kuid vere edasitoimetamisest ta otseselt osa ei võta. Elastse seina mõju vedeliku (vere) voolule näitab skeemiliselt joonis 160.

Vererõhk

Rõhk, mille all veri asetseb soonestikus ja mille varal ta «surub» veresoone seinale, kannab vererõhu nimetust. Soonestiku eri osades (arterid, veenid, kapillaarid) vererõhk erineb. Et veri asetseb soonestikus rõhu all, nähtub tema väljavoolamisest vigastatud soonest. Arteri puhul väljub veri läbilõigatud soone tsentraalsest ehk südamepoolsest otsast tõukeliselt, veeni puhul aga soone perifeersest (südamest kaugemal asetsevast) otsast ja pulseerimata. Vere voolamist võimaldab tema rõhu pidev langus suunas: süda → arterid → kapillaaristik → veenid (joonis 173).

Vererõhu mõõtmist toimetati varemalt veresoone ühendamise teel vertikaalse klaastoruga. Hobuse reiearteri puhul tõuseb veresammas sellises klaastorus umbes 2,5 m südame vasakust vatsakesest kõrgemale. Vere kiire hüübimise tõttu aga on selline rõhu määramise viis tänapäeval asendatud rõhu määramisega elavhõbe- või membraanmanomeetri abil. Täpsemate resultaatide saamiseks ühendatakse manomeeter veresoonega, kuid kliinilise uurimise puhul kasutatakse vererõhu määramiseks sageli kaudset teed, komp-



Joonis 173. Vererõhk soonestiku eri osades.

rimeerides (surudes kinni) uuritava veresoone kuni tema sulgumist põhjustava rõhuni. Vastava arteri pulsi kadumise momendil vastabki registreeritud rõhk ligikaudu vererõhule komprimeeritud arteris. Tavalisemaid vahendeid vererõhu mõõtmiseks kaudsel teel on Riva-Rocci aparaat (joonis 174). Sellega mõõdetakse vererõhku loomadel saba- või reiearteris.

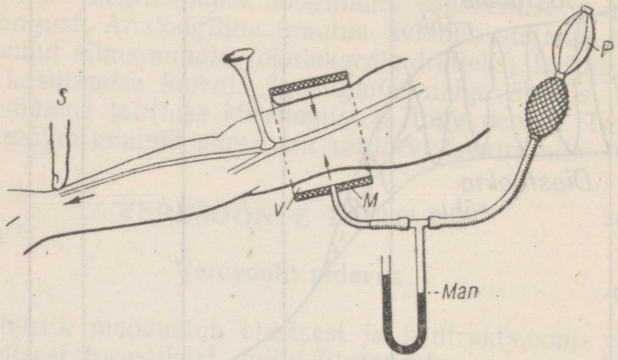
Veenides ja kapillaaristikus püsib rõhk enam-vähem ühtlasel tasemel, kuid arterites see kõigub seoses südame talitluse faasidega (joonis 173). Arterisisest kõrgemat rõhku, mis ajaliselt langeb kokku südame süstooliga, nimetatakse *süstoolseks* ehk *maksimaalseks rõhuks*, ja diastoolipuhust madalaimat arterisisest rõhku *diastoolseks* ehk *minimaalseks rõhuks*. Maksimaalse ja minimaalse vererõhu vahe moodustab *pulsirõhu*. *Keskmine arteriaalne vererõhk* saadakse siis, kui vererõhku registreeriva elavhõbemanomeetri mõlemad põl-

ved ühendatakse kummitoruga ja viimast sel määral kokku pigistatakse, et elavhõbedasamba võnked kaovad.

Aordis on maksimaalne vererõhk 150—180 mm Hg ja arterites 100—140 mm Hg.

Hobuse sabaarteris kõigub maksimaalne vererõhk 115 ja 140 mm vahel ja veise omas 107 ja 136 mm vahel; minimaalne rõhk on siin nimetatud loomadel 40 mm Hg läheduses.

Vanaduses vererõhk tõuseb. Nii on veise süstoolne vererõhk sabaarteris 2—5 aasta vanuses 107—120 mm Hg, 8—12-aastases eas aga 123—128 mm Hg.



Joonis 174. Vererõhu mõõtmine Riva-Rocci aparaadi abil. *P* — õhupump; *Man* — manomeeter; *M* — riidemansett; *V* — õhuga täidetud kummivoolik; *S* —pulsi kadu ja taasilmumist kontrolliv sõrm.

Teataval määral (kuni 10 mm Hg piirides) erineb vererõhk ka tõuti. Kõrgetoodanguliste piimalehmade vererõhk on (kuni 25—30% võrra) kõrgem madalatoodanguliste lehmade vererõhust.

Kapillaaridesisene rõhk kõigub enamasti 10 kuni 30 mm Hg piirides.

Veenidesisene rõhk võrdub täskasvanud lehmal kägiveenis 50—180 mm ja pullil 40—56 mm kõrguse veesambaga. Südamelähistes õõnesveenides muutub vererõhk negatiivseks (—3 kuni —5 mm Hg).

Kopsuringes valitseb arteriaalses osas madalam ja venoosses osas kõrgem rõhk kui keharinges. Kopsuarteri rõhk on hobusel 33—58 mm Hg.

Energia vere ringimiseks pärineb südamest. Teiste tingimuste säilides muutumatuina põhjustavad südame löögisageduse kasv ja löögimahu suurenemine arteriaalse vererõhu tõusu ning nende vähenemine rõhu langust. Samuti põhjustavad vererõhu tõusu veresängi (eriti arterioolide) ahenemine, ringiva verehulga kasv ja vere suurenenud viskoossus. Vastupidi, arterioolide ja arteriaalsete

kapillaaride toonuse (pinge) langus ja ulatuslik verekaotus vähendavad vererõhku.

Vererõhk säilib terves organismis suhteliselt konstantsena; vähegi ulatuslikumaid kõikumisi väldib vereringe nn. *reflektoorne eneseregulatsioon*. Eristatakse *depressoorseid* (vererõhku langetavaid) ja *pressoorseid* (langenud vererõhku normaalsele tasemele tagasi toovaid) *reflekse*. Vererõhku reguleerivate reflekside olulisemateks refleksogeenseteks aladeks on aordikaare algusosa ning ühiskarotiidarteri laienenud hargnemispaik (karotiidsiinus). Aordikaar seostub aferentselt kesknärvisüsteemiga *aordi-* ehk *depressornärvi* kaudu ning karotiidsiinust innerveerib aferentselt keele-kurgunärvi haru — *karotiid-* ehk *Heringi närv*. Nii ühe kui teise paiga baroretseptorite ärritus kõrgenenud vererõhu näol pärsib piklikus ajus paiknevat vasokonstriktoorset tsentrumit, kuid tugevdab samal ajal vaagusnärvi tsentrumi toonust, mille tõttu südame löögisagedus väheneb ning veresoonte toonus langeb (nende valendik avardub). Sellise reflektoorse protsessi tagajärjeks on kõrgenenud vererõhu normaliseerumine. Vererõhu languse korrigeerimine toimub samade refleksogeensete tsoonide vahendusel, kusjuures aga karotiidsiinuse ja aordikaare ärritus tingib sel puhul vastupidiselt südametalitluse kiirenemist ja veresoonte ahenemist.

Venoosse vere paisust tingitud vererõhu tõus südamelähedastes veenides kõrvaldatakse südamelöökide sageduse ja jõu kasvu teel. Sellise reflektoorse reaktsiooni puhul on vahendajaks analoogiline refleksogeenne ala, mis paikneb õõnesveenide suudmeis.

Baroretseptorite kõrval leiduvad aordikaares ja karotiidsiinuses (aga ka mitmesugustes elunditesisestes veresoontes) vere keemilise koostise muutusist erutuvad kemoretseptorid. Nende ärritusel, mis võib esineda näiteks süsihappegaasi liigse sisalduse, hapniku vähesuse jne. puhul, on pressoorne (vererõhku tõstev) efekt, mida saavutatakse vasokonstriktorite toonuse kasvu ja südametalitluse tõhustumise teel.

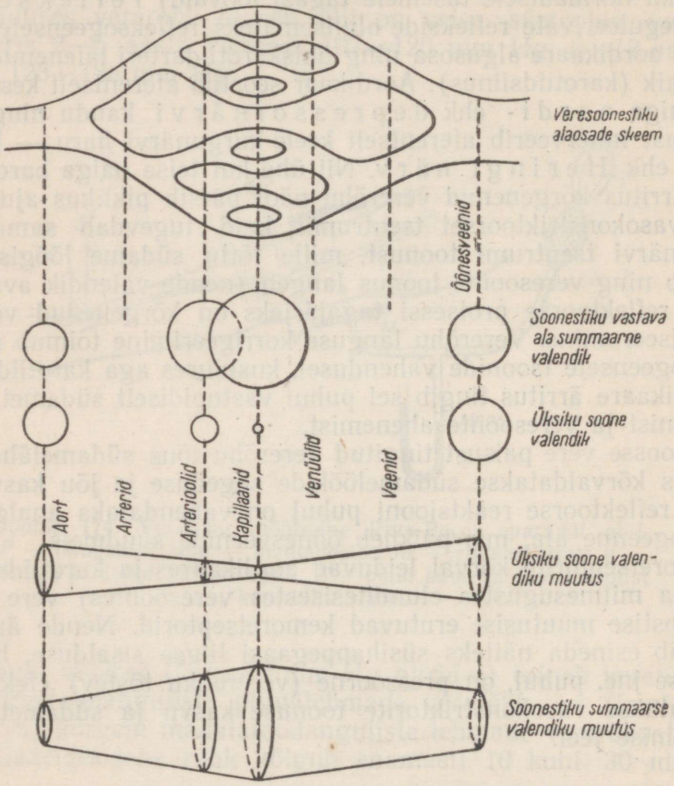
Verevoolu kiirus

Verevoolu kiirus arterites muutub, suurenedes süstooli puhul (*süstoolne kiirus*) ja vähenedes diastooli ajal (*diastoolne kiirus*). Selline südame vahelduvast talitlusest põhjustatud erinevus on seda suurem, mida lähemal asetseb mõõtmiskoht südamele. Arterioolides ja kapillaaristikus kaob selline kiiruse erinevus ja vool muutub ühtlaseks. Ka verevoolu kiiruse keskmine väheneb arterites samas suunas; veenides seevastu tõuseb voolu kiirus südamele lähemal.

Arterites on verevoolu keskmine kiirus 0,1—0,5 m/sek., kapillaarides 0,5—0,9 mm/sek. ja veenides tõuseb ta uuesti, kuid jõudmata arteritele omasele tasemele. Et kapillaaride ala pikkus on

umbes 0,5—1 mm, siis vajab iga vereosa selle läbimiseks umbes 1 sekundi.

Verevoolu kiirus on pöördvõrdeline veresängi ristlõike kogupindalaga. Kui ristlõike pindala kaks korda suureneb, väheneb kiirus sama arv kordi (joonised 175 ja 176). Kapillaaristiku kogu-

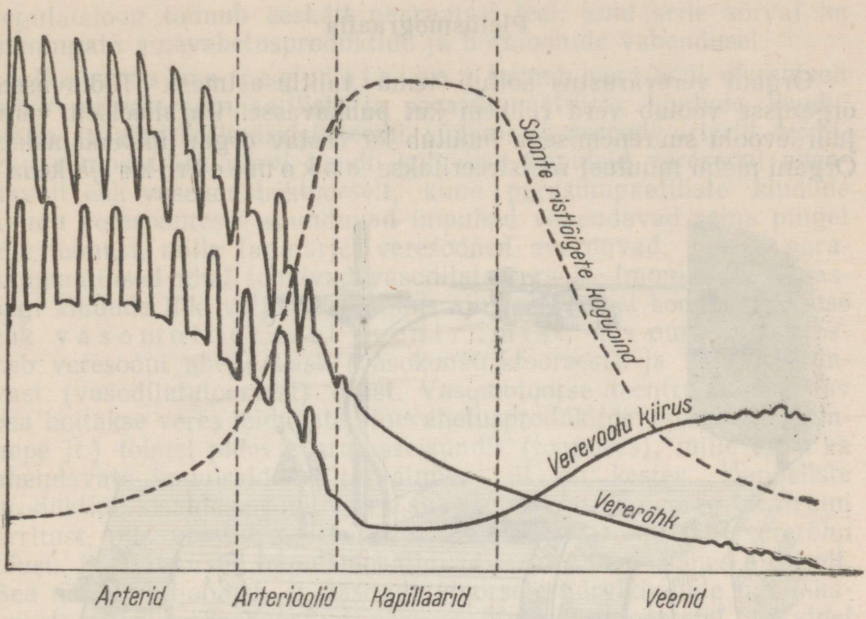


Joonis 175. Veresoonestiku alaosade valendiku suuruse muutus.

pindala on umbes 800—1000 korda suurem aordi ristlõike pindalast ja vastavalt sellele on ka siinne voolu kiirus umbes 1000 korda väiksem kui aordis. Veenide läbilõike pindala on arterite omast suurem ja seega ka nendesisese verevoolu kiirus väiksem.

Soonesisene veresammas ei liigu kogu ulatuses edasi ühtlase kiirusega, vaid soone tsentris voolab veri kiiremini kui seina ääres.

Minimaalset aega, mida veri vajab kogu (keha- ja kopsu-) ringe läbimiseks, nimetatakse r i n g i m i s a j a k s. Hobusel võrdub see umbes 0,5 minutiga.



Joonis 176. Suhted verevoolu kiiruse, vererõhu ja soonestiku läbilõike kogupinna vahel soonestiku eri osades.

Pulss

Igakordse süstooli puhul laieneb arteriaalne veresoonestik löögimahu paigutamiseks, sest vedelik ise pole kokkusurutav. Arterite laienemine algab aordist ja kandub kogu arteriaalses süsteemis perifeeriale kiirusega 6—9 m/sek. Sellist soone laienemise lainet nimetatakse p u l s i k s. Järelikult võime pulssi iseloomustada kui iga süstooli järel läbi arteriaalse soonestiku kulgevat ja pindmiste arterite välispidisel komplemisel seina laienemisena tuntavat kõrgenenud rõhu lainet. Pulsilaine ületab arteriaalse verevoolu kiirust (keskmiselt 0,5 m/sek.) umbes 10—20-kordselt.

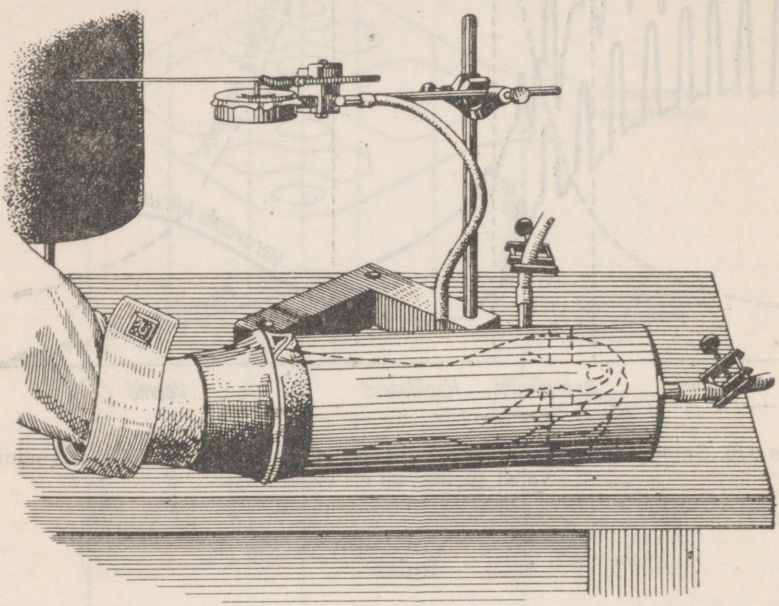
Pulsi komplemiseks sobivad sellised arterid, mis asetsevad võrdlemisi naha läheduses ja ühtlasi luisel alusel. Hobusel ja veisel kasutatakse selleks välist maksillaar-, õlavarre- ja sabaarterit.

Pulssi registreerivat aparaati nimetatakse s f ü g m o g r a a f i k s ja selle abil saadavat kõverat s f ü g m o g r a m m i k s.

Pulsilainete sagedus ühtib südamelöökidega. Iseloomu järgi eristatakse mitut pulsi alaliiki. Nii kõneldakse kõvast, pehmest, ebaühtlasest, tühjast jne. pulsist.

Kodade süstoolist põhjustatud pulsatoorsed rõhu muutused esinevad veenipulsi näol ka südamelähistes veenides.

Organi verevarustus sõltub tema talitlusastmest. Töötavasse organisse voolab verd rohkem kui puhkavasse. Paralleelselt vere juurdevoolu suurenemisega muutub ka vastav organ mahukamaks. Organi mahu muutust registreeritakse onkomeetriks ja keha-



Joonis 177. Inimese käele kohandatud pletüsmograaf.

osa mahu muutusi pletüsmograafiks nimetatava aparaadiga; pletüsmograafi ehitusprintsiipi näitab joonis 177. Onkomeetri ja pletüsmograafi abil selgitatakse erinevate tegurite mõju organite või kehaosade verevarustusele.

Veresoonte toonus; selle alalhoid ja muutumine

Organite verevarustus sõltub eeskätt veresoonte laiusest ja viimane omakorda nende lihaskoe ehk meedia toonusest. Toonuseks nimetatakse kestvat, väsimuse tunnustega mittekaasnevat lihaste või lihaskesta teatavamääralist kontraktsiooniseisundit või pinget, mis soones vastu töötab vererõhule. Tugevama toonuse puhul veresoone valendik väheneb ja nõrgema toonuse korral vererõhk laiendab soont. Toonus on oluliseks teguriks ka vererõhu kujunemisel.

Veresoonte toonuse ja seega ka organisse voolava verehulga

regulatsioon toimub eeskätt neuraalsel teel, kuid selle kõrval ka mõningate ainevahetusproduktide ja hormoonide vahendusel.

Neuraalne regulatsioon toimub veresooni eferentselt innerveerivate sümpaatiliste ja parasümpaatiliste kiudude kaudu. Välja arvatud kesknärvisüsteemi, südame ja neerude arterid, toimivad sümpaatilise närvi kaudu kulgevad impulsid veresooni ahendavalt ehk vasokonstriktoorselt, kuna parasümpaatiliste kiudude kaudu veresoontesse suunduvad impulsid vähendavad seina pinget ehk toonust, mille tagajärjel veresooned avarduvad; seega parasümpaatilised kiud toimivad vasodilatatoorselt. Impulsid kummassegi kiudude liiki väljuvad piklikus ajus asetsevast soonte liigutuse ehk vasomotoorsest tsentrumist, mis omakorda koosneb veresooni ahendavast (vasokonstriktoorsest) ja neid avardavast (vasodilatatoorsest) osast. Vasomotoorse tsentrumi ahendav osa hoitakse veres leiduvate ainevahetusproduktide (süsihape, piimhape jt.) toimel pidevas erutusseisundis (toonuses), mille tõttu ka ahendavate impulsside väljasaatmine siit on kestev. Happeliste produktide sisalduse tõus veres suurendab vasomotoorse tsentrumi ärritust, mis veresoonte toonuse kasvu tõttu põhjustab vererõhu tõusu. Dilatatoorsed impulsid väljuvad tsentrumist üksnes ajutiselt. See nähtub asjaolust, et vasodilatatoorsete närvikiudude läbilõikamisele soonte ahenemist ei järgne. Vasodilatatoorsetel närvidel on veresoonte valendiku suuruse reguleerimisel üksnes abistav osatähtsus, mis avaldub selles, et nad vaid ajutiselt aitavad vähendada soonte pingeseisundit.

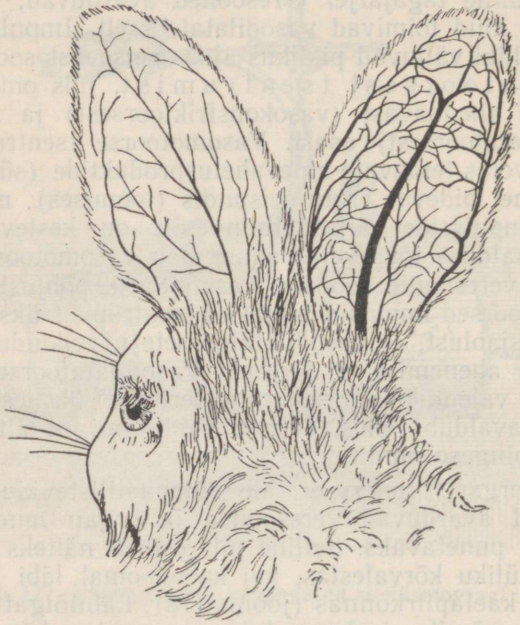
Vastavat organit innerveerivate sümpaatiliste kiudude läbilõikamise korral avarduvad veresooned ja organ muutub kestvalt vereküllaseks, punetavaks. Selline pilt esineb näiteks väga ilmekalt valge küüliku kõrvalestas, kui katseloomal läbi lõigata sümpaatikusetüvi kaelapiirkonnas (joonis 178). Läbilõigatud närvitüve peapoolse otsa ärritamisel muutub samapoolne kõrvalest uuesti kahvatuks ja jahedamaks.

Vasomotoorne tsentrum allub talitluslikult ajukoorele. Sellega seletub asjaolu, et kehaosade ja üksikute organite verevarustus võib muutuda ka signaalilist tähendust omavate (tingeliste) ärrituste puhul. Nii näiteks suureneb seedeorganite verevarustus juba üksnes toidu nägemisel ja skeleti lihaste verevarustus kasvab juba enne looma põgenemist, siis, kui loom alles «aimab» vaenlase lähedust.

Hormoonidest mõjustavad veresoonte toonust peamiselt neerupealiste säsiolluses tekkiv adrenaliin ja hüpofüüsi tagasagaras moodustuv vasopressiin. Nende toime on enamikus organites vasokonstriktoorne, sooni ahendav. Üksnes peaaju, südame ja neerude veresooned ei ahene adrenaliini toimel. Veresängi ahendades ja südame talitlust tõhustades põhjustavad adrenaliini süsted lühiajalist vererõhu tõusu. Üldiselt sarnaneb adrenaliini toime veresoontesse sümpaatilise närvi ärrituse mõjuga. Vaso-

pressiin ahendab eeskätt kapillaaristikku, mille tagajärjel vere hulk ja rõhk arterites tõusevad.

Paikset, ainsa organiga või kehaosaga piirduvat toimet avaldavad veresoone valendiku suurusele mitmekesised ainevahetusproduktid, nagu süsihape, histamiin, adenosiintrifosforhape ja piimhape lihastes jt. Kõik nad vähendavad väikeste arterite toonust ja avavad suletud kapillaarid. Et organi talitlusega kaasneb mainitud



Joonis 178. Küüliku parema kõrvalesta veresoonte laienemine samapoolse kaelasümpaatikuse läbilõikamise tagajärjel.

ainevahetusproduktide hulga kasv, siis tingib see samal ajal ka vere juurdevoolu suurenemist töötavasse organisse. Iga organi talitlus tingib paikset vereküllasust, kusjuures samal ajal teistes organites veresooned ahenevad.

Väga olulist tähtsust normaalse verevoolu kindlustamisel omab kapillaaristiku toonus koos kapillaaride osalise suletusega. Kapillaaristiku kogumahutavus on märgatavalt suurem veresoonte mahutavusest, mispärast kõikide kapillaaride üheaegse avatuse puhul veri valguks kapillaaristikku, jättes sooned tühjaks või varustatuks vaid vähese verehulgaga, mille varal süda ja soonestik ei suudaks vererõhku ja verevoolu alal hoida. Puhkavas organis on

enamik kapillaare sulgunud. Organi töötama hakates suunatakse veri temasse teistest organitest või veredepoodest (lihaste töö korral põrnast ja seedeorganitest).

LÜMFI MOODUSTUMINE JA VOOL

Lümf on vere filtraat, mis lümfisoonestiku kaudu uuesti verre tagasi valgub. Lümfi moodustumine verest sõltub: 1) kapillaaridesisesest vererõhust, 2) vere ja koevedeliku osmootse rõhu vahest ja 3) kapillaaride seina läbilaskvusest.

Kapillaaristiku arteriaalsel poolel on vererõhk (umbes 30 mm Hg) suurem vere valkude osmootsest (onkootsest) rõhust, mis on umbes 25—30 mm Hg. Seetõttu filtreerub vereplasma kapillaaristiku arteriaalses algusosas kudedesse ja kapillaaristiku venoosses osas, kus vererõhk on onkootsest rõhust väiksem, imendub koevedelik osaliselt verre tagasi (koevedeliku onkootne rõhk on vere omast alati väiksem).

Osmootse rõhu vahe vere ja koevedelike vahel säilib dissimilatsiooniprotsesside tagajärjel: suurema molekulkaaluga valgud, rasvad ja süsivesikud lammutatakse ning oksüdeeritakse väiksema molekulkaaluga ühenditeks. Molekulide arvu suurenedes aga kasvab ka koevedeliku osmootne rõhk, mis omakorda soodustab vedeliku imbumist verest koesse. Seetõttu rikastub koevedelikuga eriti töötav organ. Filtratsioon ja osmoos on seda tõhusamad, mida suurem on erinevat kontsentratsiooni omavate lahuste kontaktipind ja mida suurem on nendevahelise membraani (kapillaari seina) läbilaskvus ehk permeaablus. Seega suureneb lümfi moodustumine ainete toimel, mis põhjustavad kapillaaride laienemist. Kapillaaride seina läbilaskvust suurendavad mitmesugused (bakterite ja putukate) mürgid, hapniku vähesus (mis esineb südamehäirete puhul) ja liiga madal või kõrge temperatuur. Sel puhul valgub vereplasma kudedesse suuremal määral, põhjustades kuplade, villide või ulatuslikuma turse teket. Vedeliku üleminekut verest kudedesse soodustab samuti venoosse vere tõkestatud äravool (venoosne pais) veenidele rõhumise või pikaajalise püstiseismise tagajärjel.

L ü m f i (südame suunas toimuvat) v o o l u põhjustavad järgmised tegurid: 1) rõhu erinevus lümfisoonestiku alguses ja lõpus, mis on tingitud lümfikoguse suurenemisest lümfi alalise moodustumise tagajärjel, 2) rinnaõõnesisene imev (negatiivne) rõhk, 3) naabruses asetsevate lihaste kontraktsioonid ning arterite pulsatsioon koos lümfisoontesiseste klappidega ja 4) lümfisoonte endi peristaltilised kontraktsioonid, mis kulgevad südame suunas. Peristaltilisest lainest põhjustatud rõhu tõusuga suletakse esiteks perifeersemalt asetsev klapp, mille järel lümf lahkub avaneva tsentraalse klapi kaudu.

Hobuse rinnajuhas liigub lümf edasi kiirusega 24—30 sm minutis.

AINEVAHETUS

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Ainevahetuseks nimetatakse elavas organismis toimuvaid keemilisi protsesse, mille varal väliskeskkonnast hangitavad ained muudetakse kehaomaseks elusaineks ja hiljem uuesti lammutatakse. Ainevahetuse varal elusaine säilib, kasvab ja sigib. Elu kui valkainete olelusvormi kõige väljapaistvamaks tunnuseks on pidev ainete vahetus välisloodusega, kusjuures sellise ainete vahetuse lõppemisega lõpeb ka elu.

Väljastpoolt hangitud ainete muutmist organismis varem esinenud elusaine sarnaseks nimetatakse *assimilatsiooniks*. Tihedas seoses assimilatsiooniga kulgeb vastupidine protsess — *dissimilatsioon* (lammutus). Tekkinud elusaine ei püsi organismis muutumatuna, vaid laguneb peatselt uuesti, vabastades seejuures energiat ja lahkudes lammutusproduktide näol jällegi organismist. Alaliselt toimuvad lammutus- ja sünteetilised protsessid kulgevad närvisüsteemi reguleerival toimel niiviisi kooskõlastatult, et elusaine summaarne koostis seejuures säilitab oma konstantsuse või muutub pikkamööda ja seaduspäraselt.

Surnud organismis jätkavad lammutusprotsesse mõni aeg rakusisesed fermendid (autolüüsi näol), kuid surnud loomad ja taimed lagunevad lõplikult mikroobide toimel; mikroobid tagastavad pinnasele ja õhule organisme moodustanud ained, võimaldades sel teel ainete edasist ringkäiku.

Ainete hankimist väliskeskkonnast ja nende ettevalmistamist organismi pääsemiseks kui ka nende assimileerimist ehk omastamist nimetatakse organismi toitumiseks. Toitumise ja vastavalt ka assimilatoorsete protsesside iseloomu poolest erinevad loom- ja taimorganismid üksteisest märgatavalt. Klorofülli sisaldavad taimed on suutelised keerukate orgaaniliste ühendite sünteesimiseks anorgaanilistest ainetest (veest, süsihappegaasist ja pinnase lihtsamatest mineraalainetest — nitraatidest, sulfaatidest, fosfaatidest) päikeseenergia abil. Süsihappegaasi hangivad nad õhust ja vett ning lämmastikuühendeid pinnasest. Sellise rohelistele taimedele omase *fotosünteesi* teel rikastubki peamiselt meie planeet orgaanilise ainega. On märkimisväärne, et teadlastel on

õnnestunud klorofülli sünteetilist toimet ära kasutada süsivesikute moodustamiseks ka väljaspool taimelehte, mis avab tulevikus laialdased perspektiivid vähemalt osa orgaaniliste ainete tootmiseks ilma taimede vahenduseta.

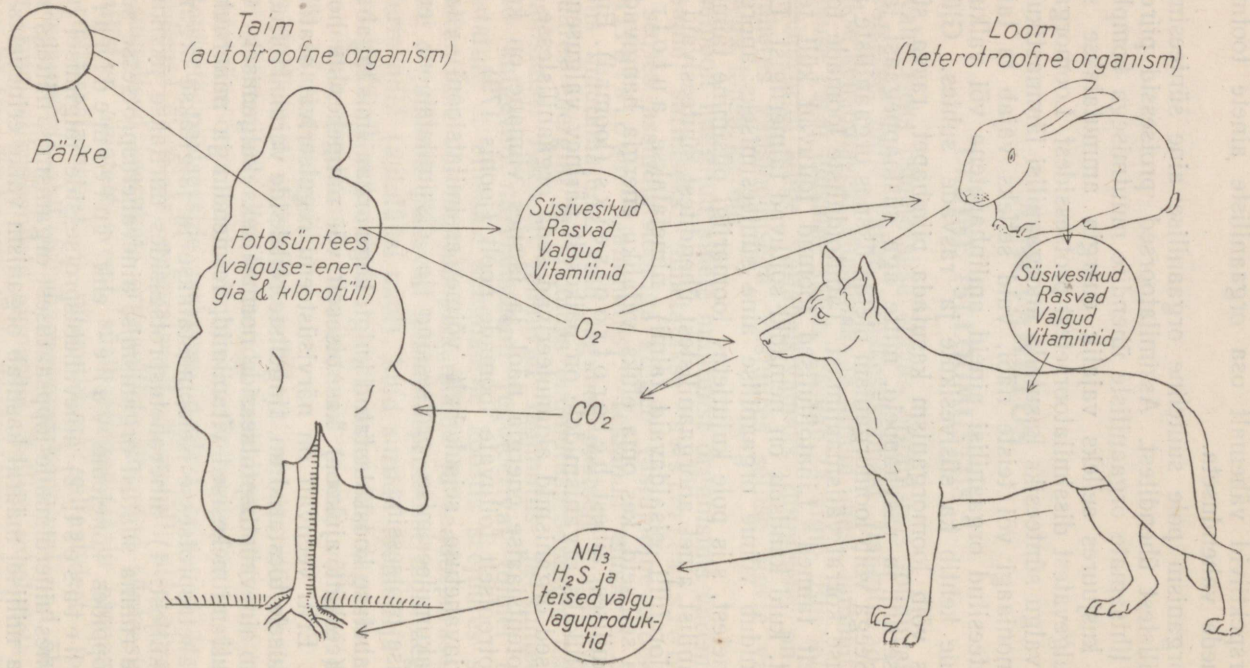
Loomorganism pole suuteline orgaanilise aine sünteesimiseks anorgaanilistest ühenditest. Assimilatoorsed protsessid piirduvad siin vaid lihtsamate orgaaniliste ühendite muutmisega komplitseeritumaks, kusjuures selleks vajalik energia ammutatakse samaaegselt kulgevatest dissimilatoorsetest protsessidest. Loomorganism ei suuda valgu sünteesiks kasutada anorgaanilisi lämmastikuühendeid ammoniaagi või teiste näol, vaid selleks vajab ta taimede poolt sünteesitud orgaanilisi aineid amiinhapetena või valkudena. Sama nõue kehtib ka süsivesikute ja rasvade suhtes. Glükoosi sünteesiks võib loomorganism kasutada piimhapet, rasva sünteesiks glütseriini ja rasvhappeid, mitte aga süsihappegaasi ja vett otseselt. Seega võib loomorganism olelda üksnes orgaaniliste ainete hangitavuse korral välismaailmast. Taimtoiduliste loomade toiduks on otseselt taimed. Lihatoidulised loomad toituvad küll teistest loomadest, kuid kaudselt on nemadki sõltuvad taimeriigist. Et loomadel puudub võime orgaanilise aine sünteesimiseks anorgaanilistest ainetest, siis pole kujutletav loomariigi püsimine taimedeta.

Orgaanilist ainet anorgaanilistest ühenditest sünteesivaid organisme (klorofülli sisaldavaid taimi) nimetatakse autotroofseiks ja selliseid, kes oma eluks vajaliku energia hangivad üksnes orgaanilisest ainest, heterotroofseiks (loomad). Energia ühiseks allikaks organismidele on päikeselt pärinev valgusenergia. Autotroofsed organismid akumuleerivad seda orgaanilistesse ühenditesse potentsiaalse energia näol ja üksnes viimane on kasutatav heterotroofselt toituvate loomade poolt (joonis 179).

Energiavahetuse seisukohalt võime assimilatsiooni vaadelda energia akumuleerimise protsessina ja dissimilatsiooni energia vabanemise protsessina.

Ainevahetuse kooskõlastatud kulgu kogu organismis tagab närvisüsteem (eeskätt ajukoor) kas otseselt või mitmekesiste hormoonide abil. Eriti veenvalt on närvisüsteemi reguleerivat osatähtsust ainevahetusele tõestatud nn. tingeliste reflekside varal. Hormoonide kõrval on ainevahetusprotsesside normaalseks kulgemiseks vajalikud samuti mitmekesised vitamiinid, fermendid ja mineraalained.

Ainevahetusprotsesse iseloomustatakse ja jälgitakse organismis mitmest küljest: 1) ainevahetusprotsessides uuritakse üksiku aine või ainete rühma saatust organismis; ainevahetusprotsesse selliselt tundma õppides kõneleme vahe- ehk intermediaarsest ainevahetusest; 2) ainevahetusprotsesside jälgimisel huvitutakse üksnes ainerühmade lõppsaatusest organismis, näiteks sellest, milleks ja millisel määral kasutab organism valke erinevates tingimustes, kas ja kuidas suudavad orgaanilised toitained (valgud, rasvad ja süsivesikud) üksteist asendada loomses organismis jne.;



Joonis 179. Ainete ringkäik taimede ja loomade kaudu. (Orig.)

sel puhul kõneleme üldisest ainevahetusest; 3) ainevahetuse energeetilist külge jälgides räägime energia- ja gaasivahetusest.

MINERAALAINETE VAHETUS

Orgaanilisi toitaineid kasutab organism niihästi ehituslikuks otstarbeks kui ka energiaallikana. Mineraalained ja vesi, vastandina orgaanilistele toitainetele, ei täienda looma keha energiavaru, s. o. looma kehas ei ole neil tähtsust ei jõu- ega soojusallikana. Ometi on mineraalained loomale niivõrd vajalikud, et soola-nälga (s. o. toidus küllaldase hulga mineraalainete puudumise puhul) sureb loom varemini kui täieliku nälgimise korral. Õeldu kehtib mitte üksnes mineraalainete koguhulga kohta, vaid ka üksiku organismile vajaliku soola puudumisel (kõikide teiste külluse korral) on tagajärg analoogiline.

Mineraalainete toime organismis on mitmekesine. 1) Nad esinevad organismis ehituslikkude komponentidena. Mineraalaineid ehk tuhka sisaldavad kõik rakud ja rakuvälised moodustised. Sellelt seisukohalt on mõistetav nende vajaduse suurenemine kasvavas ja tiines organismis. 2) Mineraalained toimivad kehavedelikkude osmootse rõhu reguleerijaina. Nagu erütrotsüüdid oma kuju säilitavad vaid isotoonilises (0,9%-lises) keedusoolalahuses, nii halvaks ka teiste rakkude loomulikku talitlust neid ümbritseva vedeliku liiga väike või liiga kõrge osmootne rõhk. 3) Mineraalained võimaldavad puhverlahuste näol vere reaktsiooni (pH) konstantsuse säilitamist. 4) Lihas- ja närvikoe loomulik talitlus eeldab samuti teatavate soolade või ioonide kindlakontsentratsioonilist esinemist. Näiteks Na-, K- ja Ca-ioonid teatavas kindlas vahekorras säilitavad isoleeritud südamelihaskoe ärritatavust, K-ioonide rohkenemine halvab seda ja Ca-ioonide ülekaal tugevdab kontraktsioone.

Paljudes keemilistes reaktsioonides on sooladel katalüsatoorne toime. Samuti loovad nad spetsiifilistele ainetele (hormoonidele, fermentidele ja vitamiinidele) sobiva keskkonna ning soodustavad sel teel seede-, imendumis- ja assimilatsiooniprotsesse. Vähem tähtis pole mineraalainete ülesanne mürgiste ainevahetusproduktide (eeskätt fosfor-, väävel- ja teiste hapete jääkide) neutraliseerimisel. Soolade puudumisel muutuvad paljud ainevahetusprotsessid häirituks.

Eriti suur tähtsus on sooladel noorte, tiinete ja lakteerivate loomade toidus, sest siin nihkub esikohale nende osa ehitusmaterjalina. Sooladevaese toidu mõju avaldub seepärast siin kõige kiiremini ja ilmekamalt. Aga ka täiskasvanud loom, vaatamata tema produktsiooni iseloomule, eritab püsivalt teatavat soolade hulka, mis tuleb asendada toiduga. Välja arvatud mineraalainete kasutamine ehitusmaterjalina, puudub loomorganismil nende suhtes salvestusvõime. Mineraalainete püsiv eritumine nõuab nende alalist manus-

tamist toidus. Momentaanselt mittekasutatav soolade hulk lahkub looma kehast kiiresti.

Mineraalained esinevad organismis mitte üksnes anorgaaniliste ühenditena, vaid osaliselt ka orgaaniliste ühendite komponentidena. Eriti kehtib see P ja S kohta.

Mineraalained resorbeeruvad sooles, kusjuures peensoole algusosas esinev happeline reaktsioon soodustab mõningate raskesti lahustuvate soolade imendumist. Seejuures pole aga teada, millisel määral toidus leiduvad soolad pääsevad sooltest kehasse. Võiksime oletada, et toidu ja rooja mineraalainete sisalduse diferents näitabki nende kehasse imendunud hulka, kuid tõeliselt on lugu keerukam selle tõttu, et mitmed mineraalid, eriti Ca ja P, ühes raskemetallidega jämesoole piirkonnas soolde tagasi imenduvad. See asjaolu teeb mineraalide seedekoefitsiendi määramise raskeks või peaaegu võimatuks. Omakorda raskendab see küsimuse lahendamist, kui suur peab olema mineraalide vahetuse tasakaalustamiseks nende manustamine toidus. Siin ei piisa ka üksnes teadmisest nende väljutatavast hulgast nälja puhul.

Loomade toitmise seisukohalt on mineraalainetest kõige olulisemad k a l t s i u m ja f o s f o r; kõikidest looma kehas leiduvatest mineraalainetest moodustavad nad kokku 65—70%, kusjuures Ca moodustab kehakaalust umbes 1,5% ja fosfor umbes 1%. Umbes 99% kaltsiumist ja 75—85% fosforist on koondunud luudesse ja hammastesse.

Ca ja P hulga kõrval nõuab arvestamist ka nende kaaluline suhe toidus. Kaltsiumi vähesus toidus pidurdab noorte loomade skeleti kasvu. Fosforhappe vähesuse korral kasvab küll skelett edasi, kuid luukoe mineraliseerumine on häiritud: luuotstes tekib pehme kude ja selle häiritud kasv omakorda põhjustab liigeste piirkondade deformeerumist. Selline r a h h i i d i k s nimetatav haigus on raskemini ravitav kui Ca puudumisest tingitud o s t e o p o r o o s ehk l u u p e h m u m u s.

Mainitud mineraalainete puuduse all kannatavad tiined ja lakteerivad lehmad sageli, eriti aga ikaldusaastail. Pinnase kuivus (aga ka liigne niiskus) tõkestab taimedel soolade kättesaadavust, mille tõttu loomatoit samuti mineraalainete-kehvaks jääb. L u u p e h m u m u s ehk o s t e o m a l a a t s i a, kaltsiumi ja fosforhappe vähesuse tagajärjel täiskasvanud loomadel esinev haigus, võib seepärast ikaldusaastate järel massiliselt tabada tiineid ja lakteerivaid kariloomi.

Laktatsiooniperioodi algusfaasis on kaltsiumi bilanss alati negatiivne: tema piima- ja roojakaudne väljutamine ületab tema hulga toidus. Näiteks katseis, kus 20 kg piima andvale lehmale manustati päevas toidus 86 g Ca, väljus sellest roojas 70 g ja piimas 22 g, nii et keha pidi päevas oma varudest lisaks andma 6 g. Üksnes kaltsiumisisaldust tõstes sellisele tasemele, mis tavalises loomatoidus kunagi ei esine, võidakse saavutada kõrge toodangu perioodil kaltsiumi positiivne bilanss. Seepärast tuleb pidada lak-

teerivate loomade puhul loomulikuks, et nad laktatsiooniperioodi algul kulutavad oma kaltsiumireserve, mida nad laktatsiooniperioodi lõpul ja kinnisperioodil uuendavad. Siit järeldub, et loomi tuleb juba kinnisperioodil ette valmistada järgnevaks laktatsiooniperioodiks kaltsiumi küllaldase manustamise näol toidus. Fosforhappega on lugu teine; siin võivad ka lakteerivad loomad tasakaalu säilitada. Päikesevalgus ja D-vitamiin suurendavad organismi assimilatsioonivõimet kaltsiumi ja fosfori suhtes.

Peale ehitusmaterjali näib kaltsium olevat oluline mitmete kolloidsete struktuuride (raku pinnakatted jm.) alalhoiuks; tema vähesuse puhul lõtvub rakkudevaheline seos. Kaltsiumi mainitud toimega on seletatav tema soolade tarvitamine nohu, märja pleuriidi ja teiste koevedeliku transsudatsiooniga kaasuvate haiguste puhul. Mainitud omadusel põhineb Ca kasutamine ka põletikuvastase vahendina. Samuti on Ca vajalik vere ja piima koagulatsiooniks. Fosfor leiab organismis kasutamist nukleoproteiidide, letsitiini ja kaseiini moodustamisel.

Kaltsium väljub mäletsejalistel umbes 95%-liselt soole kaudu ja fosforhappest kasutab sama teed umbes 80%. Hobusel lahkub fosforhape 100%-liselt rooja kaudu, kuid kaltsiumist eritub temal suur osa (25—50%) uriinis. Kaltsiumkarbonaadi hulk hobuse uriinis ületab kaugelt tema lahustuvusmäära ning põhjustab seega uriini hägusust.

Tavalisemalt korrigeeritakse Ca ja P vähesust toidus kondijahuga ja Ca puudumist söödakriidiga või kaltsiumkloriidiga. Hein ja põhk on toitevahendite hulgas peamisteks kaltsiumireservideks. Eriti rikkalik on Ca-sisaldus liblikõielistes taimedes (oad, herned, lutsern). Fosforhapperikkamad on teravili, õlikoogid, kalajahu jt.

K a a l i u m i - j a n a a t r i u m i ü h e n d i d resorbeeruvad kergesti ja umbes 90% neist eritub uriinis. Kehas esinevad nad kloriidide, bikarbonaatide ja fosfaatide näol kui ka orgaaniliste hapete ja valkudega seostunult. Seejuures moodustab kaalium peaosa rakusisestest katioonidest ja naatrium nendest katioonidest, mis leiduvad rakkudevahelises substantsis või kehavedelikes. Erandi moodustab sellest reeglist ainult piim suhteliselt kõrge kaaliumisisaldusega. Naatriumkloriid on peamiseks vere ja lümfi osmootse rõhu tingijaks ja naatriumi- ning kaaliumi-ioonid mõjustavad närvisüsteemi ja lihaste erutatavust. Kaalium ja naatrium peavad toidus leiduma sobivas vahekorras, sest kaaliumihulga suurenemine toidus põhjustab naatriumi uriinikaudse eritumise kasvu. Eriti tähtis on selle asjaolu arvestamine taimtoiduliste puhul, sest taimtoidus esineb kaalium tugevas ülekaalus. Taimtoidulistel on seetõttu keedusoolavajadus suurem kui segatoidulistel. Keedusoola ööpäevane vajadus kehakaalu iga 100 kg kohta on hobustel 15—30 g, veistel 5—7 g, lammastel 7—15 g ja sigadel 5—10 g. Tiinetel ja lakteerivatel loomadel on keedusoolavajadus suurem. Keedusoola liigse hulga suhtes on eriti tundlikud sead ja põllumajanduslinnud.

V ä ä v e l on oluline element, kuid tavaliselt on teda normaal-

ses ratsioonis piisavalt. Loom hangib teda mitte anorgaanilisel kujul, vaid väävlit sisaldavate amiinhapete (tsüstiin, metioniin) kaudu. Väävlil on eriti suur tähtsus villalammaste puhul, sest vill sisaldab palju tsüstiini.

Raud on organismis hemoglobiini, müoglobiini ja oksüdeerivate fermentide oluline koostisosa, aga ta esineb ka (eriti maksas) anorgaanilise varu kujul. Täiskasvanud loomal on rauavajadus suhteliselt väike ja see kaetakse tavalise toiduratsiooniga. Teistsugune on lugu noorloomadega, sest piimas on rauda vähe. Tavaliselt teisest sünnijärgsest nädalast alates areneb põrsastel seetõttu kehveresus ehk aneemia. Põrsal on sündides vaid umbes 50-milligrammine rauavaru, kasvuks vajab ta aga iga päev keskmiselt 7 mg; sellest katab piim umbes 1 mg ja 6 mg tuleb põrsal hankida oma sünniaegsest varust, millest piisab vaid vähe üle nädala. Seejuures emapiim ei rikastu rauaga, kui emise söödale lisada rauasoola.

Aneemia ei arene, kui põrsaid lastakse väljas mullas tuhnida või kui neile antakse iga päev 15 mg raudsulfaati.

Vaske vajab organism umbes 7 korda vähem kui rauda. Tema toime on seotud koehingamisega, karva värvust määrava melaniini moodustumisega, vereloomega ja hüpofüüsi eessagara hormoonide aktiviseerimisega. Vasel on katalüseeriv toime fermentatiivsetes reaktsioonides. Vase puudumise korral toidus tekib loomadel isutusega, kõhulahtisusega ja kasvu peetusega kulgev lakutõbi. Vasksulfaadi lisamine toidule kõrvaldab lakutõve.

Nii põrsad kui ka täiskasvanud sead söövad meelsamini seda toitu, millele on lisatud vasesoola. Emise piim vasesoolasid ei sisalda, mispärast põrsastele rauasoolade kõrval soovitatakse anda ka vasesoolasid (5% rauasoolade hulgast). Tavaliselt aga sisaldavad rauasoolad ise mõnevõrra ka vaske.

Koobalt on väga oluline mikroelement mäletsejalistele. Tema vähesuse puhul pinnases ja seega ka vastava ala taimkattes tekib veistel ja lammastel soohaigus: loomadel kaob isu, nad lahjuvad, muutuvad verekehvaks, nende produktsioonivõime kaob ja koobalti pikemaajalise puudumise puhul surevad loomad lõpuks. Mainitud haigust esineb kõige sagedamini ülesharitud ulatuslikumatel sooaladel ja ta on välditav ning ravitav vähese koobaltikoguse lisamisega looma toidule või põlluväetisele. Väetamise puhul tõuseb taimkatte koobaltisisaldus vähemalt kolmeks aastaks tingimusel, et mulla happelisus ei ole liiga kõrge (pH mitte üle 6,5). Kui veistele koobaltit otseselt manustada, piisab neile 1-milligrammisest päevasest doosist.

Koobalt toimib just suukaudse manustamise puhul. Palju nõrgem on tema toime süstete korral. Seedekanalis kasutab koobaltit eesmagude ja jämesoole mikrofloora B_{12}-vitamiini moodustamiseks. Hoopis väiksemal määral võib selline süntees toimuda ka neerupealistes ja põrnas. Kõrgemad taimed B_{12}-vitamiini sünteesida ei

suuda. On selgunud, et soohaiguse sümptoomid ei ole otseselt tingitud koobalti, vaid B_{12}-vitamiini puudumisest.

Teised põllumajandusloomad taluvad koobalti puudumist ilma märgatavate haigustunnusteta.

VEEVAHETUS

Organismis toimub katkestamatu veevahetus ja vastavalt sellele läbib organismi pidev «veevool». Toitaineid kaasa võttes siseneb vesi soolest organismi ning ainevahetuse jätetega ja sooladega lahkub ta siit (uriini, rooja, higi ja väljahingatava õhu kaudu) uuesti (joonis 180).

Toitainete lahustumine ja transport (vere, lümfi ja koemahla kaudu) on vee peamisteks ülesanneteks looma kehas. Hüdrolüütilistes lõhustustes esineb vesi reageeriva ainena. Endokriinorganite toimeaineid — hormoone — vere varal laiali kandes seob vesi organid isekeskis funktsionaalseks tervikuks. Vee kõrge aurumissoojus (1 g vee aurumiseks kulub umbes 600 kalorit soojust) võimaldab tal toimida soojuseregulatsiooni tõhusa vahendina ja siseorganite pinnakattena (liigesepindadel, pleural, peritoneumil, korneal jm.) on vesi kui vastavaid pindu katvate vedelikkude peamine koostisosa organitevahelise hõõrdumise vältijaks.

Veega varustub organism: 1) joogi näol, 2) toiduvee kaudu ja 3) toitainete (valkude, rasvade ja süsivesikute) oksüdatsiooni puhul vabaneva (ainevahetus- ehk metaboolse) vee näol. Looma kehas toimuva oksüdatsiooni korral tekib vett 1 kg-st rasvast 1,07 kg, 1 kg-st karbohüdraatidest 0,56 kg ja 1 kg-st valgust 0,41 kg.

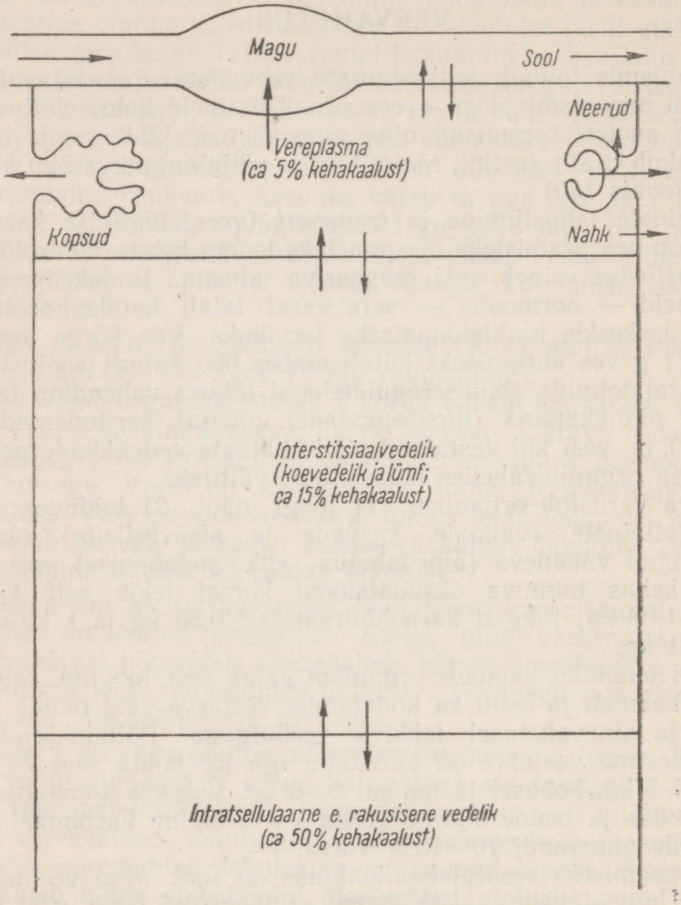
Kuigi enamiku loomade organism vajab vett joogina, rahuldub näiteks kaameli ja osalt ka kodulamba veetarve vaid nende toidus leiduva ja ainevahetusel tekkiva veehulgaga. Põllumajandusloomade päevane veetarve on kuivtoidu iga kg kohta seal 7—8 kg, veisel 4—6 kg, hobusel ja lambal 2—3 kg. Veiste automaatne jootmine laudas ja nende alaline veega varustamine karjamaal tõstavad nende piimaandi 10—15% võrra.

Vee peamiseks resorptsioonipaigaks on sool. Mao veeimendusvõime ei näi olulisena, seda enam, et joogivesi läbib (liht-) mao peatumatult.

Veesisaldus kogu organismis ulatub põllumajandusloomadel sõltuvalt nende toitumisseisundist 45%-lt 63%-ni. Umbes pool kogu organismi veest esineb lihaskonnas ja üle 10% nahas. Vee suuremal hulgal organismi pääsemisel on tema peamiseks peatumiskohaks lihaskond ja nahk. Vere veesisaldus seejuures oluliselt ei muutu.

Vee-eritus toimub vesiste ekskreetide (kusi, roe, higi, piim) kõrval aurumise teel läbi kopsude ja naha. Neerude, soole ja higinäärmete kaudu väljub vesi soolalahusena. Hobuse vee sisenemist, eri-

tumist kui ka tema organismisisese ringvoolu kvantitatiivset kulgu näitab joonis 131. Sellel esitatud arvud on vaid ligikaudsed. Uriinis erituvad veega ainevahetuse jätted. Et neer ei suuda valmistada liigselt kontsentreeritud uriini, siis sõltub siinne veehulk väljuta-



Joonis 180. Keha vee protsentuaalne hulk ja liikumise suunad (näidatud nooltega).

tavate ainete hulgast. Naha- ja kopsudekaudne vee (täpsemalt veeauru) eraldumine sõltub suurel määral välismaailma tegureist, eeskätt temperatuurist. Hingamisõhk soojeneb kehas kuni 34°-ni C ja lahkub veeauruga peaaegu küllastunult. Mida väiksem on sissehingatava õhu veeauruga küllastumise kraad, seda rohkem vett haarab õhk hingamisorganite niiskelt pinnalt. Samuti intensiivistub vee aurumine ventilatsiooni suurenemisega. Nahakaudne vee eritu-

mine toimub peamiselt higinäärmete abil, selle kõrval aga ka otsese nahakaudse aurumise näol.

Veevahetuse reguleerijaks on peamiselt neerud koos sooleseinaga. Vee vastuvõttu korraldab janutunne. Ainult puhta vee joomisel ei suurene organismi veesisaldus oluliselt, sest liigne vesi väljub peatselt lahjenenud uriini näol. Ka soola lisamine põhjustab vaid ajutist vee peetust. Näiteks 1159 g-st 0,6%-lisest keedusoolalahusest, mida koerale süstiti veenisiseselt, leidus 3 tunni pärast organismis veel vaid 807 g. Üksnes kolloidsete ainete (näit. araabia kummi) lisamisega veele saavutatakse tema pikemaajalist peetust. Pideva toidupuuduse korral esineb kalduvus vee peetumiseks organismis, mis tingib *näljaturse*.

Veepuudust talub loom vähem kui nälga. Nälja puhul võib loom kaotada oma kaalust kuni 40%, kuid juba 10%-line veekadu organismist põhjustab tõsiseid häireid ja 22%-line kadu surma. Soolakehva toidu või nälgimise puhul talutakse janu pikemat aega.

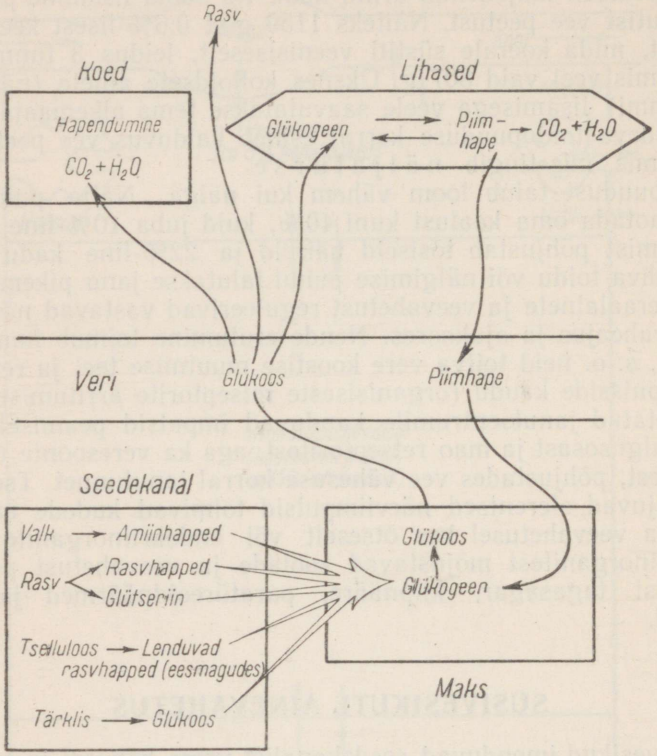
Mineraalainete ja veevahetust reguleerivad vastavad närvitsentrumid vaheajus ja ajukoores. Nende erutumine toimub humoraalse ärrituse, s. o. neid toitva vere koostise muutmise teel ja reflektoorsete impulsside kaudu (organisiseste retseptorite ärritumise varal). Niinimetatud janutsentrumile kanduvad impulsid peamiselt seedekanali algusosast ja mao retseptoritest, aga ka veresoonte osmoretseptoritest, põhjustades vee vähesuse korral janutunnet. Tsentrumitest väljuvad eferentsed närviimpulsid toimivad kudede mineraalainete ja veevahetusel kas otseselt või endokriinorganite kaudu. Endokriinorganitest mõjustavad soolade ja veevahetust peamiselt hüpofüüsi tagasagar, kilpnääre, paratüreoidnäärmed ja neerupealised.

SÜSIVESIKUTE AINEVAHETUS

Süsivesikud imenduvad seedekanalist verre hobusel ja seal peamiselt glükoosi ehk veresuhkru näol, mäletsejalistel aga eeskätt lenduvate rasvhapete (äädik-, või- ja propioonhappe) kujul. Eesmagudest ja sooltest kanduvad mainitud imendusproduktid värativeeni kaudu maksa, kus neist enamik (rasvhapetest peamiselt propioonhape) glükogeeniks ehk loomseks tärkliseks muudetakse. Sööda liigse suhkrurikkuse korral võib söömise järel vere glükoosisisaldus märgatavalt tõusta (*hüperglükeemia*), mispuhul osa suhkrust ka uriini satub (*glükosuuria*). Tärklise ja selluloosi seedimise puhul seda ei juhtu, sest nad mõlemad lõhustuvad aegamööda. Mäletsejalistel väldib vere suhkrusisalduse järsku tõusu peale muu ka nende seedeprotsessi katkestumatus.

Maks on skeleti lihaste kõrval süsivesikute peamiseks varupaigaks loomorganismis. Samal ajal toimub maksa vahendusel ka glükoosisisalduse tasakaalustamine veres. Glükoosi hulga tõustes veres muutub sellest liigne osa maksas glükogeeniks ja vere vae-

sudes glükoosi poolest täiendatakse tema varu maksa glükogeeni arvel. Maksa väljalõikamise korral langeb glükoosisisaldus veres 2—3 tunni jooksul niivõrd madalale, et looma saab lühikest aega elus hoida vaid pidevate glükoosisüstete varal. Glükoosi kõrval suudab maks glükogeeni moodustada ka valgu ja rasvade lõhustusproduktidest, mõningatest amiinhapetest, madalatest rasvhape-



Joonis 181. Süsivesikute ainevahetuse skeem.

test ja glütseriinist. Hobuse ja veise maksas ja lihastes leiduva glükogeeni kogus võib ulatuda kuni 2 kg-ni. Seega on loomorganismi karbohüdraatide salvestamise võime väike ja vastava juurdevooluta jätkuks nendest vaevalt 1—2 päevaks. Vastupidine on selles osas olukord enamiku taimedega, kus süsivesikud tärklise ja tselluloosi näol ongi peamiseks varuaineks. Toidu juurdevoolu puudumise (näl̀gimise) puhul abistavad looma peamiselt tema rasvavarud, mis võivad olla väga suured (suurtel põllumajandusloomadel kuni üle 50 kg).

Glükoosi kindel hulk veres tagab mitte üksnes lihaste ja teiste organite piisavat varustamist, vaid sellest sõltub ka kõikide teiste organite normaalne talitlus. Glükoosi hulga liigse languse puhul

esinevad südame ja närvisüsteemi talitlushäired (krambid, teadvuse kadu jne.), mis kaovad glükoosi süstimisel verre.

Glükoos kõrvaldub verest: 1) kudedes toimuva oksüdatsiooni teel, 2) glükogeeniks muutudes, 3) rasva moodustades ja 4) erandlikult (glükosuurilise künnise ületamise puhul) ka uriini kaudu.

Lihased moodustavad oma glükogeeni samuti veresuhkrust. Kontraktsiooni puhul muutub see piimhappeks, mis vereringesse sattudes maksas osaliselt sünteesitakse glükogeeniks, viimane aga vajaduse korral vere glükoosi kaudu uuesti lihaste glükogeeniks (joonis 181).

Süsivesikud hapenduvad organismis teistest toitainetest hõlpsamini ja organismi energiatarve kaetakse eeskätt nendega. Nende oksüdatsioon algab glükoosi muutumisega piimhappeks (protsess, mis kulgeb hapniku lisandumiseta) ja viimane läheb kord-korralt hapnikuga rikastudes mitmete vaheastmete (püroviinamarjahape, atseetaldehüüd, äädikhape) kaudu üle süsihappegaasiks ja veeks.

Süsivesikute ainevahetuse regulatsioon teostub neurohormonaalsel teel, vaheajus asetseva närvitsentrumi kaudu. Glükoosi hulga langus veres toimib vastavat tsentrumit ärritades, mille tagajärjeks on glükogeeni suurenenud muutumine glükoosiks. Mainitud tsentrumist väljuvad impulsid kanduvad maksa niihästi otseselt kui ka endokriinorganite (peamiselt pankreasesaarte ja neerupealiste säsiolluse) kaudu. Insuliin soodustab glükogeeni moodustumist maksas, adrenaliin seevastu aitab kaasa glükogeeni kiiremale muutumisele glükoosiks. Looma üldise erutuse puhul suureneb adrenaliini eritumine verre ja vastavalt sellele tõuseb viimases mõnevõrra glükoosi hulk ehk «peegel».

RASVADE AINEVAHETUS

Rasv imendub seedekanalist osaliselt lõhustamatuna, peamiselt aga glütseriiniks ja rasvhapeteks lõhustatuna. Läbides sooleepiteeli ühinevad rasvhapped ja glütseriin siin uuesti neutraalseks rasvaks, mis 0,5—1-mikronist diameetrit omavate kuulikeste näol rändab edasi lümfiteedesse (hattude keskel asetsevasse tsentraalkanalisse) või väiksemal määral (umbes 30%) otseselt verekapillaaristikku. Mõne tunni järel langeb seedimise ajal kasvanud rasvasisaldus veres, sest imendunud rasv ladestub osaliselt maksas, rikkaliku toitmise puhul aga peamiselt rasvkoes. Vähemal määral leiab rasv kasutamist plastilise ehk ehitusmaterjalina ja energiaallikana.

Rasvkoes ladestudes kaotavad toidurasvad osaliselt oma ilme, muutudes liigiomaseks keharasvaks. Näiteks vaatamata veise ja lamba toidu lähedasele sarnasusele erineb ometi tunduvalt nende rasv (lambal valge ja tahke, veisel aga kollakas ja tunduvalt pehmem). Toidurasvade ümbermuutmise võime on aga organismil piisav üksnes väiksemate toidurasva koguste puhul; suuremal määral

ja pikemat aega manustatuina ladestuvad toidurasvad loomorganismis osalt ka muutumatul kujul.

Toidurasv pole ainus ega peamine keharasva allikas. Asjaolu, et looma võib nuumata (tema depoorasva hulka suurendada) isegi rasvavaba toiduga, näitab organismi võimet rasva sünteesida ka teistest toitainetest, eeskätt süsivesikutest. Sellel asjaolul rajanebki seakasvatus. Suuremal määral kui teised põllumajandusloomad suudab siga taimse päritoluga süsivesikuid (tärklist, vähemal määral ka tselluloosi ja ligniini) muuta inimtoiduks vajalikuks rasvaineks.

Öeldut tõendavad järgmised tabelandmed.

Sigade ja nuumhärgade rasva moodustamise võime puhastest toitainetest

Rasva moodustamise võime / Toitaine	Siga		Nuumhärg	
	Moodustuv rasvahulk			
	grammides	kilokalorites	grammides	kilokalorites
1 kg tärklist	356	3410	248	2360
1 kg suhkrut	281	2670	188	1790
1 kg rasva	880	8360	474—598	4500—5685
1 kg valku	363	3450	235	2240
1 kg toorkiudu	248	2350	253	2400

Rasva moodustumist süsivesikutest tõestab muuhulgas ka see, et nuumloomade respiratoorne koefitsient (väljahingatava süsihappegaasi ja sissehingatava hapniku ruumiline suhe) on ühest kõrgem. See nähtus on seletatav asjaoluga, et hapnikurikkad süsivesikud muutuvad neist suhteliselt vähem hapnikku sisaldavateks rasvadeks, vabastades seejuures endast osa hapnikku, millega organism asendab osa sissehingatavast hapnikust. Sea nuumamise ajal võib respiratoorne koefitsient tõusta 1,5-ni.

Mäletsejalistel on äädikhape ja osaliselt ka võihape olulisteks rasva moodustamise allikateks. Samuti kasutatakse mainitud aineid piimarasva moodustamiseks. Nende ümbermuutumine glütseriiniks ja rasvhapeteks toimub maksas.

Rasva moodustumise määr süsivesikutest ja lenduvatest rasvhapetest sõltub lämmastikku sisaldavate ja lämmastikuvabade toitainete hulgalisest vahekorrast söödaratsioonis. Kui see vahekord on piisavalt lai (1:13—17), siis moodustub rasv peamiselt (80% ja rohkem) süsivesikutest; kitsa vahekorra puhul (1:2—4) tekivad rasvad peamiselt valkudest, mis pole ei tasuvuse ega looma tervise seisukohalt otstarbekas.

Vaatamata loomorganismi omadusele rasva moodustada võimalikult väga mitmesugustest lähteainetest on rasva teatav sisaldus toidus ometi tarvilik. Rasva vajab isegi siga oma kasvueas. Nähtavasti puudub kasvaval seal võime teatavate (kudede ehituseks vajalikkude) küllastumata rasvhapete (linoolhappe, arahhidoonhappe) moodustamiseks oma kehas. Ilma söödas leiduva rasvata suudavad toime tulla üksnes nuumsead.

Rasvasisaldus rasvadepoodes kasvab paralleelselt looma eaga ja ühes sellega muutub ka rasva füüsikalis-keemiline iseloom. Rasv muutub seal kord-korralt üha küllastunumaks, millele osutab nn. joodiarvu langus. 65-st väiksem joodiarv osutab nuumrasva soovitavale koostisele. Mida kiiremini toimub sea nuum ja mida suuremal määral moodustub rasv süsivesikutest, seda kõrgem on rasva küllastumisaste ning seda vähem allub ta lihana oksüdatsioonile ja räästumisele. Sel põhjusel nõutaksegi sea nuuma lõpetamist süsivesikuterikka teraviljatoiduga. Eriti sobimatu on sellelt seisukohalt kalajahu, mis sisaldab väga ebapüsivaid (küllastumata) rasvhappeid.

Ka piimarasv, millest lehmal kuni $^2/_3$ moodustub vere neutraalsetest rasvadest, erineb mitmeti toidurasvast. Vastav ümberkujunemine algab juba eesmagudes, kestab edasi maksas ning rasva ladestumise paikades ja lõpeb udaras. Rasva kõrval moodustub lehmapiima rasv ulatuslikult ka toidu süsivesikutest ja arvatavasti ka valgust. Rasvanappuse korral toidus võib süsivesikute osatähtsus piimarasva moodustumisel mitmekordselt ületada toidurasva osatähtsuse. Kuid arvatavasti ei suuda kõrgetoodangulised lehmad oma organismis sünteesida rasva mitterasvalistest komponentidest sellisel määral, et sellega kindlustada piima ja piimarasva maksimaalset produktsiooni. Toidu teatavamääraline rikastamine rasvainetega kindlustab nende lehmade piimaanni ja piimarasvasuse kasvu. Liiga suur rasvasisaldus lakteerivate lehmade toidus aga põhjustab seedehäireid. Rasva teatav hulk toidus on oluline veel seetõttu, et tema kaudu pääsevad organismi laktatsiooni ja kogu organismi talitluse seisukohalt olulised rasvas lahustuvad vitamiinid — D-vitamiin, E-vitamiin ja karotiin. Samal ajal on toidurasv mitmete oluliste mitteküllastunud rasvhapete (linool-, linoleen-, arahhidoonhappe) allikaks. Neid rasvhappeid ei suuda loomorganism ise sünteesida ja võrdselt vitamiinidega häirib nende puudus organismi normaalseid talitlusi. Teatav osa neist hapetest kandub üle ka piimasse, mille kaudu nad tagavad kasvava organismi vajadused.

Toidu süsivesikuid kasutab udar piimarasva moodustamiseks osaliselt otseselt, muutes vere glükoosi glütseriiniks ja eesmagudes toimuva käärimise puhul tekkivad happed (äädik-, või- ja propioonhappe) kõrgemateks rasvhapeteks. Suurema osa käärimishapete ärakasutamine piimarasva moodustumisel aga toimub kaudsel teel, maksa kaudu: äädik- ja võihape muudetakse siin kõrgemolekulaarseteks rasvhapeteks ja propioonhape glütseriiniks ning need omakorda neutraalseks rasvaks. Viimast kasutab teiste orgánite kõrval ka udar.

Veresuhkrul on piimarasva otsese moodustamise seisukohalt väike tähtsus, kuid palju olulisem on tema stimuleeriv toime neutraalse rasva sünteesimise protsessidesse udaras; tema, täpsemalt glükoosist tekkiva glütseriini toimel kiireneb kõrgemolekulaarsete rasvhapete moodustumine udaras äädikhappest. Seega udara kind-

lustamine veresuhkru piisava hulgaga tagab piimarasva lähteainete kõige otstarbekama ärakasutamise. Sellest omakorda tuleneb vajadus veresuhkrupeegli piisava kõrguse tagamiseks kõrgetoodangulistel lehmadel. Seda võib teataval määral saavutada söödaratsiooni rikastamise teel suhkrupeetidega või teiste suhkrurikaste toitevahenditega.

Ka valgu puhul on piimarasva moodustumise seisukohalt suurem valgu stimuleeriv toime mainitud sünteetilistesse protsessidesse kui valgu otsene osavõtt piimarasva moodustamisest. Amiinhapete desamineerimine ja desamineerunud jäägi ümbermuutumine rasvhapeteks ja glütseriiniks toimub niihästi maksas kui ka vahetult udaras. Udar seob enesega verest valku, polüpeptiide ja amiinhappeid palju suuremal määral, kui tal vaja läheb piimavalkude moodustamiseks.

Organismis ladestunud depoorasv leiab kasutamist energeetilise materjalina peamiselt siis, kui toidu juurdevool on muutunud ebapiisavaks. Fermentatiivsel teel laguneb ta siis esmalt glütseriiniks ja rasvhapeteks ning viimased hapenduvad mitmete vaheastmete kaudu süsihappegaasiks ja veeks. Sellise täieliku oksüdatsiooni ehk põlemise puhul vabaneb igast grammist rasvast üle 9 kilokalori soojust. Osa rasvast võib muutuda maksas ka süsivesikuteks (glükoosiks). Rasvade lõplik ja loomulik oksüdatsioon toimub vaid koos samaaegselt teostuva süsivesikute hapendumisega (süsivesikute «leegis»).

Depoorasva kõrval (mille hulk on muutuv) esineb rasv ka kõikide kudede koostisosana — nn. rakurasvana. Rakurasva hulk on suhteliselt vähe muutuv ja depoorasvast erineb ta ka keemiliselt koostiselt, kuuludes nn. lipoidide ehk rasvataoliste ainete hulka.

Rasvade ainevahetuse regulatsioon toimub neurohormonaalsel teel. Vastav närvikeskus asetseb vaheajus; siit kanduvad impulsid organitesse kas vegetatiivsete kiudude kaudu või endokriinorganite vahendusel. Endokriinorganitest mõjustavad rasvade ainevahetust kõige olulisemalt hüpofüüsi eessagar, kilpnääre ja sugunäärmed. Kõikide mainitud hormoonide toimel kiirenevad rasvade oksüdeerumise protsessid.

VALKUDE AINEVAHETUS

Valgud imenduvad soolest verre amiinhapetena ja peptiididena, hoopis vähesel määral ka lõhustamata valkude näol. Imendunud produkte kasutab organism uue elusaine sünteesimiseks ja spetsiifiliste ainete (hormoonide, fermentide, antikehade) moodustamiseks, aga teataval määral ka energeetiliseks otstarbeks.

Et peamiselt valkudest koosnev raku elusaine ainevahetusprotsessis alaliselt hävib, siis on valgu pidev asendamine toidu kaudu vältimatu. Märgitud aatomite meetodi varal on selgitatud, et pool

kogu organismi valkudest uueneb 6—7 kuu jooksul. Elusaine kasvuks ja uuendamiseks kasutab organism veres leiduvaid amiinhappeid. Sel puhul seostuvad amiinhapped isekeskis lõpmatutes kombinatsioonides, millega seletubki, et valgud on mitte üksnes liigi- ja individuaalspetsiifilised, vaid et nad bioloogiliste omaduste poolest erinevad isegi ühes ja samas organismis organite kaupa. Amiinhappeid ei sünteesita enam sellisteks valkudeks, mis esinevad toidus, vaid sellisteks, milliste organite ehitusaineks nad kujunevad. Valgud erinevad üksteisest niihästi amiinhapete sisalduselt kui ka üksikute amiinhapete hulgalt ja nende paigutuselt valgumolekulis.

Amiinhapped, mida ei kasutata elusaine sünteesiks, *desamineeritakse* maksas ja neerudes. Seejuures vabanev amiinrühm (NH_2) lahkub organismist neerude kaudu peamiselt kusiaine ehk karbamiidi [$CO(NH_2)_2$] näol, amiinhappe keemilisest energiast osa kaasa viies.

Desamineerunud amiinhapped (nagu süsivesikud ja rasvadki) pole lämmastikuvabade ainetena kasutatavad valgu sünteesiks; nendest tekkinud orgaanilised happed muudetakse kas süsivesikuteks ja rasvadeks või neid kasutatakse otseselt oksüdatsiooniks. Energeetilisest seisukohast on oluline, et amiinhapete desamineerimisel tekkinud produktid sisaldavad mõnevõrra vähem energiat kui vastavad amiinhapped. Et desamineerimise puhul eralduv amiinrühm organismi energeetiliselt ei rikasta (ei oksüdeeru), siis on mõistetav, et valgu põletamisel kalorimeetris (täielik oksüdatsioon) vabaneb temast rohkem soojust (igast grammist keskmiselt 5,6 kilokalorit) kui organismis (4,1 kilokalorit).

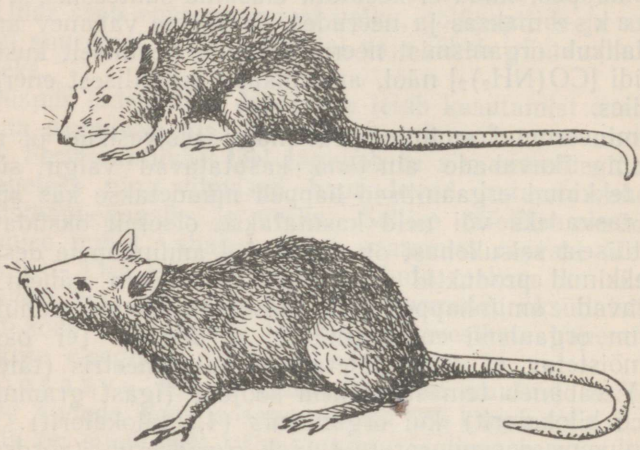
Amiinhappe desamineerunud jääk oksüdeerub (võrdselt süsivesikute ja rasvadega) süsihappegaasiks ja veeks.

See osa toiduvalgust, mille amiinhapped desamineeruvad, ei täida organismis plastilist (kudede ehk elusaine moodustamise) ülesannet; ta toimib vaid energeetiliselt ja sellisena on ta süsivesikute ja rasvade poolt isodünaamilises koguses (energeetiliselt võrdses hulgas) asendatav. Sellest loomulikult ei tohi järeldada, et kogu toiduvalk oleks asendatav lämmastikuvabade ainetega.

Loomorganismil puudub võime momentaanselt mittekasutatavate valkainete salvestamiseks ehk deponeerimiseks. Valgu hulk võib suureneda vaid kasvaval ning tiinel loomal ja tõusta normini nälginud, alatoidetud või kurnavat haigust põdenud täiskasvanul. Välja arvatud piimavalgu moodustamine, loote kasvatamine, karvade või villa ja teiste sarvmoodustiste kasv ning spetsiifiliste valkainete (fermentide, hormoonide ja antikehade) süntees, leiavad täiskasvanud organismis toiduvalgud kasutamist üksnes elusaine (koe) uuendamiseks. Nimetatud tarbeid ületav osa toiduvalgust suudab täita ainult neid ülesandeid, millega toime tulevad ka palju odavamad toitained süsivesikute ja rasvade näol.

Organismi valgutarbe rahuldamise seisukohalt on väga suur tähtsus toiduvalkude amiinhapete sisaldusel. Osa amiinhappeist suudab organism ise sünteesida või neid teistest amiinhapetest

ümber kujundada. Selliseid amiinhappeid nimetatakse asendatavaiks ehk mitteolulisteks amiinhapeteks; nende puudumine toidus on looma poolt talutav. Teise osa amiinhapete suhtes puudub organismil sünteesimis- või ümberkujundamisvõime või see võime on niivõrd väike või aeglane, et see ei suuda rahuldada kasvavat organismi. Viimasesse rühma kuuluvaid amiinhappeid nimetatakse asendamatuiks ehk olulisteks amiinhapeteks. Nende hulka kuuluvad: 1) lüsiin, 2) trüptofaan, 3) histidiin, 4) fenüülalaniin, 5) leutsiin, 6) isoleutsiin, 7) treoniin, 8) metioniin, 9) valiin ja 10) arginiin.

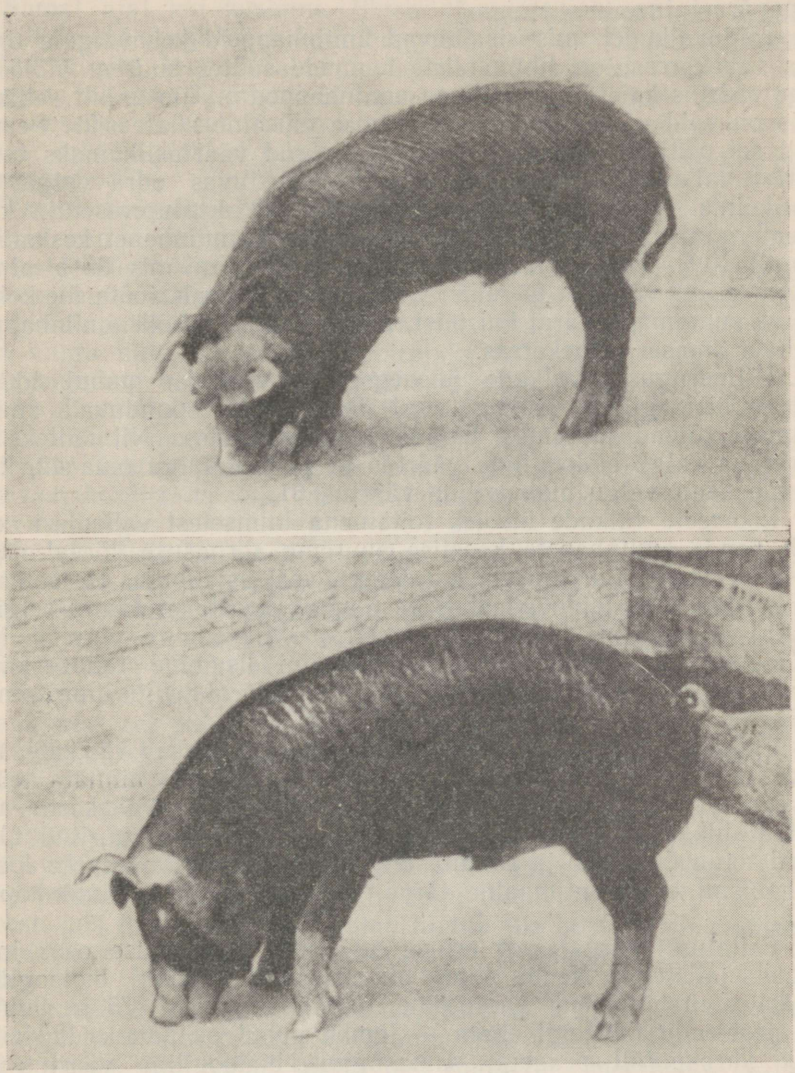


Joonis 182. Valge rott, kelle toidust amiinhape valiin kõrvaldati (ülemine joonis), ja sama loom hiljem, valiini lisamise puhul toidusse (alumine joonis).

Ainsa asendamatu amiinhappe puudumisel toidus on valgu süntees häiritud, mille tagajärjel noorlooma kasv peetub ja täiskasvanu kehakaal langeb (joonis 182). Ükskõik millise asendamatu amiinhappe puudumisel on samasugused tagajärjed nagu kogu valgu puudumisel toidus. Nii lakkab näiteks lüsiini puudumisel toidus noore sea kasv ja langeb ta toidu kasutamise võime (joonis 183). Asendamatud amiinhapped omavad teataval määral vitamiinidega võrreldavat osatähtsust.

Valke, mis sisaldavad kõiki asendamatuid amiinhappeid organismile vajalikus vahekorras, nimetatakse täisväärtuslikeks valkudeks. Mõnede oluliste amiinhapete puudumise või vähesuse korral kõneleme mittetäisväärtuslikest valkudest.

Toidus leiduva valgu tähtsust mõõdetakse bioloogilise väärtusega, arvulise suurusega, mis näitab, mitu protsenti imenduvast toiduvalgust muutub kehavalguks. Nii näiteks on kasvavate valgete rottide puhul bioloogiline väärtus kanamuna val-



Joonis 183. Ühe pesakonna sead. Lüsiini puudumise tõttu kaotas ülemine siga katseaja kestel ligi 1 kg oma kehakaalust, alumine siga aga kasvas sama aja kestel 10 kg võrra raskemaks.

gul 93, piima valgul 85, kartuli valgul 67 jne. Üldiselt ei ole teatava valguliigi bioloogiline väärtus muutumatu suurus, vaid sõltub organismi füsioloogilisest seisundist, looma east, ainevahetuse omapärast jne.

Toiduvalkudel, mis sisaldavad amiinhappeid kehavalgule omases vahekorras, on lihtmaoliste loomade suhtes suurem bioloogiline väärtus kui teistel, millede amiinhapped on ülekaalult sellised, mis on vaid vähe kasutatavad loomse elusaine sünteesiks. Peamiselt sel põhjusel osutuvad loomsed valgud väärtuslikumaks taimsetest valkudest. Näiteks alkoholis lahustuvas odra valgus — hordeiinis — langeb glutamiinhappele 40 kaaluprotsenti, kuid loomorganismi valgud sisaldavad sedasama amiinhapet keskmiselt ainult 10%. Seega omab hordeiinist loomorganismis 30% ainult energeetilist väärtust ja sellist valku tuleks loomale sööta üle kolme korra suuremal määral kui teist, milles leiduksid kõik amiinhapped kehale omases vahekorras.

Mitmesuguste valkude üheaegse manustamise puhul tõuseb nende bioloogiline väärtus, sest ühes valgus puuduvad amiinhapped võivad suuremas hulgas leiduda teistes. Nii näiteks on teravilja valgu bioloogiline väärtus 54 ja silo valgu oma 42, kuid nende segu valgu bioloogiline väärtus 61.

Loomsete valkude üleolek toitainena taimsetest valkudest seletub nende amiinhapete koostise suurema sarnasuse kõrval organismi valkude amiinhapete koostisega veel asjaoluga, et loomsete valkudega koos leiduvad alati ka teatav (koostiselt tänini selgitamata) valkude omastamist soodustav aine (loomse proteiini faktor) ja B_{12}-vitamiin. B_{12}-vitamiini lisamine taimse päritoluga valgule sea toidus tõstab teataval määral valgu omastamise määra.

Esitatust järgneb, et toiduvalkude väärtust ei saa vasikate, tallede ja lihtmaoliste loomade (hobuse, sea) puhul hinnata teisiti kui nende amiinhapete iseloomu ja hulgalise vahekorra alusel. Kahjuks on tänini sellelt seisukohalt veel vähe uuritud üksikuid toitevahendeid ja samuti on veel välja selgitamata ka loomorganismi enda optimaalne tarve üksikute oluliste amiinhapete suhtes.

Esitatust märgatavalt erinev on valgu kasutamise osas lugu mäletsejalistega. Nende puhul on erinevate valkude bioloogiline väärtus enam-vähem ühesugune, võrdudes veisel 75 ja lambal 60 protsendiga. Veelgi enam — lamba puhul on näiteks kusiainel ehk karbamiidil peaaegu samasugune bioloogiline väärtus kui kaseiinil juhul, kui kaseiini asendamine kusiaine poolt toimub kuni 10% ulatuses toidu toorvalgu suhtes. Kusiaine suurema hulga kasutamine on vähem efektiivne.

Et kasvavad või täiskasvanud mäletsejalised võivad elada amiinhapetevabal ratsioonil, kui vaid nende lämmastikuvajadus kaetakse kusiaine näol, ja et mäletsejaliste imikud vajavad oma toidus tingimata amiinhappeid, need asjaolud näitavad, et vatsa

mikrofloora mõjustab valgu ainevahetust samal viisil, nagu ta seda teeb lämmastikuvabade ainete suhtes. Lambal, keda toidetakse amiinhapetevaba ratsiooniga, sisaldab vats ometi kõiki 10 asendamatut amiinhapet, olgugi et nende hulgas leidub vähe väävlit sisaldavaid amiinhappeid, eriti metioniini.

Samal ajal kui kusiaine lihtsa lämmastikuühendina suudab asendada mäletsejalistel amiinhappeid, s. o. ise ümber kujuneda amiinhappeiks, langeb vatsas nende valkude väärtus, millede bioloogiline väärtus lihtmaoliste loomade puhul on kõrge. Kui lambale kaseiini otseselt kaksteistsõrmikusse juhtida, omastab loom temast rohkem kui sel juhul, kui sama kaseiinikogus suunata läbi eesmagude.

Vatsas desamineeruvate ja lõhustuvate amiinhapete asemele tekivad siin ammoniaak, süsihappegaas ja lenduvad rasvhapped. Viimaste hulgas on ülekaalus äädikhape. Osa vatsas tekkinud ammoniaagist lahkub neerude kaudu, osa aga sünteesitakse vatsa jodofiilsete kokkide poolt uuesti valguks. Bakterite poolt sünteesitava valgu hulga peamiseks määrajaks näib olevat valguliste ja mittevalguliste toitainete vahekord ratsioonis. Toit peab tselluloosi kõrval piisavalt sisaldama teisi süsivesikuid, et vatsa bakterid suudaksid siduda ammoniaagi suurt hulka. Amiinhapete sünteesil on eriti suur tähtsus lüpsilehmade puhul, sest piimavalgu eritamine võib neljakordistada vajalikku amiinhapete hulka, võrreldes jõudeainevahetusega.

Energeetiliste toitainete ja valgu kasutamine vatsafloora poolt on tihedasti omavahel seotud. Lämmastikuvabas ratsioonis toimub tselluloosi seedimine puudulikult, sest süljes leiduvast kusiainest ei piisa bakterite kasvuks vajaliku ammoniaagi moodustamiseks, ja vastupidi — valgu süntees vatsas ei ole täielik, kui toidus leidub suhteliselt liiga palju valku või lämmastikku sisaldavaid aineid, sest sel puhul ei jätku lämmastikuvabade ainete energiat bakterite kiireks paljunemiseks ja nendes toimuvate sünteetiliste protsesside katteks.

Vatsabakterite valgu bioloogiline väärtus on suhteliselt kõrge (85—90%), kuid ta seeduvus on märgatavalt madalam (65—75%). Kirjeldatud lammutusprotsessidele ja ümbermuutumisele bakterite valguks ei allu ometi mitte kogu toiduvalk; oluline osa viimasest, mis mõne valguliigi puhul ulatub üle 50%, läbib eesmaod muutumatult, alludes fermentatiivsele lõhustusele libedikus ja sooles.

Valkude kasutamise osas mäletsejaliste poolt on oluline märkida veel asjaolu, et siin rohkem kui lihtmaoliste loomade puhul lahkub valku roojas. See väide kehtib just rooja nn. metaboolse valgu kohta. Osa rooja valgust kuulub (seedimata ja resorbeerimata jäänud) toidule, teine (metaboolne) osa aga tagasi imendumata jäänud seedenõredele ja seedekanali seinast vabanenud või seedekanali valendikku rännanud rakulistele elementidele. Iga 100 g söödud toidu kuivaine kohta eritub mäletsejalistel roojas umbes

0,5 g metaboolse valgu lämmastikku, ühemaolistel aga vaid 0,2 g metaboolset lämmastikku. See asjaolu suurendab mäletsejaliste valguvajadust ja võib põhjustada seda, et koresöödarikkas ratsioonis leiduv vähene valk ei suuda katta valgu roojakaudset kadu. Metaboolse valgu suur kadu roojas on tingitud mäletsejaliste toidu kiudolluse rikkusest; mäletsejaliste ratsiooni suhteliselt kõrge kiudollusesisaldus on aga vajalik teiste seedeprotsesside normaalseks kulgemiseks.

Valkude süntees toimub organismi kõikides kudedes ja see ei lakka isegi mitte looma nälgimise ajal. Vereplasma valkude peamiseks moodustajaks on maks. Ööpäeva jooksul moodustub verevalke kehakaalu iga kilogrammi kohta maksimaalselt 1 g. Maksa kõrvaldamise puhul aga moodustub albumiine kõigest umbes 5% normist ja globuliine umbes 15%.

Ööpäeva jooksul uueneb vereplasma valkudest umbes 10%. Märgatavalt aeglasemalt toimub lihaste valkude uuenemine ja veelgi aeglasemalt regenereerub hemoglobiin (ööpäeva kestel umbes 2,5%). Kõige kiirem valgu süntees teostub (peaaju koore kõrval) udaras, pankreases ja peensoole limaskestas. Nimetatud organite poolt ööpäeva jooksul sünteesitud ja sekreedina väljutatud valgu hulk võib ületada organi enda kaalu.

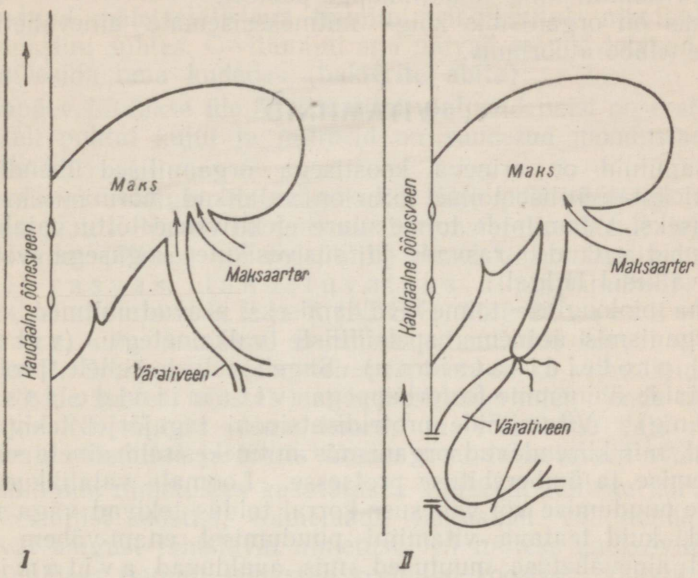
Valkude süntees toimub kõige intensiivsemalt nendes rakuosades, mis on rikkad ribonukleiinhappe poolest (tuumakesed ja rakukehasisesed sõmerad).

Valkude osatähtsus organismide resistentsuses. Oluline tähtsus on toiduvalgu optimaalsel hulgal ja koostisel nakkusvastases resistentsuses ja immuunsuses. Niihästi mikroobid, mikroobide mürgid (antigeenid) kui ka antikehad (bakteriolüsiinid, antitoksiinid jt.) on peamiselt valkained; samuti vajavad valku oma ehitusosisena rakulise ehk tsellulaarse kaitsemehhanismi kandjad — fagotsüüdid. Fagotsüütide reservid on normaalselt toitunud organismis tavaliselt küllaldased, kuid nende moodustamine muutub mittepiisavaks alatoitumuse korral, mille tõttu mõni tavalistes tingimustes maskeerituna või ohutuna püsiv nakkus võib muutuda organismile kardetavaks. Ka antikehade produtseerimise võime langeb vaegtoitumuse puhul, kuid taastub valktoidu hulga ja koostise normaliseerumisel. Kõigile on tuntud nälja ja taudide alaline kaaslus, kuid samas sageli unustatakse, et haiguste vältimine ehk profülaktika on teostatav üksnes loomade söötmis- ja pidamistingimuste parandamise teel.

MAKSA TALITLUS

Maks on olulisemaid organeid organismis. Tema operatiivset kõrvaldamist ei suuda loom taluda isegi mitte ainsat päeva. Ka sel korral, kui värativeeni veri nn. Eck-Pavlovi fistuli (joonis 184) kaudu maksa läbimata otse kaudaalsesse õõnesveeni suunatakse, surevad katseloomad valgurikka toidu puhul kiiresti. Mai-

nitud fistuli tagajärgedest selgub, et maksa talitlus on tihedasti seotud seedeorganitest värativeeni kaudu maksa voolava verega. Maksa talitluse olulisusele osutab kaudselt ka tema rikkalik verevarustus. Inimesel näiteks voolab igas tunnis värativeeni kaudu maksa umbes 100 liitrit verd; samas võrdub maksa sinusoidsete kapillaaride kogupind (vere kontaktipind maksarakkudega) umbes 400 m^2-ga.



Joonis 184. Eck-Pavlovi fistul. (Bõkovi jt. õpikust.) *I* — soonte normaalne kulg; *II* — värativeeni ja kaudaalse õõnesveeni vaheline ühend (fistul). Maksa varustumine arteriaalse verega toimub Eck-Pavlovi fistuli puhul endisena.

Maksa peamiseks ülesandeks on soolest verre imendunud toitainete ümbermuutmine ja ajutine salvestamine. Selle kõrval toimib ta ka jämesoolest pärinevate mürgiste roiskumisproduktide (fenooli, kresooli, indooli jt.) mürgitustajana, verevalkude sünteesijana, veresuhkrupeegli konstantsuse säilitajana, veredepoo-organina kui ka organismi kaitsjana haigusttekitavate (patogeensete) pisikute ja nende mürkide vastu. Nakkusvastase talitluse kandjaks on maksas eeskätt tema sinusoidide seinas esinevad Kupfferi rakud. Üldiselt võib öelda, et maks on seedeorganitest pärineva, toitainete poolest rikastunud venoosse vere filtriks.

Vastandina teistele näärmetele, milledes verest hangitud lähteained ümbertöötatult (nõrena) väljutatakse näärmejuha kaudu, suunatakse maksas enamik verest hangitud aineid ümbertöötatult uuesti verre tagasi. Selles osas meenutab maks endokriinorganeid.

üksnes vähesed ained suunatakse maksast sapi koostisosadena (sapphapetena ja sapivärvainetena) välja (soolde).

Maks võib siduda teatavat valgureservi. Siin toimub mitmekesine amiinhapete süntees, nende ümberkujunemine ja lagunemine kui ka kusiaine süntees. Maksarakkude fermentide hulk ulatub sadadesse.

Maks muudab fermendi karotinaasi varal karotiinained A-vitamiiniks ja säilitab viimast. Samuti on ta suhteliselt rikas D-, K- ja B_{12}-vitamiini ning nikotiinhappe poolest.

Maks on organismis kõige mitmekesisemate ainevahetusprotsesside «laboratoorium».

VITAMIINID

Vitamiinid on erineva koostisega orgaanilised ühendid, mis oma biokatalüütilise toime tõttu on vajalikud normaalseks ainevahetuseks. Vitamiinide toime suure efektiivsuse tõttu vajab organism neid valkude, rasvade ja süsivesikute kogusega võrreldes väga väikesel hulgal.

Oma bioloogilise toime avaldamiseks peavad mitmed vitamiinid organismis ühinema spetsiifiliste valkainetega (vitamiinide proteidisatsioon). Sageli eelneb sellele protsessile vitamiinide ühinemine fosforhappega (vitamiinide fosforileering). Vitamiinide proteidisatsiooni tagajärjel tekivad fermendid, mis kiirendavad organismis mitmekesiseid ainete sünteesi, lagunemise ja ümberehituse protsesse. Loomale vajalikkude vitamiinide puudumise või vähesuse korral toidus tekivad väga mitmekesised, kuid teatava vitamiini puudumisel enam-vähem karakteersed ainevahetuse muutused, mis avalduvad avitaminoosside, hüpovitaminoosside või looma resistentsuse (vastupanuvõime) languse näol haigusttekitavate agensite suhtes. Vitamiinide nappuse esmasteks tunnusteks on looma häiritud kasv ning sigimine ja üldse produktsiooni langus. Mõnel puhul võivad hüpo- ja avitaminoossed seisundid tekkida ka siis, kui toit vastavaid vitamiine sisaldab, aga kui organism neid mitmesugustel põhjustel ei suuda omastada või kui ta neid halvasti kasutab. Sellisteks põhjusteks võivad olla häired vitamiinide fosforileeringus või proteidisatsiooniks vajalikkude valkude moodustumises.

Peamiselt talve- ja kevadkuudele langevate hüpovitaminooside kliinilisteks tunnusteks on noorloomade kõhulahtisus, kopsuhaigused, helmintoosid, nõre- ja limavool ninast ja silmadest, jalgade nõrkus, halvatused, krambid, resistentsuse langus igasuguste haiguste suhtes, abordid, päramiste peetus, ahtrus, viljakuse langus, pesakonna nõrk eluvõime jne. Samuti on sel puhul langenud loomsete produktide (inimtoidu) vitamiinisisaldus.

Peamisteks vitamiinide moodustajateks on taimed, kuid mitmeid vitamiine suudab loomorganism sünteesida ka ise kas vastavatest taimse päritoluga inaktiivsetest eelastmetest — provita-

miinidest — või koguni mittespetsiifilistest ühenditest. Nii on lugu A-vitamiiniga, mida loomorganism moodustab vastava fermendi (karotinaasi) toimel taimsest värvainest karotiinist. Samuti hangib loom D-vitamiini harva toiduga valmis kujul, vaid enamasti mõjuta ergosteroolina, muutes selle nahas päikesevalguse abil D-vitamiiniks. Väga mitmeid vitamiine sünteesitakse seedekanalis leiduva mikrofloora poolt; viimasel juhul langeb tavaliselt ära vajadus nende sisaldumise järele toidus. Nii on lugu näiteks täiskasvanud mäletsejalistega tiamiini, riboflaviini, nikotiinhappe ja püridoksiini suhtes. C-vitamiini aga näivad mõned loomad suutvat sünteesida oma kudedes (bakterite abita).

Tänapäev tuntakse üle 50 vitamiini; paljusid neist on eraldatud keemiliselt puhtal kujul ja mitmeid on suudetud moodustada ka sünteetiliselt.

Vitamiinide ehituse mitmekesisuse tõttu pole võimalik nende keemiline jaotus. Nende rühmitamisel arvestatakse nende lahustuvust rasvades (õlides) või vees, mille alusel kõik vitamiinid jaotatakse: 1) rasvas lahustuvateks (lipovitamiinid), kuhu kuuluvad vitamiinid A, D, E ja K (ADEK), ning 2) vees lahustuvateks, kuhu kuuluvad B-rühma vitamiinide kõrval vitamiinid C ja P. See jaotus hõlbustab orienteeruda ka vitamiinide esinemispaikade suhtes, abistab nende ekstraheerimist, nende manustamist jne. Nii näiteks võime koores ja võis leida vaid rasvas lahustuvaid vitamiine ja lõssis üksnes vees lahustuvaid vitamiine.

Vitamiinide nimetustes kasutatakse alfabeedi tähtede kõrval ka nende keemilist koostist, toimelaadi, lähteainet või nende poolt välditavat haigust tähistavat nimetust. Nii näiteks on B_1-vitamiini sünonüümideks tiamiin (tähistab keemilist koostist: väävlit sisaldav amiin), antineuriitiline vitamiin ehk aneuriin (tähistab vitamiini poolt välditavat haigust). E-vitamiin on ühtlasi tuntud sigimisvitamiinina ning steriilsust vältiva ja oksüdeerimist tõkestava vitamiinina.

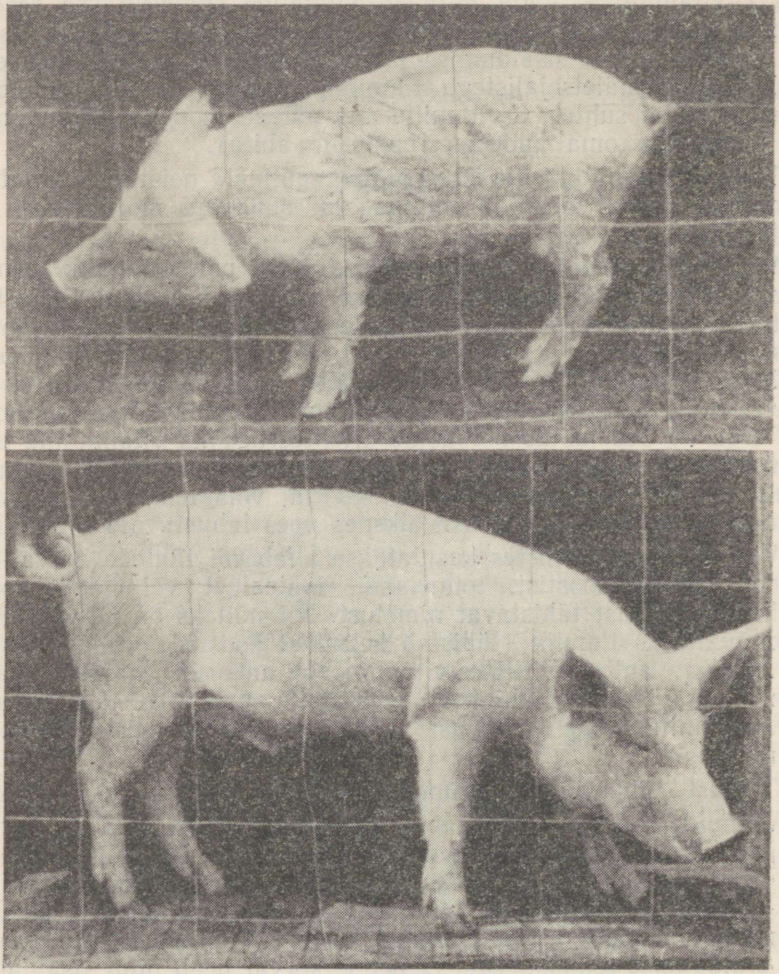
Õpetust vitamiinidest nimetatakse vitaminoloogiaks.

Vitaminoloogia aluste rajajaks on vene õpetlane N. I. Lunin, kes oma vastavasisulise doktoritöö tegi Tartu ülikoolis ja seda siin 1881. aastal kaitses. Tema katsetest selgus, et katseloomi ei saa pikemat aega elus ja normaalse tervise juures hoida üksnes keemiliselt puhaste valkude, rasva, suhkru, soolade ja vee varal, mis eraldatakse piimast, vaid et nende kõrval peab piim sisaldama veel teisi, toitumiseks asendamatuid aineid, mida sel ajal veel ei tuntud.

Kõige arvukam on B-vitamiinide kompleks; siia kuuluvad tiamiin, pantoteenhape, riboflaviin, nikotiinhape, püridoksiin, biotiin, paraamiinbensoehape, koliin, inositool, fooliumhape ja B_{12}-vitamiin. Aga ka C-vitamiin ja rasvas lahustuvad vitamiinid ei ole üksikvitamiinid, vaid koosnevad mitmesugustest mõnevõrra erineva ehitusega ja toimega vitamiinidest, mispärast sobivam on

üksikvitamiini asemel kõnelda A-, D-, K- või C-vitamiinide rühmadest.

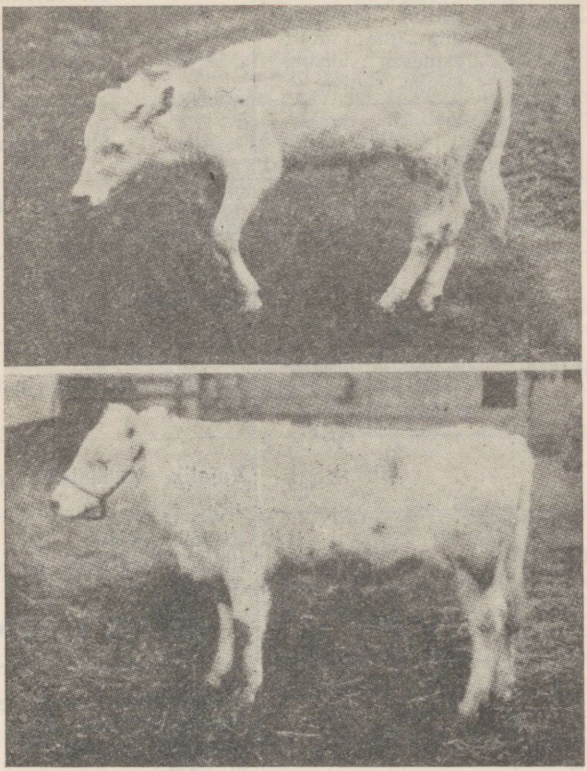
Vitamiinide peamine tähtsus seisab nende osavõtus fermentide moodustamisest. Nad aitavad moodustada koefermente.



Joonis 185. Siga, keda 162 päeva kasvatati A-vitamiini poolest vaese toiduga (ülemine joonis), ja sama siga kaks kuud hiljem, pärast seda, kui ta sai A-vitamiini ainsa tugeva annuse (alumine joonis).

Kümmekond aastat tagasi selgitati see tiamiini, riboflaviini ja nikotiinhappe suhtes. Hiljem aga tõestati sama ka pantoteenhappe, püridoksiini, inositooli, biotiini, paraamiinbensoehappe, fooliumhappe ja B_{12}-vitamiini kohta.

Kuid teataval määral toimivad üksikud vitamiinid ka plastilise materjalina ja energeetiliselt. On kogunenud palju tõendeid selle kohta, et C-vitamiini kasutatakse loomses organismis mitte üksnes ainevahetusprotsesside fermentatiivses regulatsioonis, vaid ka plastilise materjalina veresoonte seinte, sidekoe jne. moodustamisel. Koliinil aga on ka mõnevõrra energeetilist tähtsust.



Joonis 186. D-vitamiini raviv toime rahhiidihaige vasika puhul.

Loomakasvatuse seisukohalt on kõige olulisemad A- ja D-vitamiin ühes nende provitamiinidega kui ka mõned B-kompleksi vitamiinid. Eriti noortel loomadel on nende järele suur vajadus. Linnukasvatuses on nende kõrval vältimatu ka B_2-vitamiin (riboflaviin). Teisi vitamiine sisaldavad õigeaegselt koristatud ja otstarbekalt säilitatud söödad tavaliselt piisavalt või loomad suudavad neid ise vajalikul määral sünteesida (vt. tabeleid lk. 388).

A-vitamiini puudumise puhul söödas esineb looma kasvu peetus ja üldise nõrga arengu kõrval hingamisteede, seedekanali ja täiskasvanud loomadel ka suguorganite epiteeli osaline sarvestu-

Andmed vitamiinide sünteesimise kohta mäletsejaliste eesmagude mikrofloora poolt ja vitamiinide vajadus mäletsejaliste toidus

Vitamiin	Sünteesitakse eesmagude mikrofloora poolt või mitte	Kas vitamiinisisaldus on loomatoidus vajalik või mitte
A	Ei. Väga nõrk karotiini sünteesimisvõime näib esinevat üksnes lamba sooles	On vajalik
D	Ei	On vajalik
E	Ei	Vajalik vasikatele, talledele ja täiskasvanud veistele
K	Jah	Ei ole vajalik, välja arvatud juhud, kui toit sisaldab kumariini
Tiamiin (B_1-vitamiin)	Jah, kuid oletatavasti üksnes väikestes kogustes	Vajalik vasikatele ja talledele
Riboflaviin (B_2-vitamiin)	Jah	Vajalik vasikatele ja talledele
Nikotiinhape (PP-vitamiin)	Jah	Ei ole vajalik, kui ratsioon on rikas trüptofaani poolest
Püridoksiin (B_6-vitamiin)	Jah	Vajalik vasikatele
Biotiin (H-vitamiin)	Jah	Mõnelt poolt peetakse vajalikuks vasikatele, kuid teiselt poolt arvatakse, et ka vasikad teda toidus ei vaja
Pantoteenhape	Jah	On vajalik
Koliin	Ei ole teada	Vajalik, kui toit sisaldab vähe metioniini
Fooliumhape	Jah	On vajalik
B_{12}	Jah	Vajalik lammastele, kui toit on kehv koobalti poolest
Askorbiinhape (C-vitamiin)	Hävib vatsas	Ei ole vajalik mingisuguses eas

	Vitamiini nimetus	Allikad	Toimemehhanism	Avitaminoosi tunnused
Rasvas lahustuvad vitamiinid (A, D, E, K)	Akseroftool, antiinfektsioosne vitamiin ehk A-vitamiin (aktiviseeritud karotiin)	Kalamaksaõli, rebu, või ja täispiima kõrval rikkalikult punases porgandis (karotiini näol), haljas rohus, ristikus ja lutsernis. Oksüdeerub heina pikaajalise kuivatamise korral, säilib sileerimisel ja keetmisel. Valgetes porgandites ja kartulites puudub. Karotiin muutub maksas (seal peensooles) fermendi karotinaasi toimel akseroftooliks. Väike on selline võime karusloomadel, mispärast neid tuleb varustada puhta A-vitamiiniga	Võtab osa kudedes hapendumis- ja taandumisprotsessidest. Vajalik kõikidele põllumajandusloomadele (karotiini näol iga 100 kg eluskaalu kohta 15—50 mg). A-vitamiini kasutamine on (sea puhul) ligi 3 korda efektiivsem kui karotiini kasutamine samas koguses	Kasvu-, sigimis- ja tasakaaluhäired. Kasvu langus ja peetumine, kseroftalmia ehk kuivsilmsus. Hüpovitaminoosi korral ahtrus, abordid, loodete suremine, elujõuetud järglased, kanapimedus. Väike vastupanu nakkuste (paratüüfuse ja kolibatsilloosi) suhtes. Pinnaepiteeli sarvestumine ja sellest sõltuvalt seede-, hingamis- ja kuse-suguelundite talitluse häired. Närvikoe degeneratsiooni tagajärjel tasakaalutu kõnnak, seal pea viltuhoidmine, osaline halvatus. A-hüpovitaminoos esineb eeskätt noorloomadel ja lindudel
	Kaltsiferool, antirahhiitiline vitamiin ehk D-vitamiin	Rikkalikult kalamaksaõlis, piimas, rebus. Taimedes puudub, kuid tekib heina kuivatamisel päikese käes. Sünteesub nahas leiduvast (7-dehüdro-) kolesteroolist päikeselt ja elavhõbeda-kvartslambist pärinevate ultraviolettkiirte toimel. D-vitamiinirikas toit suurendab piima ja munade D-vitamiini sisaldust talvel	Tagab Ca ja P normaalset ainevahetust, skeleti normaalset arengut ja soodustab Ca ja P imendumist soolest	Noorloomadel (vasikatel ja põsastel) areneb r a h h i i t — luud deformeeruvad Ca vähesuse tõttu. Ca- ja P-sisaldus veres langeb (seal 10—12 milligrammilt vere 100 milliliitris kuni 6 milligrammini). Tavaliselt piisab loomale nahasisesest sünteesist, välja arvatud tiined ja lakteerivad loomad. Kasvu seisak, kehvveresus, isu puudumine. Areneb eriti talvel, kui loomad ei pääse välja (ultraviolettkiirte kätte)
	Tokoferool ehk E-vitamiin (steriilsust vältiv vitamiin)	Esineb lutserni-, ristiku-, nõgese- ja salatilehtedes, taimeseemnetes ja eriti nisu-, rukki- ja odraidudes. Loomade normaalse söötmise puhul tema puudust ei esine. Saadakse ka sünteetilisel teel	Võtab osa hapendumis- ja taandumisprotsessidest, toimides H ülekandjana. Tema puudumisel tekivad lipoidide ainevahetuses toksilised produktid, millede toimel looted hävivad	Looted hävivad ja resorbeeruvad vitamiini puudumise korral toidus; isasloomadel on spermiogenees häiritud; lindudel langeb munatoodang. E-vitamiini vähesus suurendab abortide sagedust brutselloosi ja märade nakkava abordi puhul. Seal esinevad sigimishäirete kõrval E-avitaminoosi korral ka düstroofilised muutused lihastes; ühenduses sellega muutub sea käik jäigaks ja koordineerimatuks
	Koagulatsioonivitamiin ehk K-vitamiin	Esineb rohelistes taimedes, eriti lutsernis, porgandites ja kapsastes. Imetajatel sünteesitakse soole mikroorganismide poolt. Imendub sapphapete toimel	K-vitamiin on vajalik vere hüübimiseks (protrombaasi tekkeks maksas)	Kanadel, hanedel ja partidel tekivad K-vitamiini puudumise korral kehvveresus ja verevalumid siseorganites. Vere hüübimise võime väheneb
Vees lahustuvad vitamiinid	Tiamiin, aneuriin ehk B_1-vitamiin	Esineb rikkalikumalt hernestes, ubades, aedviljas, lihas, pärmis, kliides. Mäletsejalistel sünteesitakse eesmagude bakterite poolt, mistõttu nad teda toidus ei vaja. Sünteesitud ka kunstlikult. Paljudes toorkalades leidub tiamiini lõhustav ferment tiaminaas, mispärast kala tuleb sööta (karusloomadele) keedetult	Võtab osa süsivesikute ainevahetusest, olles karboksülaasi ja dehüdraasi kofermendiks. Viimased katalüüsivad püroviinamarjahappe hapendumist, mis B_1-vitamiini puudumisel kuhjub mürgisena kudedes. Loomsed koed B_1-vitamiini olulisel määral salvestada ei suuda, mispärast B_1-avitaminoos areneb kiiresti	Isu kadu, oksendus, kõhulahtisus, häiritud liikumine. Degeneratiivsed muutused närvisüsteemis (polüneuriit), lihastes ja endokriinelundites. Vastav krampide ja halvatustega lõppev haiguspilt kannab beribeeri nimetust. B_1-avitaminoosi all kannatavad sagedamini põllumajanduslinnud (kanad, haned) ja karusloomad
	Riboflaviin ehk B_2-vitamiin	Hulgaliselt pärmis, kliides, tomatis, kapsas, lutsernis, timutis, maksas, rebus, täis- ja kooritud piimas. Mäletsejaliste eesmagudes sünteesub mikroorganismide poolt (imikueas aga veel mitte)	On flaviinfermentide koostisosa ja aitab nende kaudu kaasa bioloogilisel hapendumisel. Esineb kõikides taimsetes ja loomsetes rakkudes. Hõlbustab toitainete assimilatsiooni ja toidu energia vabanemist. Tal on otsene mõju toidu kasutamise määrale	Vähene isu, pidurdatud kasv, sassis karvkate, naha ja silmade häired (seal silmad rähmas, silmalaud pundunud, lääts kattub kaega). Pulss ja hingamine aeglased, kehatemperatuur langenud
	Nikotiinhape, pellagravastane vitamiin ehk PP-vitamiin	Esineb hulgaliselt õllepärmis, nisu- ja rukki-idudes, kliides. Sünteesitakse ka soolebakterite poolt. Keetmisel ei hävi	Esineb mitmete hapendumisfermentide koostisosana ja tekib organismis oletatavasti trüptofaanist. Avitaminoosinähud kaovad niihästi nikotiinhappe kui ka trüptofaani manustamisel	Pellagra. Naha ja seedeorganite häired (kõhulahtisus). Esineb sigadel ja hanedel. Seal leiduvad kärbumisprotsessid käär- ja pärasooles
	Askorbiinhape, skorbuudivastane vitamiin ehk C-vitamiin	Esineb taimsetes produktides — kartulites, kapsastes, salatis, tomatites, eriti sidrunites ja apelsinides. Rikkad on C-vitamiini poolest noored männi- ja kuuseokkad. Sünteesitakse kunstlikul teel. Hävib kergesti kuumutamisel ja hapendumisel	Põllumajandusloomadel sünteesub organismis igasuguses eas, nad vajavad selleks aga piisavalt vitamiine A_1, B_2 ja PP. Hävib toidus manustatuna (mäletsejalistel) vatsas. Soodustab põrsaste kasvu ja tõstab nende resistentsust nakkuste suhtes	Skorbuut inimesel, ahvidel ja merisigadel
	Aneemiavastane vitamiin ehk B_{12}-vitamiin (tsüanokobalamiin)	Esineb loomade maksas	Tagab taimse valgu küllaldase kasutamise looma poolt, lähendades taimse valgu väärtust loomsele valgule. Tema sisaldusest sõltub suurel määral loomse valgu kõrge bioloogiline väärtus. B_{12}-vitamiin moodustab osa nn. loomse valgu faktorist. Sisaldab koobaltit ja võib sünteesuda ka sea peensooles	Pernitsioosne aneemia. Luuüdi täitub noorte vererakkudega, mis verre ei pääse. Selle vitamiini vähesuse korral toidus toob emis vähem põrsaid ja põrsaste eluvõime on langenud

mine, millega kaasneb vastavate organite kaitseomaduste langus; samal ajal aga tõuseb eelsoodumus mitmesuguste nakkuste suhtes ning organite normaalne seede-, imendamis- või sekretoorne talitlus on häiritud (joonis 185).

A-vitamiini kasutavad loomad tavaliselt karotiini näol, mis kahjuks heina valmistamisel ja säilitamisel hõlpsasti hävib. Hästi säilib karotiin seevastu silos.

D-vitamiini on loomses toidus hoopis vähe; päikese käes kuivanud heinas leidub teda vaid tähtsusetul hulgal. Tema peaaegu ainsaks tekkemooduseks on nahakaudne süntees päikesevalguse käes. Kuid tähendatud süntees on sügis- ja talvekuudel mõnikord mittepiisav ka siis, kui loomi regulaarselt välja (päikese kätte) jalutama lastakse. Sel puhul tuleb loomi D-vitamiiniga varustada täiendavalt kunstlikul teel vitamiinipreparaatide (kalamaksaõli jt.) näol (joonis 186).

A- ja D-vitamiini manustamine põrsaste toidule võib nende juurdekasvu suurendada kuni 20% võrra. Eriti oluline on noorloomade varustamine A- ja D-vitamiiniga nende üleviimisel kooritud piimast koosnevale toidule, sest lipovitamiine kooritud piim ei sisalda.

ANTIBIOOTIKUD

Antibiootikuteks nimetatakse mikroorganismide (seente, kiirikseente ja bakterite) poolt moodustatavaid keemilisi aineid, mis teiste mikroobide sigimist pidurdavad või neid hoopis hävitavad. Antibiootikute moodustamine on omane vaid vähestele mikroorganismidele ja sedagi juhul, kui neid kasvatatakse spetsiaalsetel (komplekssetel orgaanilisi aineid sisaldavatel) söötmetel ja eritingimustes. Keemilise sünteesi teel on senini antibiootikutest valmistatud üksnes penitsilliini ja klooramfenikooli.

Antibiootikute keemiline iseloom, füüsikalised omadused, valikuline toime teistele mikroorganismidele jne. on väga erinevad. Mõned antibiootikud on mikroobide kõrval toksilised ka loomadele, teised, näiteks penitsilliin, on aga suhteliselt mürgitud kõrgemate loomade rakkudele. Antibiootikuid, mis on mürgised nakkushaigusi põhjustavatele mikroorganismidele, mitte aga inimese või looma organismile, kasutatakse tänapäeval väga laialdaselt nakkushaiguste raviks.

Viimase 15 aasta jooksul on isoleeritud mitusada antibiootilist ainet, kuid neist on ainult umbes 20 osutunud tõhusateks ravivahenditeks (penitsilliin, streptomütsiin, klooramfenikool, aureomütsiin, terramütsiin, neomütsiin jt.).

Antibiootikute valikuliselt toksilise toime ulatust nimetatakse antibiootiliseks spektriks. Mõnedel antibiootikutel on väga lai spekter, sest nad toimivad üheaegselt nii bakterite erinevatele liikidele kui ka seentele; nii näiteks kasutatakse penitsilliini väga erinevate nakkushaiguste puhul, mida põhjustavad mitmesu-

gused kokid, gram-positiivsed bakterid ja spiroheedid; teised seevastu (nagu biomütsiin) on väga kitsa spektriga.

Terapeutilise kasutamise kõrval rakendatakse antibiootikuid ka mitmesuguse bioloogilise materjali (näiteks vaktsiinide, loomade seemnevedeliku jt.) säilitamisel ja viimastel aastatel ulatuslikult ka loomakasvatuses, siin eeskätt kui noorloomade kasvu stimuleerivaid aineid. Järgnevalt püüamegi antibiootikute toimet ja nende tähtsust iseloomustada just zootehnilisest seisukohast lähtudes.

Antibiootikute toime iseloom loomorganismile on veel alles oletuste staadiumis. Ilmne näib olevat see, et nende mitmekülgne toime avaldub kõigepealt loomade kasvu pidurdavasse seedekanali mikrofloorasse. See järeldub kaudselt asjaolust, et loomade kasv ebahügieeniliste pidamistingimuste puhul oluliselt pidurdub. Nii näiteks on vanades kanalates peetud tibud ühekuuses vanuses märgatavalt kergemad (170 g) uutes kanalates üleskasvatatuist (250 g). Ühtlasi on täheldatud, et antibiootikute lisamine söödale on tavaliselt efektiivsem majandites, kus ruumid on alati täidetud loomadega ning seetõttu tugevamalt nakatatud. Võib oletada, et antibiootikud toimivad profülaktiliselt haiguste suhtes, mis põhjustavad kasvu pidurdust ja surevuse suurenemist. Mainitud oletust kinnitavad katsed, milledes lindude kaaluiive vähenes nende rooja lisamise puhul söödasse. Kui aga üheaegselt roojaga söödale lisatakse antibiootikuid, siis selline rooja kasvu-pidurdav toime kaob.

Kõik täheldatu seletub antibiootikute pidurdava toimega kahjuliku mikrofloora teatavatele rühmadele. Samal ajal aga võib oletada ka antibiootikute toniseerivat toimet loomorganismile, mille tagajärjel organismi immuunsus kasvab.

Antibiootikud ei pidurda soolestiku kogu mikrofloorat. Vastupidi, mikroobide sisaldus sooles koguni suureneb antibiootikute kasutamise korral, kuid üksikute bakterite liikide suhe muutub, kusjuures eriti väheneb kolibakterite hulk. On võimalik, et antibiootikute toimel intensiivistub teatavates mikroorganismides mõningate kasvu soodustavate (praegu veel tundmata) vitamiinide produktsioon. Linnud, kelledel soole mikrofloora puudub nende üleskasvatamise tõttu steriilsetes tingimustes, ei reageeri antibiootikutele kasvu kiirendamisega. Antibiootikud toimivad soole mikrofloorale otseselt. Sellega seletub, miks antibiootikute toime loomade kasvu kiirendamise seisukohalt on efektiivsem suukaudse kasutamise korral parenteraalse (süstimiskaudse) manustamisega võrreldes.

Mainitud bakteriostaatilise toime kõrval avaldub antibiootikute toime veel mitmes teises suunas.

Antibiootikute kasutamine soodustab teatavate amiinhapete (tsüsteiin, metioniin, lüsiin) imendumist sooles, mõjustab vitamiinide, amiinhapete jt. ainete ainevahetust, vähendab B_1-vitamiini vajadust, soodustab B_{12}-vitamiini, biotiini ja riboflaviini paremat salvestumist organismis, stimuleerib süsivesikute ja mineraalainete (eriti Ca) omastamist, toitainete ökonoomsemat kasutamist

looma poolt ning kiirendab plastiliste ainete moodustumist organismis. Küllaldase vitamiinisisaldusega sööda kasutamise puhul väheneb antibiootikute kasutamise efekt märgatavalt.

Antibiootikutel on ka märgatav profülaktiline toime noorloomade mao-soolkanali ja hingamisorganite haiguste puhul.

Antibiootikute lisamine söödale koguses 10—20 g (tibude puhul isegi 1—2 g) ühe tonni sööda kohta soodustab noorloomade ja noorlindude kasvu. Selles osas on antibiootikutest kõige efektiivsemad aureomütsiin (kloortetratsükliin) ja terramütsiin (oksütetratsükliin). Märgatavalt väiksemat efekti saavutatakse penitsilliini, streptomütsiini jt. kasutamisel. Aureomütsiini kasutades suureneb vasikate, põrsaste, tallede ja tibude kasvu kiirus 15—80% võrra, terramütsiini korral 18—90%, keskmiselt 20—30%. Valgu ja vitamiinide suhtes täisväärtusliku sööda korral on antibiootikute kasvu-stimuleeriv toime märgatavalt väiksem kui mittetäisväärtusliku sööda puhul.

Tuleb samas tähendada, et antibiootikute varal pole võimalik looma kasvu kiirust ja looma suurust piiritult tõsta.

Antibiootikute lisamine täiskasvanud loomade söödale on vähe efektiivne ja ökonoomilises mõttes tulutu. Kanade munevus antibiootikute tavaliste dooside kasutamisel märgatavalt ei suurene, kuid selliselt söödetud kanade munade koorumisprotsent on suurem ja tibude surevus väiksem. Märgatavamaid tulemusi saadakse kanade langenud munaproduktsiooni tõstmisel antibiootikute kõrgete dooside (50—1000 g iga tonni sööda kohta) kasutamise korral.

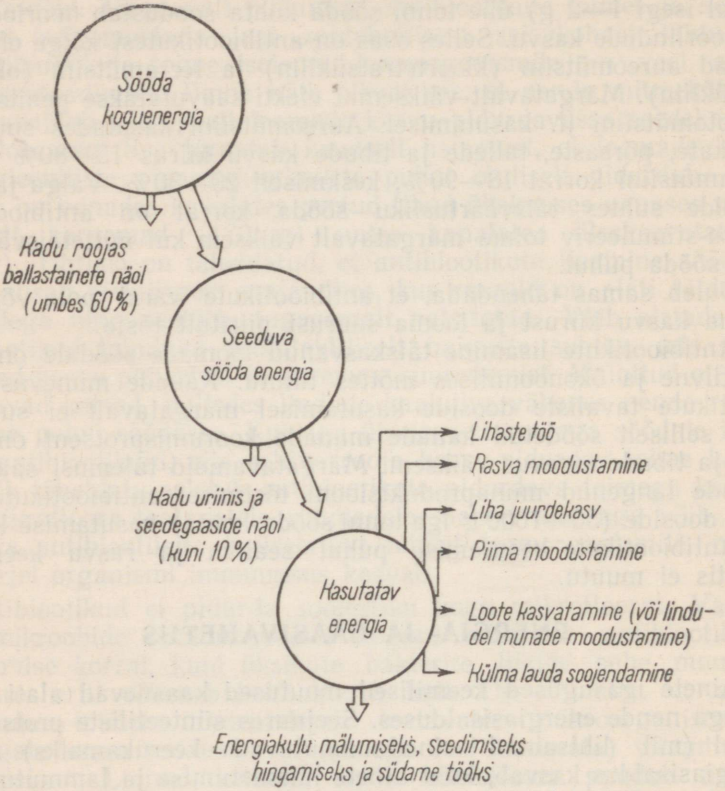
Antibiootikute kasutamise puhul sealiha ja rasva keemiline koostis ei muutu.

ENERGIA- JA GAASIVAHETUS

Ainete igasugused keemilised muutused kaasnevad alati muutustega nende energiasisalduses. Seejuures sünteetiliste protsesside puhul (mil lihtsamad ained muutuvad keerukamaiks) ainete energiasisaldus kasvab, kuid ainete lihtsustumise ja lammutusprotsesside puhul tekkivate ainete summaarne energiasisaldus on väiksem kui lähteainetel. Ained sisenevad organismi toidu näol suhteliselt energiarikastena, kuid orgaaniliste ainete jäägid lahkuvad organismist, olles oma keemilisest energiast vabanenud hoopis (süsivesikud ja rasvad) või vähemalt väga olulisel määral (valkained). Ka mineraalainete organismisisesed keemilised muutused kulgevad energiasisalduse muutustega, kuid et nad organismi sisenevad ja siit lahkuvad enam-vähem võrdsete ühendite kujul, siis nad organismi kogu- ehk summaarset energiavahetust ei mõjusta. Loomorganism hangib energiat üksnes toidu orgaanilistest ainetest: süsivesikutest, rasvadest ja valkudest; mineraalained ja vesi organismi energeetiliselt ei rikasta.

Organism vajab energiat ainevahetuse igasuguste sünteetiliste (assimilatoorsete) protsesside puhul (keha enda koostisosade,

seedenõrede, piima, villa jne. moodustamisel), kehatemperatuuri säilitamiseks ja lihaste liigutusteks (joonis 187). Ükski organism ei saa elada ilma energia väljaspoolse juurdevooluta. Taimedel on selliseks energiaallikaks päikesevalgus, loomadel aga toidu orgaanilistes ainetes peituv keemiline energia.



Joonis 187. Söödaenergia kasutamine loomorganismi poolt.

Orgaaniliste ainete potentsiaalne ehk keemiline energia muutub ainete lagunemisel teisteks energialiikideks, peamiselt soojusenergiaks, vähemal määral lihaste mehaaniliseks energiaks ja hoopis väikeses koguses elektriliseks energiaks. Aga et mehaaniline ja elektriline energia organismis omakorda soojuseks muutuvad, siis on võimalik organismi energiabilanssi täiel määral mõõta soojusenergia näol.

Juba möödunud sajandi alguspoolel tõestati, et energia jäävuse seadus kehtib orgaanilises looduses: nii palju, kui kulub energiat lähteainetest teatava ühendi moodustamiseks, niisama palju vabaneb energiat saadud ühendi lammutumisel tema lähteaineteks.

Energia mõõtühikuna kasutatakse füsioloogias kilokalorit (kcal), s. o. soojushulka, mis on vajalik 1 liitri vee temperatuuri tõstmiseks 1° C võrra.

Ainete energiasisaldust mõõdetakse energiahulgaga, mis nende teatavast kogusest (tavaliselt 1 grammist) vabaneb täieliku põlemise ehk oksüdatsiooni puhul. Täielikult hapnikuga ühinenud ained (näiteks süsivesikud veeks ja süsihappegaasiks oksüdeerunuina) keemilist ehk potentsiaalset energiat ei sisalda.

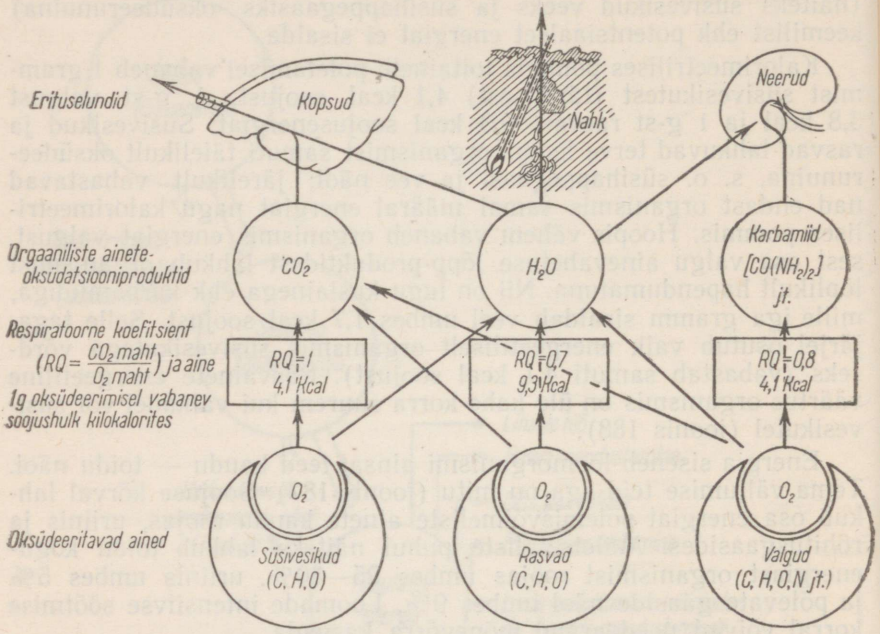
Kalorimeetrilises pommis toitainete põletamisel vabaneb 1 grammist süsivesikutest (tärklisest) 4,1 kcal soojust, 1 g-st valgust 5,8 kcal ja 1 g-st rasvast 9,3 kcal soojusenergiat. Süsivesikud ja rasvad lahkuvad terve looma organismist samuti täielikult oksüdeerunuina, s. o. süsihappegaasi ja vee näol; järelikult vabastavad nad endast organismis samal määral energiat nagu kalorimeetrilises pommis. Hoopis vähem vabaneb organismis energiat valgust, sest osa valgu ainevahetuse lõpp-produktidest lahkub organismist lõplikult hapendumatuna. Nii on lugu kusiainega ehk karbamiidiga, mille iga gramm sisaldab veel umbes 1,7 kcal soojust. Selle tagajärjel osutub valk energeetiliselt organismis süsivesikutega võrdseks (vabastab samuti 4,1 kcal soojust). Rasvainete energeetiline väärtus organismis on üle kahe korra suurem kui valkudel või süsivesikutel (joonis 188).

Energia siseneb loomorganismi ainsat teed kaudu — toidu näol. Tema väljumise teid aga on mitu (joonis 187). Soojuse kõrval lahkub osa energiat põlemisvõimeliste ainete kaudu roojas, uriinis ja röhitusgaasides. Mäletsejaliste puhul näiteks lahkub toidu koguenergiast organismist roojas umbes 25—30%, uriinis umbes 5% ja põlevate gaaside näol umbes 9%. Loomade intensiivse söötmise korral võivad need arvud mõnevõrra kasvada.

Energiabilansi määramine toimub organismi sisenevate ja sealt väljuvate energiahulkade võrdlemise teel. Energia sisenemine fikseeritakse toitevahendite proovide kuivolluse põletamise teel. Väljutatava energia vormidest määratakse samal teel rooja, uriini ja põlevate gaaside (peamiselt metaani) energia, kuid soojuse näol kehast lahkuva energiahulga kindlakstegemiseks kasutatakse kahte erinevat teed — otsest ja kaudset kalorimeetriat.

Otsene kalorimeetria teostub kalorimeetrilise kambri ehk biokalorimeetri abil, mis suurtele loomadele kohandatuna kujutab endast koos abiseadistega keerukat laboratooriumi. Kamber ise koosneb vaskseinaga ümbritsetud, välismaailmast hermeetiliselt eraldatud ruumist looma paigutamiseks. Sisemisest seinast on õhuruumidega eraldatud kaks või mitu välisseina; nende vahel asetsev seisev õhk säilitatakse kogu katseaja kestel ühesugusel temperatuuril, mis võrdub kambri loomaruumi temperatuuriga katse algul. Looma poolt katseaja kestel produtseeritud soojus kõrvaldatakse kambri laes asetsevas torustikus voolava vee kaudu, kusjuures kõrvaldatava (looma poolt produtseeritud) soojuse hulk arvutatakse sisse- ja väljavoolava vee tempera-

tuuri vahe ja väljavoolava vee koguse kaudu. Ühtlasi on kalorimeetrilised kambrid varustatud ka hapniku juurdevoolu ja süsihappegaasi äravoolu võimaldavate ja nimetatud gaaside hulka mõõtvate seadistega. Aparaadi ehituse ja käsitsusviisi keerukuse tõttu kasutatakse kalorimeetrilisi kambreid vaid vähestes kesksetes uurimisasutustes.



Joonis 188. Orgaaniliste ainete põlemissoojus, respiratoorne koefitsient, oksüdatsiooniproduktid ja viimaste eritumise teed. (O r i g.)

Hoopis levinumalt kasutatakse kaudse kalorimeetria meetodit, mis rajaneb gaaside ainevahetuse määramise abil saadud andmestikul ja mille teostamine on seetõttu hoopis lihtsam. Pealegi on kontrollkatsete varal selgunud, et kaudse kalorimeetria teel saadud andmed langevad lähedalt kokku otsese kalorimeetria andmestikuga.

K a u d s e k a l o r i m e e t r i a viis seisab vabanenud energiahulga määramises teatava aja kestel äratarvitatud hapniku ja vabanenud süsihappegaasi hulga abil. Lugu on selline, et respiratoorse koefitsiendi (süsihappegaasi ja hapniku ruumalase suhte) teatava suuruse puhul vabaneb hapniku kindlast hulgast alati kindel kalorite hulk. Õeldut iseloomustavad tabelandmed lk. 395.

Esitatud suhete kasutamisel energia ja oksüdeerunud ainete hulga arvutamiseks tuleb kindlaks määrata teatava (katse-) aja kestel äratarvitatud O_2 ja väljutatud CO_2 hulk, kusjuures viimane on vajalik respiratoorse koefitsiendi leidmiseks. Täpsema arvutuse

Toitaine liik	Vajalik O_2 hulk liitrites	Moodustuv CO_2 hulk liitrites	Respiratoorne koefitsient	Energiasisaldus kcal-tes	1 liitrist kasutatud O_2-st vabanev energiahulk kcal-tes (hapniku kaloriline koefitsient)
1 g süsivesikuid	0,83	0,83	1,0	4,2	5,05
1 g rasvu	2,02	1,43	0,7	9,4	4,65
1 g valke	0,96	0,77	0,8	4,3	4,48

puhul vajaksime lisaks sellele veel uriinilämmastiku hulka, et sellest arvutada oksüdeerunud valgule langevat O_2 ja CO_2 mahtu. Valgu oksüdatsiooniks kulunud O_2 hulga leidmiseks korrutame uriinilämmastiku hulga grammides 6,0-ga (uriini N hulk on vastavast valguhulgast 6,25 korda väiksem; selle tõttu oleks tema igale grammile langev hapnikuhulk 6,25 korda suurem igale valgu grammile langevast O_2 hulgast, seega $0{,}961 \times 6{,}25 = 6{,}0$) ja CO_2 hulga fikseerimiseks peame uriinilämmastiku hulka korrutama 4,8-ga ($0{,}771 \times 6{,}25$). Leitud O_2 ja CO_2 hulgast valgule kuuluva osa lahutades leiame mittevalgulise respiratoorse koefitsiendi, mille kaudu siia kuuluva hapnikuhulga põhjal leiame rasvast ja süsivesikutest vabanenud energiahulga kaloreis vastavate tabelite kasutamisel, milles O_2 soojuse produktsiooni võime on esitatud võimalikult kõikide vahepealsete respiratoorse koefitsiendi (RQ) suuruste jaoks.

Süsivesikute ja rasva segu oksüdatsiooni analüüs

RQ	Kogu soojusest produtseeritud %-des		Kalorite hulk iga tarvitatud O_2 liitri kohta
	Süsivesikutest	Rasvadest	
0,707	0	100,0	4,686
0,71	1,10	98,9	4,690
0,72	4,76	95,2	4,702
0,73	8,40	91,6	4,714
0,74	12,0	88,0	4,727
0,80	33,4	66,6	4,801
0,90	67,5	32,5	4,924
1,00	100,0	0	5,047

Sageli jäetakse energiabilansi määramisel valk arvestamata tema vähese osatähtsuse tõttu energiavahetuses.

Äratarvitatud hapniku ja vabanenud süsihappegaasi hulga mõõtmiseks hangitakse väljahingatavat õhku vastava hingamismaski varal, mis on ühendatud väljahingatud õhu hulka määrava gaasimõõtjaga ja ekspireeritud õhku koguva kummikotiga (joonis 189).

Tühja kotti kogutud õhku analüüsitakse hapniku- ja süsihappegaasisisalduse suhtes ja võrreldes saadud andmeid O_2- ja CO_2-sisaldusega atmosfäärses (sissehingatavas) õhus, leitakse organismi poolt äratarvitatud O_2 ja vabastatud CO_2 hulk katseaja kestel.



Joonis 189. Väljahingatava õhu kogumine maskimeetodil. Põllumajandusteaduste doktori prof. P. Arandi poolt teostatavas katses kogutakse väljahingatud õhk väliskeskkonnast hermeetiliselt eraldatud torustiku kaudu analüüsi otstarbel kummi- (Douglase) kotti. Teatava aja kestel väljahingatud õhu hulk määratakse torustiku teele asetatud gaasimõõtja abil.

Kaudsel viisil teostatavat kalorimeetriat selgitame järgmise näite varal.

Nelja tunni kestel kasutas kana 5,58 liitrit hapnikku, väljutades samal ajal 3,97 liitrit süsihappegaasi (gaaside mahtu arvestatakse 0° temperatuuril ja 760 mm Hg rõhu juures). Respiratoorne koefitsient osutus seega siin võrdseks (3,97:5,58=) 0,71-ga. Ülalesitatud tabelist näeme, et sellise respiratoorse koefitsiendi puhul

hapniku igast liitrist vabaneb 4,69 kcal soojust. Seega võrdub katseaegse soojuse koguproduktsioon (5,58×4,69=) 26,17 kcal-ga. Samast soojushulgast osutub tabeli põhjal 1,10% pärinevaks süsivesikutest ja 98,9% rasvast. Seega pärineb (26,17 kcal×0,011=) 0,29 kcal süsivesikutest, mida sel puhul oksüdeerus (0,29:4,1=) 0,07 g, ja (26,17 kcal×0,989=) 25,88 kcal rasvadest, mida oksüdeerus (25,88:9,3=) 2,78 g.

Mäletsejalistel mõjustab respiratoorse koefitsiendi suurust eesmagudes käärimisel tekkiv süsihappegaas, mida kaudsel kalorimeetrimisel peab arvestama.

Loomade söötmise õpetuses kasutatakse järgmisi mõisteid: 1) b r u t o e n e r g i a, mis võrdub kalorimeetrilises pommis määratud toidu koguenergiaga; 2) s e e d u v e n e r g i a, mis võrdub brutoenergiaga, millest rooja energiasisaldus on lahutatud; 3) v a h e t u s e n e r g i a, mis võrdub brutoenergiaga, millest on lahutatud rooja, uriini ja metaani energiasisaldus; järelikult on see toidu keemiline energia, mis organismis võib ümber muutuda teisteks energialiikideks; 4) n e t o e n e r g i a, s. o. vahetusenergia, millest on lahutatud seedetööga kaasuv soojushulk. Netoenergia võrdub seega brutoenergiaga, millest kõik võimalikud energiakaod on lahutatud.

Vahetus- ehk muunduva energia hulga arvutamist selgitame järgmise näitega.

Kinnislehm, 450 kg. Toidu hulk ja koostis: 0,4 kg sojatangu, 3,0 kg põhku ja 20 kg naereid.

Toidu põlemissoojus			22 090 kcal
Rooja	„	7 747 kcal	
Uriini	„	535 „	
Metaani	„	1 587 „	9 869 „
		Vahetusenergia	12 221 kcal

Selles näites moodustab vahetusenergia brutoenergiast ainult 55,3%, millest järeldub, et toidu keemilise energia paratamatu kadu mäletsejalistel on võrdlemisi ulatuslik. Mõlema energiavormi suuruse võrdlus osutub toidu hindamise seisukohalt sageli väga oluliseks.

Gaaside vahetuse suurus

Gaaside vahetuse suurust mõõdetakse teatava ajaühiku kestel äratarvitatud hapniku ja väljutatud CO_2 kogusega. Selle määr on ainevahetuse intensiivsuse iseloomustajaks. Ühes tunnis igale eluskaalu kg-le langevat gaaside vahetuse keskmist määra näitavad andmed lk. 398.

Nagu siit nähtub, erineb gaaside vahetus liigiti. Üldiselt on gaaside vahetus lindudel suurem ja kõigusoojastel loomadel (konn) väiksem imetajate omast. Väikestel loomadel on gaaside vahetus

Liik	Tarvitatud O_2 kogus sm^3-tes	Produtseeritud CO_2 kogus sm^3-tes
Hobune, puhkav	253	241
„ töötav	1780	1643
Veis	385	383
Lammas	347	304
Siga	331	302
Kana	831	678
Varblane	6710	5335
Konn	49	37

suhteliselt elavam kui suurtel, sest nende relatiivselt suurem välispind põhjustab ulatuslikumat soojuse kadu. Teistest gaaside vahetuse suurust mõjustavatest teguritest nimetame looma iga, sugu, seedetalitlust, tööd ja temperatuuri.

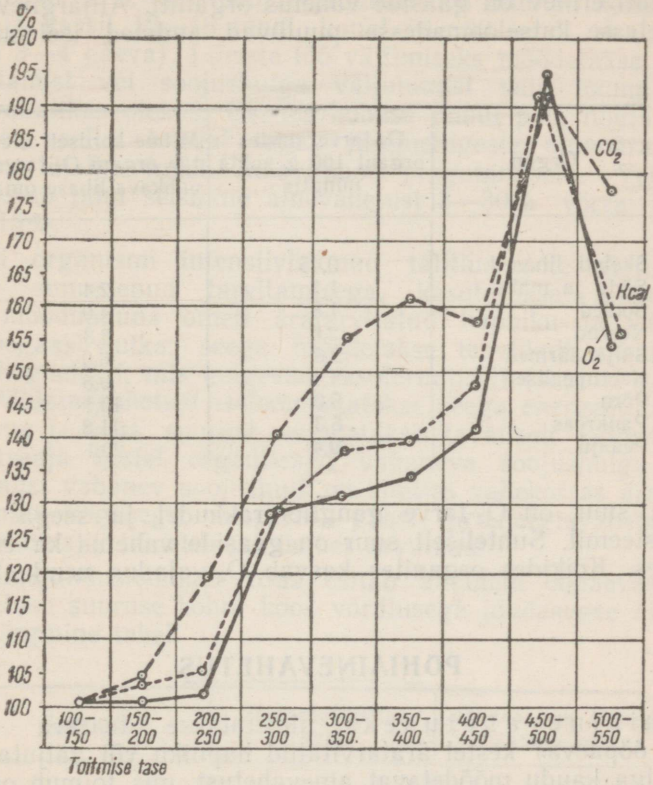
Isasloomadel on gaaside vahetus kuni 10% kõrgem kui emastel. Noortel ületab ta täiskasvanute või vanade loomade oma 1,5—2-kordselt. Vasikatel ja talledel muutub ta täiskasvanute gaaside vahetusega võrdseks 2—2,5-kuuselt. Seedetalitlus tõstab gaaside

Andmed kõrgetoodanguliste lehmade gaaside vahetuse ja soojuseproduktsiooni suuruse kohta (Silovi järgi, 1950)

Näitajad	Keskmised (185 katsest)	Kõikumised	
		minimaalne	maksimaalne
Välja hingatud õhku 1 minutis (liitrites)	73,8	52,6	113,9
Hingamise minutisagedus	24	15	48
Hingamisõhu maht (hingamissügavus) liitrites	3,05	1,66	4,30
Ära kasutatud hapnikku (%-des)	3,40	1,40	5,99
Väljutatud süsihappegaasi %	2,91	1,31	4,20
Kasutatud hapnikku 1 tunnis liitreid	150,98	52,08	314,10
Väljutatud CO_2 1 tunnis liitreid	127,32	52,98	232,20
Tarvitatud O_2 1 kg kehakaalu kohta 1 tunnis liitreid	0,277	0,112	0,597
Väljutatud kehakaalu iga kg kohta 1 tunnis CO_2 liitreid	0,234	0,108	0,454
Kasutatud O_2 iga 1 m^2 kehapinna kohta 1 tunnis liitreid	21,49	7,63	45,93
Väljutatud CO_2 kehapinna iga m^2 kohta 1 tunnis liitreid	18,19	8,25	34,62
Organismi soojuseproduktsioon kcal/t.	733,72	378,03	1470,94
Sama kehakaalu ühe kg kohta	1,348	0,552	2,700
Sama keha välispinna 1 m^2 kohta kcal/t.	104,56	46,46	207,71
RQ (respiratoorne koefitsient)	0,850		
Väljahingatud õhu koostis:			
a) lämmastikku	79,99	78,97	81,91
b) hapnikku	16,80	14,91	18,13
c) süsihappegaasi	3,21	1,73	4,52

vahetust kuni 40% võrra. Samuti suureneb ta välistemperatuuri langedes ja looma olles pügatuna, eriti aga looma töötades; kui puhkeajal hobune vajab minutis 1,2—1,8 liitrit hapnikku, siis tõuseb selle vajadus pingutava töö või jooksu järel 6—8 liitrini.

Üksikasjalisemad andmed kõrgetoodanguliste lehmade gaaside vahetuse kohta on esitatud tabelis lk. 398.



Joonis 190. Kasutatava hapniku (O_2), eritatava süsihappegaasi (CO_2) ja moodustuva soojuse (Kcal) hulga protsentuaalse kasvu sõltuvus veise toitumistasemest. (S i l o v i järgi.) Toitumistaseme iseloomustamisel on elatussööda hulk võetud 100 näol aluseks.

Laudaperioodil on lakteerivate lehmade gaaside vahetus ja soojuseprodukt sioon keskmiselt 27% võrra kõrgemad kui kinnislehmadel.

Kõrge söötmistaseme puhul, mis 450—500% võrra ületab elatussööda taset, on gaaside vahetus ja soojuseprodukt sioon ligi kaks korda suuremad kui söötmistaseme korral, mis vaid 100—150% võrra ületab elatustaset (joonis 190). Kõige kõrgem on ainevahetus laktatsiooni 3.—5. dekaadil.

Karjamaaperioodil on ainevahetuse tase umbes 1,5 korda kõrgem kui laudaperioodil, mis seletub suurema lihaste tööga loomade liikumisel.

Gaaside vahetuse ja soojuseproduktsiooni suurus sõltub suuresti individuaalsetest omadustest: konstitutsioonist, seede- ja endokriinorganite funktsionaalsest seisundist, looma reaktiivsusest välisärritustele jne.

Samuti erinev on gaaside vahetus organiti. Alljärgnevad laboratoorsetesse katseloomadesse puutuvad andmed iseloomustavad õeldut.

Organ	O_2-tarve ml-tes organi 100 g kohta minutis	Mitme kordselt ületab organi O_2-tarve puhkava lihase oma
Skeleti lihased	0,45	
Süda ja maks	1,1	2,4
Sooled	1,8	4,0
Neerud	2,6	5,8
Süljenäärmed	2,8	6,0
Neerupealised	4,4	9,8
Põrn	5,0	10,1
Pankreas	5,3	11,8
Peaaju	9,4	20,1

Eriti suur on O_2-tarve ganglionirakkudel ja seega ka kesknärvisüsteemil. Suhteliselt suur on gaaside vahetus ka endokriinorganites. Kõikides organites kasvab O_2-vajadus nende töötades.

PÕHIAINEVAHETUS

Põhiainevahetuseks nimetatakse teatava ajaühiku (tunni, ööpäeva) kestel äratarvitatud hapniku või väljutatud soojuse hulga kaudu mõõdetavat ainevahetust, mis toimub organismi füsioloogilise puhkuse ja keskkonna indiferentse temperatuuri tingimustes. Põhiainevahetus on organismis toimuvate keemiliste protsesside miinimumini viidud tase, mis saavutatakse võimalikult kõikide ainevahetust tõstvate (välis-) tegurite kõrvaldamise teel. Organi igasugune aktiivsus ühe või teise elundkonna talitluse tõusu näol kõrgendab ainevahetust. Põhiainevahetusega mõõdetakse vaid allpool kirjeldatud ühtlastes tingimustes toimuvateks ja vajalikeks eluprotsessideks (kehavedelike ringimiseks, hingamiseks, kehatemperatuuri alalhoidmiseks jm.) kuluvat energiat, mille kogust välistingimusi muutes enam vähendada ei saa.

Normaalse põhiainevahetuse määramiseks kasutatakse tervet looma, kellel on normaalne kehatemperatuur, sest juba ühekraadine kehatemperatuuri tõus suurendab organismi ainevahetust

umbes 10% võrra. Samuti peab katseloom viibima sellises indiferentseks nimetatavas temperatuuris, mis ainevahetust ei suurenda. Indiferentne temperatuur on lambal 12—20° C, seal 20—23° C, kõrgetoodangulisel lehmal 9—16° C, hanel 18—25° C jne. Seedeorganite talitluse võimalikku piiratust taotletakse sel teel, et põhiainevahetuse määramise eel lastakse loomal viibida toiduta liigiti erinevat aega senikaua, kuni tal soojuseproduktsiooni langus lõpeb, s. o. kuni soojuseproduktsioon muutub konstantseks (koeral ja kassil 12—18 tundi, kanal 24—30 tundi, seal, lambal ja veisel 3—4 päeva). Lihaste töö vältimiseks mõõdetakse hapniku äratarvitamist või soojushulga väljutamist vaid looma lamades ja rahulikus olekus. Üksnes hobuse puhul pole nõutav lamamine, sest sellel loomal tagab jäsemeliigeste omapärane ehitus keha ülalkandmist ilma lihaste pingutamiseta. Veisel seevastu tõstab jalul seismine ainevahetust 8—30% võrra ja lambal üle 15%.

Kuigi organismi intensiivistunud talitlus pole alati seotud hapniku suurenenud tarvitamisega, kasutatakse ainevahetuse taseme mõõdupuuna ometi äratarvitatud hapniku ja väljutatud süsihappegaasi hulka; seega mõõdetakse tegelikult nende protsesside koguefekti, mis kulgevad eksotermiliselt (soojust vallandavalt). Põhiainevahetust iseloomustatakse seega energeetilise ainevahetusena ja tema suurust avaldatakse tavaliselt kalorite näol, s. o. katseaja kestel organismist vabaneva soojushulga kaudu. Organismist vabanev soojushulk on kindlas vahekorras äratarvitatud hapniku kogusega, mispärast gaasi- ja energiavahetuse suurust on võimalik teineteiseks ümber arvutada.

Põllumajandusloomade osas esitab andmeid ööpäevase põhiainevahetuse suuruse kohta koos võrdlusega jõudeaegse ainevahetusega järgmine tabel.

Loomaliik		Põhiainevahetus kcal	Jõudeaegne ainevahetus kcal
Mära	700 kg	11 000	15 000
Lehm	500 kg	6500—7000	9000—9500
Utt	100 kg	1300	1900
Emis	200 kg	2800	3900

Jõudeaegse ainevahetuse kasv põhiainevahetusega võrreldes on tingitud looma toitumisest. Inimese ööpäevane põhiainevahetus võrdub keskmiselt 1700 kilokaloriga (70 kg kaalu korral).

Põhiainevahetuse suurus pole konstantne. See muutub seoses paljude teguritega. Põhiainevahetus kasvab koos looma suurusega, kuid eluskaalu 1 kilogrammile arvutatult osutub ta suuremaks väiksemal loomal.

Kehakaalu iga kilogrammi kohta vabaneb põllumajandusloomadel ühes tunnis keskmiselt järgmine soojushulk kilokaloreis:

hobusel	(376 kg)	0,697
veisel	(349 kg)	0,730
seal	(119 kg)	0,810
lambal	(43 kg)	1,14

Peale selle sõltub põhiainevahetuse suurus: 1) looma tõust, olles näiteks rambujee lambal väiksem (100%) kui romaanovi (107%) ja kuibõševi (121%) lambal; 2) soost, olles isasloomadel puberteedijärgses eas kõrgem kui emastel (pullidel 16—26% võrra kõrgem lehmade omast, kukkedel 20—30% võrra kõrgem kanade omast); 3) vanusest, langedes looma kasvades (näiteks tekib ühe tunni kestel kehapinna iga m^2 kohta soojust 2-kuusel vasikal 36 kcal, 30-kuusel veisel aga kõigest 14 kcal); 4) looma füsioloogilisest seisundist, olles kõrgem laktatsiooni ja (linnul) munemise ajal ning mõnevõrra madalam tiinuse kestel; 5) sesoonist (veisel näiteks on põhiainevahetus kõrgem karjamaaperioodil); 6) kellaajast, olles näiteks veisel kõige madalam hommikul. Isasloomade kastratsiooni ja (lindude) kapaunimise tagajärjel muutub üldise ainevahetuse regulatsiooni iseloom, mis toob kaasa põhiainevahetuse languse ja parema nuumuvuse.

Põhiainevahetuse suhe keha välispinnaga. Elututel kehadel määrab (nende temperatuuri konstantsuse säilitamise puhul) soojuse väljutamise määra eeskätt pinna suurus. Ligikaudset analoogiat on püütud otsida selles osas ka püsisoojaste loomade puhul. Põhiainevahetuse suurust looma välispinna suurusega jagades selgub, et ühe ruutmeetri suuruse nahapinna kohta produtseerivad mitmesugused loomad ööpäeva jooksul keskmiselt võrdse soojushulga. Selle asjaolu põhjal püstitaski saksa õpetlane Rubner mööndunud sajandi lõpul nn. «pinnaseaduse», mis väidab, et põhiainevahetuse suurus on pöördvõrdeline looma kehakaaluga ja proportsionaalne keha välispinnaga, võrdudes 24 tunnis ühe ruutmeetri kohta keskmiselt 1000 kcal-ga. Ometi osutub see «pinnaseadus», mille alusel varem püüti määrata isegi loomade jõudeaegset toidutarvet, üksikasjalisemal vaatlusel paikapidamatuks. Nii on näiteks nõukogude füsioloogide uurimisandmetel hiire soojuseprodukt-sioon põhiainevahetuse tingimustes ühe ruutmeetri suuruse nahapinna kohta ligi kaks korda väiksem kui hobusel ja küüliku oma (ööpäevas 575 kcal) ligi kaks korda väiksem kui koeral (ööpäevas 1123 kcal). Kiskjalistel on suurem soojuse kadu kui niisama suure kehapinnaga mittekiskjalistel loomadel. Lindudel võib soojuse kadu 1 m^2 kohta 24 tunnis mõnel puhul olla alla 1000 (öökullil 875), teistel aga ulatuda üle 3000 kcal.

Rubneri «pinnaseadus» on ka metodoloogiliselt ekslik, sest see ei arvesta keha välispinna erinevusi karvkattes, rasvakihi paksuses, verevarustuses ega samuti mitte ainevahetuse neuraalset regulat-

siooni. Pealegi kaob oluline hulk soojust ka hingamisteede kaudu, mida siin ei arvestata. Põhiainevahetuse taseme määravad looma kogu bioloogia, tema liikuvus, toitumisviis, zooloogiline ja geograafiline kuuluvus jne.

Põhiainevahetuse määramise tähtsus. Põhiainevahetuse uurimisest selgub, et organism pole võrreldav masinaga; ka füsioloogilise puhkuse puhul vajab ta teatavat minimaalset energiahulka eluprotsesside säilitamiseks. Ainevahetuse sellise taseme korral organism mingisugust produktsiooni ei anna. Mingisugust produktsiooni ei saa loomalt ka jõudeaegse ainevahetuse puhul, s. t. tema toitumise puhul normiga, mis energeetiliselt suudab katta vaid sel korral normaalselt väljutatava soojushulga.

Minimaalset ehk põhiainevahetust nimetatakse mõnikord standardseks, sest üksnes selle taustal on võimalik mõõta erinevatest tingimustest põhjustatud ainevahetuse tõusu või energiakulu, mida tingib üks või teine produktsioonivorm. Ainult vastava looma põhiainevahetuse normaalset taset teades on näiteks võimalik leida, et ühe kg kaerte mälumiseks vajab hobune 60 kcal, sama hulga heinte mälumiseks aga ligi 170 kcal, või et näiteks ühe kg heinte söömiseks vajab veis lisaks tavalisele hapnikuhulgale veel 13,6 liitrit ja mainitud heinahulga mäletsemiseks 9,4 liitrit, s. o. kokku 23 liitrit O_2, mis vastab umbes 100 kilokalorile. Põhiainevahetuse uurimine on aidanud selgitada, et toitumisel vajalikku energiakulu ei tingi mitte üksnes lihaste ja näärmete töö, vaid et söömine, täpsemalt — resorbeerunud toitained suurendavad ainevahetust toitainete nn. spetsiifilis-dünaamilise toime kaudu. Resorbeerunud toitained intensiivistavad kõikide rakkude ainevahetust, kusjuures selline toime kandub rakkudele edasi mitte üksnes keemilisel, vaid ka reflektoorsel teel, s. o. närvisüsteemi vahendusel. Viimast väidet tõendab asjaolu, et mõlemapoolsete sisuse- (splanhnikus-) närvide läbilõikamisel katselooma söötmise ajal spetsiifilis-dünaamiline toime ei avaldu ja et teisest küljest võib sellist toimet põhjustada ka pettesöötmine.

KEHATEMPERATUUR JA SELLE REGULATSIOON

Looma kehas alaliselt toimuvate hapendumis- ehk oksüdatsiooniprotsesside tõttu muutub toitainetega organismi kantud keemiline energia soojusenergiaks ja lahkub sellisena organismist. Soojus siseneb organismi potentsiaalsel kujul orgaaniliste toitainetega seedeorganite kaudu ja lahkub kehast peamiselt naha vahendusel, vähemal määral ka väljahingatava õhu ning väljutatava rooja ja uriiniga. Arenguliselt madalamatel, nn. kõigusoojastel ehk poikilotermsetel loomadel (selgrootutel ja selgroogsetest kaladel, kahepaiksetel ja roomajatel) tingib kehas toimuv alaline põlemine kehatemperatuuri veidi kõrgemat taset

(0,5—4° võrra) kui ümbritseval keskkonnal, kusjuures kehatemperatuur muutub koos keskkonnatemperatuuri kõikumistega. Lindudel ja imetajatel seevastu säilib neil esineva termoregulatsioonivõime tõttu kehatemperatuur alati ühtlasel tasemel, ulatudes täiskasvanud imetajail 35° C kuni 40° C ja lindudel 40° C kuni 44° C; sellistel püsisoojastel ehk homotermsetel loomadel tasakaalustub soojuse teke alati soojuse kaoga. Et termoregulatsioon on keha fülogeneetiliselt noorim funktsioon [esineb üksnes kõige kõrgemale arenenud loomadel (linnud, imetajad), samal ajal kui seede-, hingamis- ja vereringeprotsesside regulatsioon on omane kõikidele selgroogsetele], siis on mõistetav ka tema hiline ilmumine ontogeneetilises arengus: looteeas on ka linnud ja imetajad poikilotermsed ning puuduliku termoregulatsioonivõimega on püsisoojased ka veel vastsündinutenagi. See asjaolu on põhjuseks, miks madal temperatuur ohustab rohkem noorloomi kui täiskasvanuid. Vastkoorunud tibude temperatuur võib näiteks 14° C välissoojuse puhul lühikese aja jooksul langeda kuni 20° C. Ka vastsündinud põrsad ja lambatalled ei suuda säilitada kehatemperatuuri konstantsust välistemperatuuri ulatuslikumate kõikumiste puhul. Paremini on termoregulatsioonivõime sünni ajal välja kujunenud vasikail ja varssadel.

Kehatemperatuur, mida mõõdetakse kliinilise ehk maksimaaltermomeetri abil keha välisavades (loomadel pärasooles), erineb liigiti ja võib normaalse tervisega loomadel teatavates (0,5 kuni 1,5° C) piirides kõikuda ka liigisiseselt. Põllumajandusloomade ja lindude normaalse kehatemperatuuri keskmised koos kõikumise piiridega on esitatud alljärgnevas:

Hobune ja eesel	38,0	(37,5—38,5)
Veis	38,8	(38,2—39,5)
Lammas ja kits	39,5	(39,0—40,5)
Siga	39,0	(38,0—40,0)
Hõberebane	40,0	(39,0—41,0)
Kana ja kalkun	41,0	(40,5—42,0)
Hani	40,5	(40,0—41,0)
Part	42,0	(41,0—43,0)

Kõrgetoodangulistel ja külmas üleskasvatatud «Karavajevo» veistel on teiste füsioloogiliste näitajate erinevuse kõrval ka kõrgem kehatemperatuur, mis ületab teiste tõugude oma umbes 1 kraadi võrra.

Keha normaalne temperatuur ei püsi konstantsena, vaid väga mitmesugustest tingimustest põhjustatult toimuvad siin alaliselt vähesed kõikumised. Nii muutub kehatemperatuur karakteerselt ööpäeva jooksul, olles kõige kõrgem kella 16 ja 20 vahel ja kõige madalam pärast keskööd. On mainimisväärne, et selline kõikumine esineb temperatuuri kõrval iseloomustavalt ka mitmetes teistes eluprotsessides, nagu pulsisageduses, vererõhus, uriinihulgas, suhkrusisalduses veres jm. Seda asjaolu peab arvestama vastavate uurimisresultaatide võrdlemisel.

Oluliselt mõjustavad temperatuuri taset ka looma toitumine ja töö. Nii tõstis 112 täkul hommikune söötmine nende kehatemperatuuri keskmiselt 0,28, lõunane söötmine 0,29 ja õhtune söötmine 0,17° C võrra. Ühetunniline sammuliikumine tõstab hobustel kehatemperatuuri umbes 0,3 ja pooletunniline traav 0,4° C võrra. Veelgi ulatuslikumalt võib temperatuur tõusta raske veo puhul.

Üsna noorte loomade kehatemperatuur on täiskasvanute omast pisut kõrgem ja nende temperatuuri kõikumise piirid on laiemad.

Normaalset ületav temperatuur, mis kaasneb peaaegu kõikide ägedate haigustega, on tüüpiliseks palaviku sümptoomiks ja kannab seepärast palavikutemperatuuri nimetust. Normist madalamat soojuse taset nimetatakse subnormaalseks temperatuuriks. Ta esineb kestva nälguse, suurte verekaotuste ja kurnavate krooniliste haiguste puhul.

Temperatuur muutub organismi eri osades ja organites, tõustes naha pinnalt ja keha tipmistest aladest alates organismi tsentri või sisemuse suunas. Nii on hobuse naha temperatuur, mille kõikumise piirid ulatuvad regiooniti 11°-st kuni 35°-ni, kõige madalam ninaotsal, kõrvalestadel ja jäsemeis. Maksa temperatuur seevastu aga ületab 1—2 kraadi võrra (pärasooles mõõdetavat) keha temperatuuri. Organite temperatuuri liigset erinemist tõkestab ringiv veri.

Organid on oma talitluses kohanenud teatava temperatuuri tasemega. Nii näiteks lakkab munandite spermiogeenne funktsioon (seemnerakkude valmistamine) kehatemperatuuril (peitmunandlastel) ja toimub loomulikult vaid munandite asetsedes munandikotis, sest siinne temperatuur on kehatemperatuurist 2—5 kraadi võrra madalam.

Kehatemperatuuri konstantsus püsisoojastel loomadel on väga oluline muutuvate ümbruskonna tingimustega kohanemise nähtus. Selle omaduse tõttu on neil (lindudel ja imetajatel) võimalik asustada maakera kõiki alasid ekvaatorist poolusteni. Püsisoojaste suhteliselt kõrge kehatemperatuur võimaldab kiiret ainevahetust ja selle tulemusena on neil välja kujunenud võime kiirete reaktsioonide (liigutuste) teostamiseks, mis on oluline niihästi toidu hankimisel kui ka enda kaitsmisel. Temperatuuri mõju looma eluavaldustele nähtub ilmekalt kõigusoojaste loomade jälgimisel erinevas temperatuuris. Konn, kelle hüpe suvel võib ulatuda kuni üle ühe meetri, suudab oma kehatemperatuuri langedes 0° C lähedale teha vaevaliselt 10—15 sm pikkuse hüppe.

Soojuse taseme regulatsioon

Kehatemperatuuri konstantsus on tagatud üksnes soojuse tekke ja soojuse kao püsiva tasakaalu kaudu: kui üks neist suureneb, peab sellele järgnema ka teise suurenemine. Selline soojuse ühesugune bilanss tagatakse närvisüsteemi ja hormoonide vahendusel

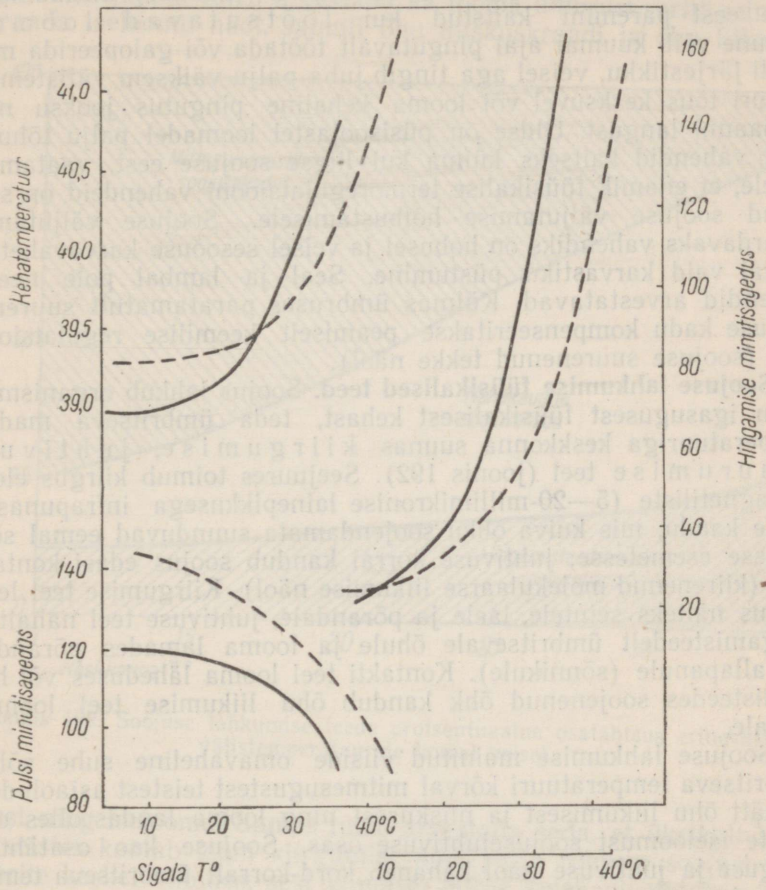
(neurohormonaalsel teel), kusjuures soojuseregulatsioon avaldub kahesuunaliselt. Ühest küljest määratakse soojuseregulatsiooni mehhanismi kaudu kehast väljutatav soojushulk, seda vajaduse kohaselt suurendades või vähendades, teiselt poolt aga kohandatakse samal ajal soojuse taseme säilitamiseks ka soojuseproduktsioon. Et soojuse kadu teostub füüsikaliste protsesside (soojuse kiirgumise, juhtivuse, vee aurumise jne.) kaudu, siis nimetatakse väljutatava soojushulga muutmisega taotletavat regulatsiooni füüsikaliseks soojuseregulatsiooniks ja keemiliste protsesside (ainevahetuse) vahendusel saavutatavat regulatsiooni keemiliseks soojuseregulatsiooniks. Kui neid regulatsioonimooduseid võrrelda eluruumi temperatuuri säilitamise viisidega, vastaks seinte, uste ja akende tihendamine või akende avamine füüsikalisele regulatsioonile ja ahjukütmine keemilisele regulatsioonile. Mõlemad mainitud regulatsioonimehhanismid toimuvad alati tihedas sõltuvuses, kusjuures olenevalt välistemperatuurist võib üks või teine saavutada ülekaalu. Nii näiteks indiferentse temperatuuri piirides tuleb organism kehatemperatuuri säilitamisega toime ühekülgse füüsikalise regulatsiooni (soojuse väljutamise) varal; madala välistemperatuuri korral seevastu võtab ülekaalu keemiline regulatsioon, mis avaldub soojuse tekke suurenemises.

Füüsikaline soojuseregulatsioon

Füüsikalise regulatsiooni varal soojuse kadu kord pidurdatakse, kord suurendatakse. Nii ühtede kui teiste vahendite toime võib olla kord pikema, kord lühema kestusega. Pikemaajaliseks soojuseregulatsiooni vahendiks on eeskätt karvkate ja nahaalune rasvakiht. Karvkate tiheneb ja pakseneb külmal aastaajal; samuti pakseneb paljudel loomadel talvel ka nahaalune rasvakiht. Seal asendab paks pekikiht puudulikku karvkatet; rasvakihi paksuse sesoonsed muutused on siin kodustamise tagajärjel kaotsi läinud ja kuumal ajal tõkestab rasvakiht soojuse piisavat väljumist organismist.

Kiiret kohanemist võimaldavateks füüsikalise termoregulatsiooni vahenditeks on verevarustuse ümberkorraldumine nahas, naha või hingamisteede jahutamine (higistamise või vee aurustamise teel), karvastiku püstumine (külma mõjul) ja mitmesugused eluviisilised kohanemisnähtused (loomade kerratõmbumine ja üksteise vastas lamamine külmal ajal ning väljasirutumine soojas ümbruses; sea porriminek kuumal ajal jne.). Kehatemperatuuri tõusu või kuumas ümbruskonnas viibimise korral valgub veri siseorganitest suuremal määral jahutuspinnale (nahasse) ja samal ajal hakkab loom higistama; iga liiter higi aga vajab aurumiseks ligi 600 kcal soojust, mis pärineb kehast. Põllumajandusloomadest on mainitud muutused omased eriti hobusele, kelle siseorganite vähenenud verevarustus kuumal ajal kompenseeritakse vere kiirema ringimise (südamelöö-

kide sagenemise) kaudu. Teistsugune on lugu mittehigistavate loomadega (veis, lammas, siga, koer jt.); siin valgub veri soojas ümbruses naha pinnalt keha sisemusse, mille tagajärjel pulsisagedus (vastandina inimesele ja hobusele) soojas ümbruses jääb endiseks või hoopis langeb (joonis 191). Selliste loomade nahk ei suuda soo-



Joonis 191. Õhutemperatuuri muutuste toime sea kehatemperatuurisse ning pulsi- ja hingamissagedusse. Pidevad jooned kuuluvad umbes 100-kilostele ja katkendjooned 50-kilostele sigadele.

dustada soojuse lahkumist. Suurem soojuse kadu teostub mäletsejalistel ja kodulindudel sel korral vee aurustamise varal hingamisteede pinnalt; viimast omakorda soodustab hingamisliigutuste sagenemine. Nii näiteks tõuseb veisel hingamisliigutuste sagedus välistemperatuuri kümnekraadise kasvu puhul kahekordseks. Vabalt higistavatel loomadel sellist hingamisliigutuste sageduse tõusu kuumal ajal ei esine. Sea nahk suudab soojuse väljutamise suurene-

nud vajadusi nõrgalt rahuldada, mistõttu keha ülekuumenemine koos sellele järgneva kuumarabanduse ja surmaga ohustab siga teistest põllumajandusloomadest suuremal määral. Looduslikes tingimustes soodustab siga oma soojuse kadu jahedamasse pinnasesse või porri kaevumise teel.

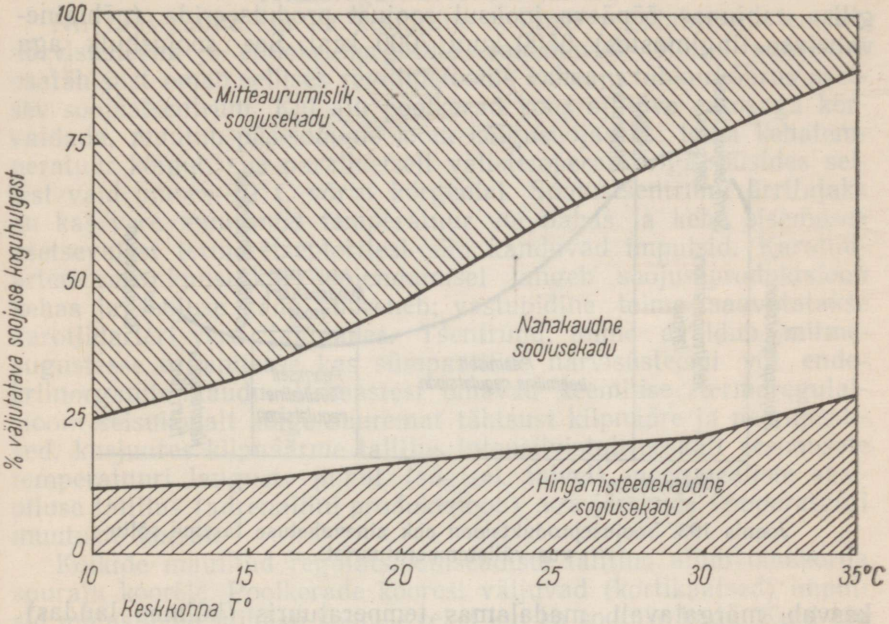
Üldiselt on higistavad loomad (hobune) ülekuumenemise eest paremini kaitstud kui lõõtsutavad loomad. Hobune võib kuumal ajal pingutavalt töötada või galopeerida mitu tundi järjestikku, veisel aga tingib juba palju väiksem välistemperatuuri tõus kesksuvel või looma kehaline pingutus jooksu näol piimaanni langust. Üldse on püsisoojastel loomadel palju tõhusamad vahendid kaitseks külma kui liigse soojuse eest, vaatamata sellele, et enamik füüsikalise termoregulatsiooni vahendeid on suunatud soojuse väljutamise hõlbustamisele. Soojuse väljutamist pidurdavaks vahendiks on hobusel ja veisel sesoonse karvavahetuse kõrval vaid karvastiku püstumine. Seal ja lambal pole needki vahendid arvestatavad. Külmas ümbruses paratamatult suurenev soojuse kadu kompenseeritakse peamiselt keemilise regulatsiooni teel (soojuse suurenenud tekke näol).

Soojuse lahkumise füüsikalised teed. Soojus lahkub organismist, nagu igasugusest füüsikalisest kehast, teda ümbritseva madala temperatuuriga keskkonna suunas kiirgumise, juhtivuse ja aurumise teel (joonis 192). Seejuures toimub kiirgus elektromagnetiliste (5—20-millimikronise lainepikkusega infrapunaste) kiirte kaudu, mis kuiva õhku soojendamata suunduvad eemal seisvatesse esemetesse; juhtivuse korral kandub soojus edasi kontakti teel (kiirenenud molekulaarse liikumise näol). Kiirgumise teel levib soojus näiteks seintele, laele ja põrandale, juhtivuse teel nahalt ja hingamisteedelt ümbritsevale õhule ja looma lamades põrandale või allapanule (sõnnikule). Kontakti teel looma läheduses või hingamisteedes soojenenud õhk kandub õhu liikumise teel loomast eemale.

Soojuse lahkumise mainitud viiside omavaheline suhe sõltub ümbritseva temperatuuri kõrval mitmesugustest teistest asjaoludest, eeskätt õhu liikumisest ja niiskusest ning looma laudas olles eriti seinte iseloomust soojusejuhtivuse osas. Soojuse kao osatähtsus kiirguse ja juhtivuse näol kahaneb kord-korralt ümbritseva temperatuuri tõustes ja lõpeb hoopis sel juhul, kui välistemperatuur tõuseb kehatemperatuuri tasemele. Sel puhul jääb organismil soojusest vabanemiseks üle ainult üks tee (vee aurustamine), millest kõneleme allpool.

Soojuse kiirgus on suur sel puhul, kui lauda seinad on külmad ja kui nad on ehitatud suure soojusejuhtivusega materjalist (maakivid, tsementkivid). Sellest aga, millist osatähtsust omab soojuse kaos kiirgus, sõltub suuresti organismi «heaolu»- ehk mugavustunne. Nii ei tunne inimene end mugavana eluruumis, kus ta soojust kaotab kiirguse teel üle 50 või 60%; ruum, mille õhutemperatuur on 16° C ja seinte soojus 27° C, tundub niisama soojana kui

27-kraadise õhu- ja 16-kraadise seinte temperatuuriga tuba. Siit järeldub seinte hea isoleerimise nõue (nende ehitamise vajadus soojust halvasti juhtivast materjalist). Samuti järeldub siit, et lauda temperatuuri hindamiseks ei piisa üksnes õhutemperatuuri mõõtmisest (viimast mõõdetakse laudas vastava loomaliigi kere kõrgusel), vaid et seejuures tuleb arvestada ka looma ümbrust, eriti seinte ja põranda iseloomu näol, samuti õhu niiskuskraadi ja õhu liikumise



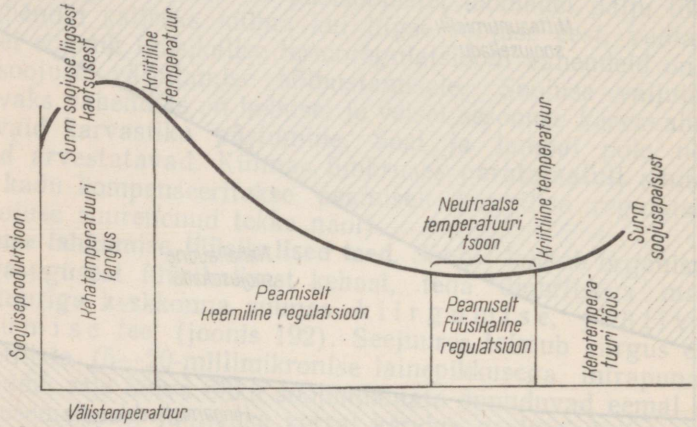
Joonis 192. Soojuse lahkumise teede protsentuaalne osatähtsus erinevate välistemperatuuride korral veisel.

kiirust ning iseloomu. Samas tuleb arvestada seda, et üksikult laudas seistes kaotab loom kiirgumise näol palju rohkem soojust kui naabrite keskel viibides, sest viimasel puhul tasakaalustatakse külgedelt kiirguva energia kadu naabrilt tuleva soojuse kiirgusega. Samalaadselt jahedate seintega toimib ka rõske ja jahe õhk.

Välistemperatuuri tõustes kehatemperatuuri tasemele või sellest kõrgemale suudab keha soojusest vabaneda veel üksnes vedeliku (higi või hingamisteede limaskesta katva vedeliku) aurustumise teel. Iga liiter vedelikku viib aurustudes (mitte aga keha mööda maha voolates) endaga kehast kaasa umbes 600 kcal soojust. Nagu eespool tähendatud, on aurumispinnaks hobusel nahk, veisel ja lambal aga eeskätt hingamisteede limaskest. Vedelike aurumine toimub ka madalamates temperatuurides, kuid tema osatähtsus tõuseb koos ümbritseva temperatuuri kõrgenemisega.

Keemiline soojuseregulatsioon

Jõude seisval loomal kohaneb alaliselt toimuva energia vabanemise määr soojuse kaoga. Täpsemalt sõltub soojuseproduktsiooni määr organismis välistemperatuurist nii, et ta väljaspool indiferentse temperatuuri piire kasvab niihästi välistemperatuuri langedes kui ka selle liigselt tõustes (joonis 193). Nagu põhiainevahetuse iseloomustuses mainitud, võib 500-kilogrammine veis bioloogilise «ahjuna» ööpäeva jooksul soojust produtseerida (põhiainevahetuse tingimustes) 6500 kuni 7000 kcal. See soojushulk aga



Joonis 193. Soojuseproduktsioon ehk ainevahetuse taseme sõltuvus välistemperatuurist.

kasvab märgatavalt madalamas temperatuuris (külmas laudas). Samuti algab soojuseproduktsiooni tõus ka liiga kõrge välistemperatuuri (üle 30° C) puhul, sest kehatemperatuuri aktiivne langetamine nõuab organismilt lisaenergiat, mis tunduvalt madaldab piimaloomade produktsiooni.

Töötaval või produktsiooni andval loomal määrab ainevahetuse taseme produktsiooni või töö hulk. Nii vabaneb iga liitri piima moodustamisel vähemalt 400 kcal soojust ja lihaste töö puhul muutub vähemalt $^2/_3$ kulutatud keemilisest energiast samuti soojuseks. Seega on töötaval või produktsiooni andval loomal soojuseproduktsioon mitte üksnes küllaldane, vaid võib isegi ületada tavalist soojuse kadu. Tõepoolest on loom sel puhul sunnitud temperatuuri konstantsuse säilitamiseks suurendama soojuse väljutamist. Nii näiteks on kõrgetoodanguline lehm soojuseproduktsiooni poolest võrreldav rasket kehalist tööd tegeva inimesega. Nagu puulõhkumiseks näiteks ei sobi tavaline toatemperatuur, nii on ka kõrgetoodangulise lehma jaoks 18° C temperatuur liiga kõrge, sest see raskendab loomal soojusest vabaneda. Piimalehmad produtseerivad 50—85% rohkem soojust, kui neil oleks vaja kehatemperatuuri säi-

litamiseks, ja seepärast võivad nad taluda suhteliselt madalat temperatuuri, ilma et neil seejuures tuleks ainevahetust suurendada üksnes soojuseproduktsiooni otstarbel. Muidugi on lugu hoopis teine vaegtoitumise puhul ja sellistel loomadel, kes ahtraina ei anna mingit produktsiooni. Et vältida selliste loomade puhul toidu liigset kulu keha kütmiseks, tuleb neid hoida võimalikult soojematés lautades.

Termoregulatsiooni keskused

Nii füüsikaline kui ka keemiline soojuse regulatsioon teostub närvisüsteemi ja endokriinorganite vahendusel. Kõige suuremat osatähtsust omab sellises regulatsioonis vaheaju tuhkurköbrus asetsev soojustsentrum. Kui aju poolkerad koos ajutüve eesosaga kõrvaldada, muutub püsisoojane loom kõigusoojaseks: tema kehatemperatuur kõigub siis paralleelselt välistemperatuuriga, püsides sellest vaid umbes 10° C võrra kõrgemal. Soojustsentrumi ärritajaks on kas vere muutunud temperatuur või nahas ja keha sisemuses asetsevatest termoretseptoritest siia kanduvad impulsid. Karotiidarteri vere kunstlikul soojendamisel langeb soojuseproduktsioon kehas ja soojuse kadu suureneb; vastupidine toime saavutatakse karotiidarteri verd jahutades. Tsentrumi toime avaldub mitmesugustesse organitesse kas sümpaatilise närvisüsteemi või endokriinorganite kaudu. Viimastest omavad keemilise termoregulatsiooni seisukohalt kõige suuremat tähtsust kilpnääre ja neerupealised, kusjuures kilpnäärme talitlus intensiivistub eeskätt sesoonsete temperatuuri languste puhul (sügisel, talvel), neerupealiste säsiolluse talitlus (adrenaliini produktsioon) aga järskude temperatuuri muutuste korral.

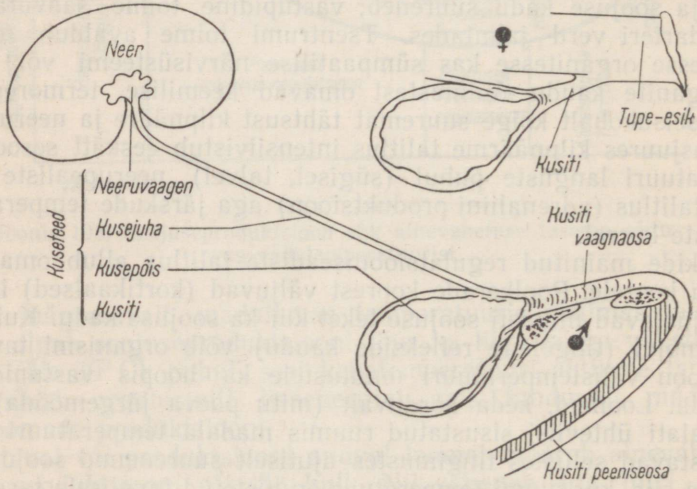
Kõikide mainitud regulatsiooniseadiste talitlus allub omakorda suuraju koorele. Poolkerade koorest väljuvad (kortikaalsed) impulsid mõjustavad niihästi soojuse teket kui ka soojuse kadu. Kuid aju koore mõjul (tingeliste reflekside kaudu) võib organismi tavaline reaktsioon välistemperatuuri muutustele ka hoopis vastupidiseks muutuda. Loomad, keda korduvalt (mitu päeva järgemööda) hoitakse alati ühteviisi sisustatud ruumis madala temperatuuri mõju all, vastavad sellistes tingimustes ajutiselt suurenenud soojusetekkega ka siis, kui ruumi temperatuur on tõstetud tavalisele tasemele. Seda asjaolu tuleb energiavahetuse uurimisel arvestada. Looma viibides karjamaal mõjustavad tema ainevahetuse taset ehk soojuseproduktsiooni tunduvalt ka maastiku iseloom, valgustus ja tuul. Need võivad soojuse tekkimist mõjustada tingeliste reflekside kaudu (ajukoore vahendusel) ka välistemperatuuri konstantsuse korral.

Muidugi ei tule mainitud asjaoludest järeldada, nagu toimiks ajukoor füsioloogiliste protsesside reguleerimisel ebaotstarbekalt. Tingeliste reflekside bioloogiline tähtsus seisabki selles, et nende varal võib organism oma vastuste näol loomulikke ärritusi (käesoleval korral temperatuuri muutusi) ennetada. Kui signaal (käesoleval juhul katseruum) kaotab oma «ennustava» tähenduse, siis kaob peatselt ka vastav tingeline refleks.

KUSEORGANID

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Kuseorganiteks on uriini valmistavad näärmetaolised elundid — neerud (*ren*, mitmus *renes*) — ja uriini edasijuhtivad ning teda ajutiselt koguvad ja pausiti väljutavad kuseteed. Viimased moodustuvad kahest neeruvaagnast (*pelvis renalis*), kahest



Joonis 194. Kuseorganite skeem. (Orig.)

kusejuhast (*ureter*), ainsast kusepõiest (*vesica urinaria*) ja ainsast kusitist (*urethra*), mis emasloomal avaneb tuppe ja isasloomal lõpeb peenise tipul (joonis 194). Kuseteed on võrreldavad näärmete viimasüsteemiga ja sellistena algavad nad tõeliselt juba neerudes (nn. kogumistorukeste näol), kuid tavaliselt mõistetakse kuseteede all üksnes neeruväliseid viimasüsteemi osi.

Kuseorganitel on eritus- ehk ekskretsiooniüleseanded: nende kaudu kõrvaldatakse verest valgu ainevahetuse lõpp-produktide (kusiaine ehk karbamiidi, kusihappe jt.) kõrval ka liigsed soolad ja vesi. Neerude talitluse kaudu säilitatakse vere

koostise konstantsus eriti soolade ja valkude ainevahetuse lõpp-produktide suhtes. Seejuures on kuseorganid peaaegu ainsateks valgu ainevahetuse lõpp-produktide väljutamise paikadeks; naha higinäärmete töö on selles osas niivõrd väike, et seda praktiliselt ei arvestata. Vee väljutamisel võivad neerusid erineval määral abistada ka nahk, kopsud ja jämesool; gaaside (hapniku ja süsihappegaasi) sisalduse ligilähedast konstantsust veres tagab kopsude talitlus (joonis 150).

Neerud meenutavad ehituselt torujaid liitnäärmeid, kuid talitluslikult erinevad nad tüüpilistest näärmetest selle poolest, et uriini koostisosi (peale ammoniaagi, hipuurhappe ja väheste teiste ainete) ei valmista nad mitte ise, vaid üksnes kõrvaldavad nad verest. Tüüpilistes näärmetes (näiteks seedenäärmetes, udaras ja mujal) sünteesitakse enamik sekreedi (seedenõrede või piima) koostisosi vere poolt neisse kantud lähteainetest näärmerakkudes endis. Nii aga pole lugu neerudes; selle tõttu nimetamegi neerusid näärmetaolisteks, mitte aga näärmelisteks organiteks.

Kuseteed tõkestavad uriini koostisosade tagasiimendumist verre.

NEERUD

Neerud on paarilised punakaspruunid, väliselt oakujulised (mediaalselt servalt nõgusad) organid, mis kinnituvad kõhu selgmisele seinale viimaste roiete ja esimeste nimmelülide kohal; parempoolne asetseb vasakust veidi eespool (joonis 195). Mäletsejalistel aga paikneb parem neer vasaku ees ja kõhukelmest moodustunud sideme otsas rippuv vasak neer asetseb seejuures sageli (vatsa tugeva täitumuse puhul) paremal küljel.

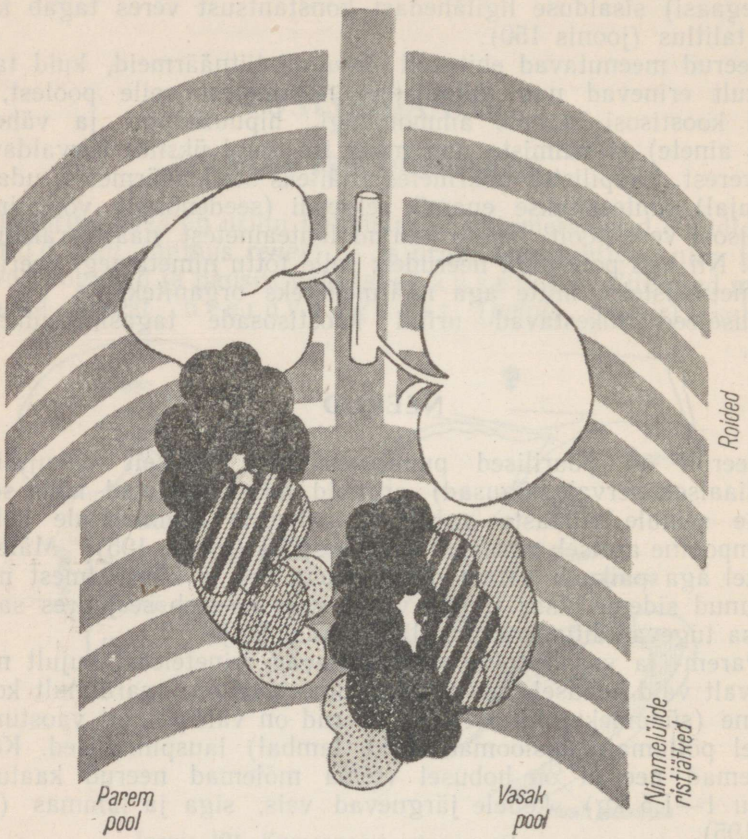
Parem- ja vasakpoolne neer erinevad teineteisest kujult märgatavalt vaid hobusel, kus parempoolne neer on ümardunult kolmnurkne (südamekujuline). Veise neerud on välispinnalt vaostunud, teistel põllumajandusloomadel (ka lambal) lauspinnalised. Kõige suuremad neerud on hobusel (tema mõlemad neerud kaaluvad kokku 1—1,5 kg), kellele järgnevad veis, siga ja lammas (joonis 195).

Neer on väljastpoolt kaetud kahekordse kihnuga: seespoolse, kergesti eraldatava fibroosse (kiulis-sidekoelise) ja väljaspoolse rasvkihnuga. Kõhukelme (peritoneum) piirab neerusid vaid ventraalsest küljest ja üksnes rippuvaid mäletsejaliste neerusid katab ta ümberringi.

Neerus eristatakse kahte külge — dorsaalset (nimmelihaste vastas asetsevat) ja ventraalset (kõhuorganitepoolset) — ja kahte serva — lateraalset kumerat ja mediaalset konkaavset. Seespoolsel serval asetsev sügav väljalõige, kust neeru lähevad ja sellest väljuvad sooned, närvid ja kusejuha, kannab neeruvärati nimetust. Väratiga on ühenduses neerusisene õõs — neeru-urge, mis soonte, närvide ja

rasvkoe kõrval sisaldab kusejuha laienenud ja modifitseerunud algusosa — neeruvaagnat.

Neerud on kujunenud sagarateks nimetatavate üksikosade liitumisest. Väljastpoolt on selliste üksikosade piirid püsima jäänud ainult veisel (isekeskis liitunud nõgude näol) ja neeru-urke

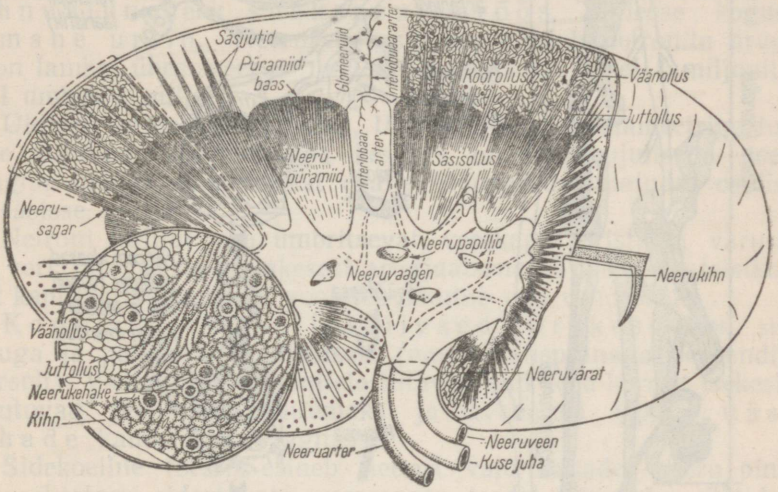


Joonis 195. Põllumajandusloomade neerude kuju ja asend ventraalselt küljelt vaadatuna. (Orig.)
Valge — hobuse, must — veise, viirutatud — sea ja täpistatud — lamba neerud.

pool asetsevas osas veisel ja seal (neerunäsade ehk papillide näol). Hobusel ja lambal aga on sagarate liitumine niivõrd täielik, et nende piire pole täiskasvanud loomadel üldse näha; ka urkepoolsel küljel on sagarate tipud liitunud siin ainsaks lamedaks kõrgendiks — neeru ühispapilliks ehk ühisnäsaks. Neerunäsasid on veisel 17—24 ja seal 10—12.

Struktuurilt koosnevad neerud väljaspoolsest punakamast ja

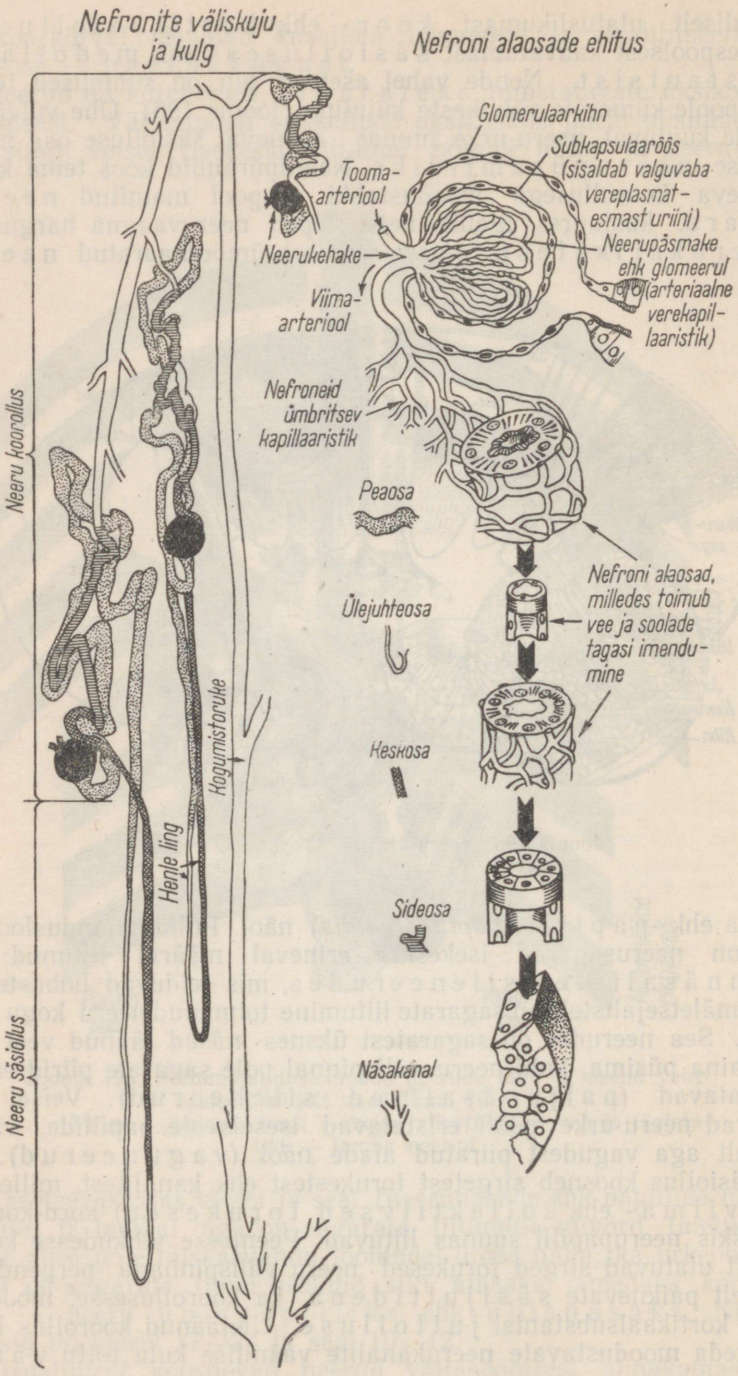
mahuliseit ulatuslikumast koor- ehk kortikaalollusest ja seespoolsest kahvatumast säsiollusest ehk medullaarsubstantsist. Nende vahel asetsev piir on suhteliselt terav, väljapoole kumerate võlvikeste kujuline (joonis 196). Ühe võlvikese juurde kuuluvat, neeru-urke suunas ahenevat säsiolluse osa nimetatakse neerupüramiidiks. Neerupüramiid koos tema kohal asetseva koorollusega moodustabki eespool mainitud neerusagara, kusjuures igaüks neist lõpeb neeruvaagna hargustest (neerukarikatest, *calyces renales*) ümberhaaratud neeru-



Joonis 196. Neeru ehituse skeem. (Orig.)

näsa ehk -papilli (*papilla renalis*) näol. Põllumajandusloomadel on neerusagarad isekeskis erineval määral liitunud; nn. ainunäsalistes sileneerudes, mis leiduvad hobustel ja väikemäletsejalistel, on sagarate liitumine toimunud neeru kogu ulatuses. Sea neerudes on sagaratest üksnes näsad jäänud veel iseseisvaina püsima, kuid neeru välispinnal pole sagarate piirid enam eraldatavad (paljunäsalised sileneerud). Veisel on sagarad neeru-urke poolt eristatavad iseseisvate papillide, välispinnalt aga vagudest piiratud alade näol (vaguneerud).

Säsiollus koosneb sirgetest torukestest ehk kanalitest, milledest osa (viima- ehk kollektiivsed torukesed) kord-korralt isekeskis neerupapilli suunas liituvad. Peentesse vihkudesse koondunult ulatuvad sirged torukesed neeru välispinnaga perpendikulaarselt paiknevate säsijuttidena ka koorollusesse, moodustades kortikaalsubstantsi juttolluse. Ülejäänud koorollus kannab teda moodustavate neerukanalite väänilise kulu tõttu vään-



Joonis 197. Nefroni kuju ja ehitus. (O r i g.)

olluse nimetust. Säsijutid koos neid ümbritsevate vääntorukestega moodustavad neerusagariku.

Talitluse alusel eristatakse kuse- ehk neerukanalis kahte alaosa: uriini valmistavat nefronit ja uriini väljaviivat viima- ehk kogumistorukest.

Nefronid algavad koorolluses paiknevate 120—200-mikronise diameetriga neerukehakeste kujul, mis koosnevad kahe (teineteisele järgneva) arteri vahel asetsevatest kapillaarlingudest moodustunud päsmakesest ehk glomeerulist ja seda ümbritsevast lamedarakulisest Šumljanski-Bowmani kihnust; kihnu ja päsmakese vahele jääb pilujas ruum — kihnualune ehk subkapsulaaroos, millesse koguneb esmane uriin. Neerukehakeste arv võrdub nefronite arvuga ja on lambal ühes neerus umbes 0,5 miljonit, veisel 4 miljonit ja seal umbes 1 miljon.

Üldiselt on nefron väänilise, 15—60-mikronise diameetriga torukese kujuline; üksnes tema keskosa on lingukujulisena neeruvaagna suunas väänollusest «välja tõmmatud», ulatudes osaliselt ka säsisse.

Nefroni torujat osa ümbritsevat verekapillaaristikku varustab see veri, mis neerupäsmakesest arteriaalsena väljub. Siin teistkordselt kapillaaristikust läbi voolates muutub veri venoosseks.

Kogumis- ehk kollektiivsed torukesed on sirge kuluga ja paiknevad radiaalselt (neeru välispinnaga perpendikulaarselt). Vastandina nefronitele liituvad nad kord-korralt isekeskis, muutuvad seejuures suuremaks ja avanevad lõpuks näsajuhade kaudu neeruvaagnasse.

Sidekoeline toestik esineb neerus vaid õrnade, neeru pinnal fibrooskestaga sidestuvate, veresoonte teedel esinevate väätidena. Kogu organ koosneb peamiselt epiteelkoest, mispärast teda (nagu maksagi) nimetatakse parenhümatoosseks organiks.

Neeru varustab verega neeru kohal aordist väljuv neeruarter. Neeruveen suubub tagumisse õõnesveeni. Neerude innervatsioon toimub vegetatiivsete närvikiudude kaudu.

KUSETEED

Neeruvaagen on neeru-urkes asetsev uriini kogunemise paik, mis liigiti ja sageli ka indiviiditi kujult erineb. Hobusel moodustub ta tsentraalsest laiemast osast, millest neeru tippude suunas väljuvad kitsamad neerukäigud. Veisel on neeruvaagen asendunud kusejuha hargnenud algusosaga; üksikharud algavad siin neerunäsasid haaravate neerukarikatena. Sea neerukarikad avanevad otseselt (ilma kitsama osa vahenduseta) neeruvaagnasse. Lamba neeruvaagna tsentraalsest osast väljuvad külgede suunas piklikud nõod.

Kusejuhad kulgevad kõhukelme kurdudesse sulundunult neeruvaagnast alates kusepõie kaela suunas, kuhu nad avanevad põie seina viltu läbides; mainitud avanemismoodus tõkestab põide kogunenud uriini tagasivoolu. Vastavalt neerude asendile on parem kusejuha vasakust mõnevõrra pikem.

Kusepõis on vaagna põhjal pärasoole ja suguorganite all asetsev muutuva suurusega pirnjas paaritu uriinireservuaar. Dorsaalselt kinnitub ta kahe *lateraalse põiekurru* ja ventraalselt keskse *nabakurru* abil vaagna seinale. Kusepõies eristatakse eesmist osa — *tippu* ehk *kiirdu* —, keskosa — keha — ja tagumist, ahenevat osa — *kaela*. Kaelas moodustab lihaskest *põiesulgur*i, mis avaneb urineerimisel.

Kuseteede ühetaolisele talitlusele vastab ka nende seina ühesugune ehitus. Nii neeruvaagna, kusejuha kui ka kusepõie sein koosneb *limas-*, *lihas-* ja *adventitsiaal-* või *seroos-kestast*. Välja arvatud hobuse neeruvaagen ja kusejuha algusosa (mis sisaldavad limanäärmeid), on limaskest näärmetu ning kaetud siirdeepiteeliga (joonis 198). Limaskest tõkestab uriini koostisosade tagasiimendumist verre. Siledakiulises lihaskestas esineb enamasti kolmekordne kihistis — sees- ja väljaspoolne longitudinaalne ja keskmine tsirkulaarne. Põie kaela piirkonnas asendub serooskest adventitsiaalkestaga.

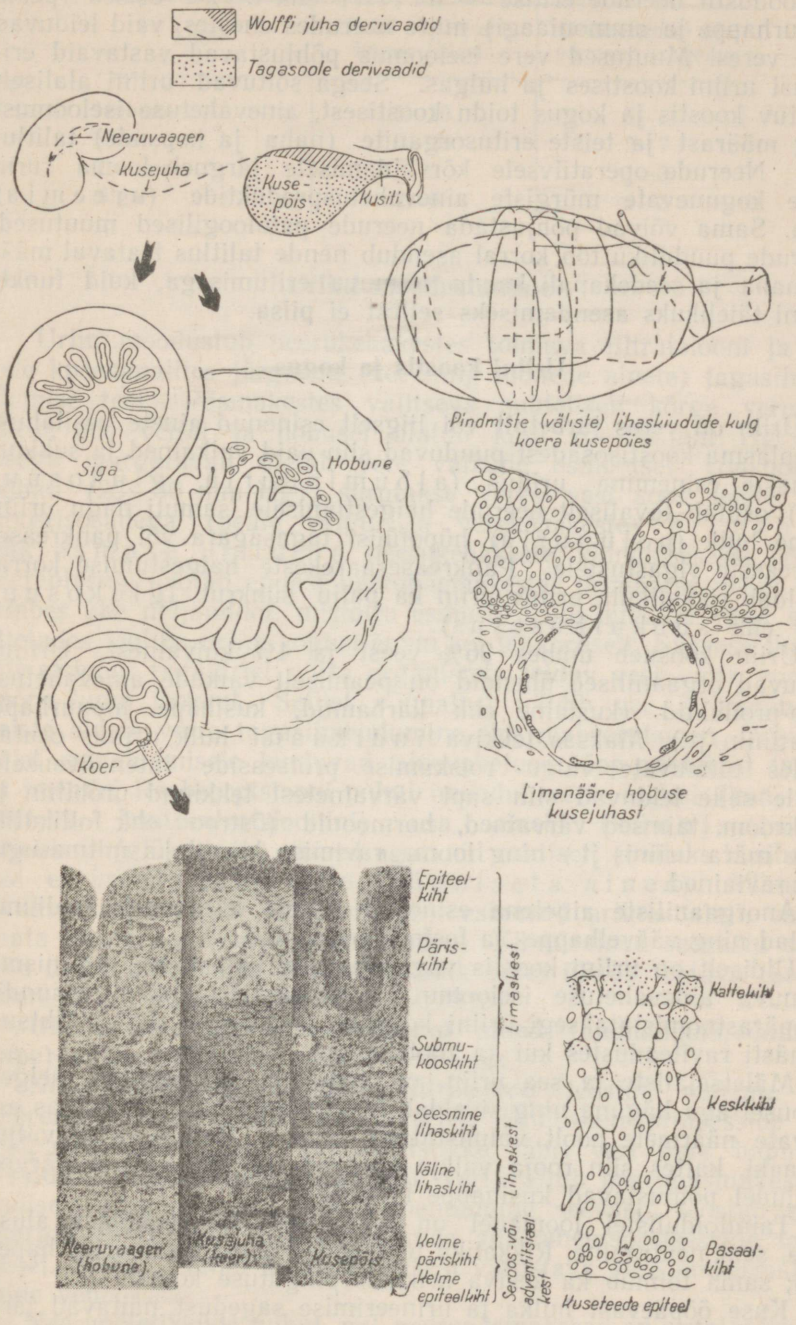
Kusiti on üksnes kuseorganiks ainult emasloomadel, kus ta lõpeb tupe-esikusse avanedes. Isasloomal seevastu suubuvad kusitisse vaagnaõõnes ka lisasugunäärmete viimakäigud ja seemnejuhad, mispärast kusiti on siin samaaegselt ka suguorganiks; väljaspool vaagnaõõnt kulgeb ta peenise ventraalsel küljel, avanedes peenise tipul. Vastavalt sellele eristatakse isasloomadel *kusiti vaagna-* ja *peeniseosa*.

Lehmal, vähemal määral arenenuna ka emisel ja utel asetseb kusiti tupeavause all väike umbne sopis, mille esinemist põie kateteriseerimisel tuleb arvestada.

Kusiti vaagnaosa limaskest sisaldab isasmäletsejalistel ja kuldil hulgaliselt (eesnäärmele vastavaid) näärmeid ja arenenud veenide põimikut. Lihaskest moodustub samas peamiselt vöötkiulisest kusiti- ehk uretraallihasest. Peeniseosas kaovad näärmed kusiti seinas ja veenide põimik asendub siin korgaskehaga — korrapäratuid ruume sisaldava kihiga, mille täitumine verega põhjustab kusiti jäigastumist ja sellega kaasnevat kusiti valendiku avanemist.

KUSEORGANITE TALITLUS

Neerud on pidevalt töötavad elutähtsad näärmetaolised organid, millede talitluse kaudu säilitatakse vere ühtlane koostis, kontsentratsioon, osmootne rõhk ja pH vere vabastamise teel valgu ainevahetuse lõpp-produktidest, liigsetest mineraalainetest, veest ja kehavõõrastest ühenditest. Vastandina tüüpilistele näärmetele



Joonis 198. Kuseteede histoloogiline ehitus. (Orig.)

ei moodustu neerude eritise — u r i i n i ehk k u s e osised (peale hipuurhappe ja ammoniaagi) mitte neerudes enestes, vaid leiduvad juba veres. Muutused vere iseloomus põhjustavad vastavaid erinevusi uriini koostises ja hulgas. Seega sõltuvad uriini alaliselt muutuv koostis ja kogus toidu koostisest, ainevahetuse iseloomust ning määrast ja teiste eritusorganite (naha ja kopsude) talitlusest. Neerude operatiivsele kõrvaldamisele järgneb looma surm verre kogunevate mürgiste ainevahetusproduktide (u r e e m i a) tõttu. Sama võivad põhjustada neerude patoloogilised muutused. Neerude puuduliku töö korral asendub nende talitlus teataval määral naha ja seedekanali kaudu toimuva eritumisega, kuid funktsiooni täielikuks asendamiseks sellest ei piisa.

Uriini koostis ja kogus

Uriin on veres tarbetult või liigselt esinenud ainete vesilahus; vereplasma koostisosadest puuduvad siin vaid valkained ja suhkur; viimaste esinemine uriinis (a l b u m i n u u r i a, g l ü k o s u u r i a) osutab tavaliselt neerude haigestumisele, samuti nagu uriini liigne hulk (p o l ü u u r i a) hüpofüüsi tagasagara või pankreasesaarekeste vigastustele. Pankreasesaarekeste haigestumise korral sisaldab rikkalikult erituv uriin ka palju suhkrut (g l ü k o s u u r i a ehk s u h k u r k u s e s u s).

Uriin koosneb umbes 96% veest ja 4% kuivainest. Uriinis leiduvad orgaanilised ühendid on peamiselt valkude ainevahetuse lõpp-produktid (kusiaine ehk karbamiid, kusihape, hipuurhape, kreatiniin jt.). Maksas tekkiva i n d i k a a n i hulk uriinis osutab sooles toimuvate valgu roiskumise protsesside intensiivsusele. Peale selle leiduvad siin sapi värvainetest tekkinud urobiliin ja urokroom, taimsed värvained, hormoonid (östroon ehk follikuliin ja tiine mära uriinis jt.) ning looma ravimise korral ka mitmesugused raviained.

Anorgaaniliste ainetena esinevad uriinis keedusool, kaaliumisoolad ning väävelhappe- ja fosforhappesoolad.

Üldiselt on uriini koostis väga muutlik, kajastades organismis toimuva ainevahetuse iseloomu ja looma tervislikku seisundit. Seepärast omistataksegi uriini koostise uurimisele olulist tähtsust niihästi raviteadustes kui ka zootehnikas.

Mäletsejaliste ja sea uriin on vedel ja läbipaistev (selge), hobusel aga hägune ning sisaldab (neeruvaagnas ja kusejuhas esinevate näärmete poolt valmistatud) lima. Lindude uriin väljub kloaaki, kattes siin rooja valkja korrana. Uriini valkjat värvust lindudel põhjustavad kusihappe kristallid.

Taimtoidulistel loomadel on kuse reaktsioon enamasti aluseline, seal neutraalne. Rikkaliku terasööda kasutamisel uriin hapestub; sama toimub ka kestva kehalise pingutuse korral.

Kuse ööpäevast hulka ja urineerimise sagedust näitavad järgmised andmed:

Loom	Uriini ööpäevane kogus liitreis	Urineerimise ööpäevane sagedus
Hobune	5—10	5—7
Veis	9—23	5—7
Lammas	0,5—2	1—3
Siga	2—6	2—3

Uriini moodustumine

Uriin moodustub neerukehakestes toimuva filtratsiooni ja sellele kusekanalites järgneva (vee ning mõnede ainete) tagasiimendumise teel. Päsmakestes valitseva suhteliselt kõrge vererõhu tõttu, mis veisel ja hobusel ulatub kuni 70—90 mm Hg ning seega märgatavalt ületab vere valkude osmootset (onkootset) rõhku (25—30 mm Hg), surutakse verest vesi koos teiste vere koostisosadega (peale valgu ja verekehakeste) *primaarse* ehk *esmase uriinina* neerukehakeste kihnusisesesse õõnde. Vereplasma kaotab endast neerupäsmakestes primaarse uriini näol umbes ühe neljandiku, mistõttu esmase uriini hulk on väga suur, ületades lõpliku uriini kogust enam kui 90-kordselt. Säärase tugeva filtratsiooni tagajärjel võiks organismis leiduv vesi välja voolata mõne tunni jooksul. Sellist võimalust väldib vee ja mõningate teiste ainete verre tagasiimendumine ehk reabsorptsioon. Organismist eemaldamisele kuuluvad ainevahetuse lõpp-produktid tagasi ei imendu. Reabsorptsiooni puhul imendub verre tagasi (kuni vere teatava kontsentratsioonini) osa aineid (*künnisained*) täielikult (glükoos jt.), teised aga vaid osaliselt (näiteks kusihape) või ei imendu üldse mitte (*künniseta ained*). Viimased (väävelhappesoolad, kreatiniin jt.) esinevad uriinis alati, vaatamata nende kontsentratsioonile veres. Künnisained seevastu satuvad uriini ainult siis, kui nende hulk veres ületab teatava taseme (veresuhkru puhul näiteks 0,16—0,18%).

Üksnes vähesed kuses leiduvad ained (ammoniaak, hipuurhape) sünteesitakse ka neerudes enestes.

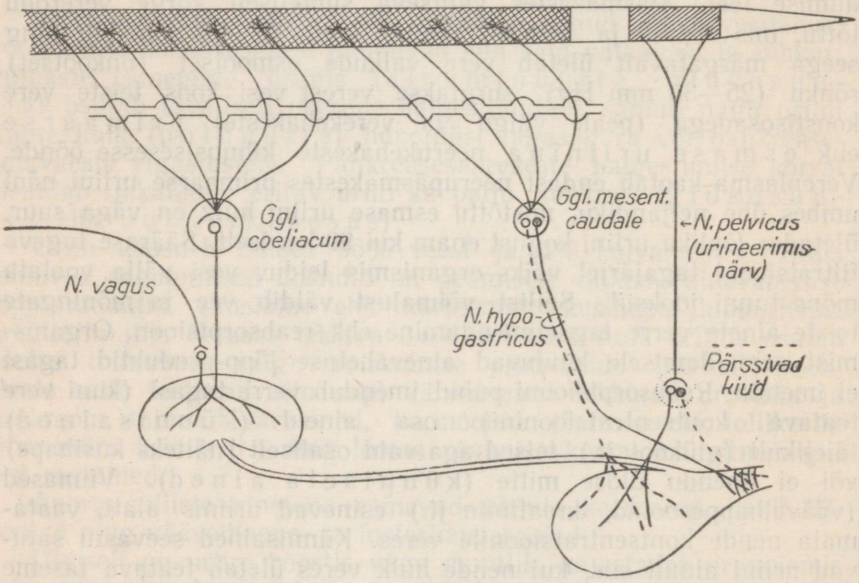
Neerupäsmakestes toimuv filtratsioon teostub südame töö (vererõhu) kaudu, mitte aga paiksete ainevahetusprotsesside toimel, mispärast siinset kapillaaristikku läbiv veri oma hapnikusisalduse osas oluliselt ei muutu: veri väljub neerupäsmakestest endiselt arteriaalsena. Tagasiimendumine seevastu teostub selle energia varal, mis vabaneb rakkude ainevahetusprotsesside tagajärjel. Sellele osutab ka kusetorukesi varustava vere ümbermuutumine venoosseks.

Neerupõletikkude puhul, mil neerupäsmakesed on patoloogiliselt muutunud, pääseb uriini ka osa vere valkudest. Selle tagajärjel

võib vereplasma valkude poolest vaesuda; siis onkootne rõhk langeb ja veri ei suuda enam piisavalt vett siduda: vesi tungib soontest kudedesse, põhjustades vesitõbe.

Kuseerituse regulatsioon

Uriini moodustumine allub niihästi neuraalsele kui ka humoraalsele regulatsioonile. Neerud on varustatud arvukate vegetatiivsete närvikiududega, millede ärrituse korral uriini eritus ja koostis muutuvad. Seejuures võib neuraalne ärritus mõjuda nii otseselt neerukanalite rakkudele (muutes nende ainevahetust ja läbilaskvust) kui ka avalduda veresoonte avardumises ja ahenemises.



Joonis 199. Kuseorganite eferentne innervatsioon. Hüpogastrilises närvis kulgevad sümpaatilised kiud kannavad impulsse, millede toimel põie lihaskest lõtvub ja põie sfinkter sulgub. Vaagna- (pelvikus-) närvi kaudu kulgevate impulsside toime on vastupidine: parasümpaatiline vaagnanärv on urineerimisnärv.

Neerude talitluse kõrgem regulatsioon toimub ajukoore kaudu. Sellele osutab võimalus mõjustada uriini eritamist tingeliste refleksidega. Kui katsekoerale vett makku juhtida, suureneb tal kuseeritus. Kui aga vee manustamist makku toimetada korduvalt seoses mõne teise, neerude talitluse seisukohalt mõjuta ärritusega (näiteks metronoomi tiksumisega), siis tingib viimane ka üksikult kasutatuna analoogilist uriini eritumise suurenemist.

Ajukoore reguleerivale osatähtsusele neerude talitluses osutab ka asjaolu, et kusepõie fistuliga varustatud lammastel võib uriini moodustumine looma katsepukki asetamisel väheneda või 0,5—1 tunniks hoopis lakata.

Väga oluline on neerude puhul hormonaalne regulatsioon. Hüpofüüsi tagasagara poolt produtseeritud antidiureetilise hormooni kaudu suunatakse vee tagasiimendumise määra neerukanalites. Selle hormooni vähene produktsioon põhjustab nn. hüpofüsaarset liigkusesust. Kaudsel teel mõjustavad uriini eritumist ja koostist ka insuliin ja kilpnäärme hormoon. Insuliini vähesuse korral tõuseb veresuhkrupeegel ülekünniseliseks ja glükoos ilmub seetõttu uriini. Türoksiini suurenenud hulga korral valgub suuremal määral vett koest verre, mis omakorda on kuseerituse tõusu põhjuseks.

Märgatavat diureetilist (kuseeritust suurendavat) toimet omavad sulfaadid, fosfaadid ja karbamiid ehk kusiaine ning eriti kofeiin. Nende toime avaldub kas päsmakestes või neerutorukestes või mõlemas korraga. Mõlemapoolset toimet omab näiteks kofeiin: päsmakestes tingib ta kapillaaride avanemist ja seega filtratsioonipinna suurenemist, kusetorukestes aga tõkestab ta vee tagasiimendumist, mille tõttu uriini hulk kasvab. Väävel- ja fosforhappesoolad tõkestavad oma tugeva veesisaldusvõime tõttu vee tagasiimendumist neerukanalites, mispärast nad viivad enesega kehast kaasa suurema veehulga.

Uriini viimasüsteemi talitlus

Neeruvaagnasse kogunev uriin kandub ühes minutis 3—6 korda toimuvate ja sekundis 2—3 sm võrra edasiliikuvate peristaltiliste lainete kaudu põide.

Kusepõis, nagu teisedki silelihaskoelised organid, kohandab oma suuruse uriini kogusega siserõhu märgatava tõusuta. Alles teatava koguse ületamisel algab rõhu kiire kasv, mis vallandab reflektoorselt põie lihaskesta kontraktsiooni ja tingib põiesulguri lõtvumist. Tavaliselt abistavad põie tühjumist kõhulihased.

Urineerimine allub nimme-ristluu ajus paiknevale urineerimistsentrumile. Viimase sõltuvuse tõttu suuraju talitlusest võib loom urineerimist tahteliselt pidurdada. Kui rinnaosas seljaaju läbi lõigata, kaob katseloomal võime urineerimist tahteliselt pidurdada.

Põide suunduvate parasümpaatiliste kiudude (vaagnanärvi) kaudu kulgevate erutuslainete toimel kontraheerub põie lihaskest ja samal ajal ta sulgur lõtvub. Sümpaatiliste kiudude toime on vastupidine.

Loomad asetuvad urineerimisel karakteersesse seisangusse. Hobused urineerivad vaid püsti seistes. Nad ei saa urineerida töötades või sõidul. Veis seevastu võib urineerida ka kõndides.

SUGUORGANID

SUGUORGANITEST ÜLDISELT

Organismide paljunemine ehk sigimine toimub kas *sugutul* ehk *vegetatiivsel* või *sugulisel* teel.

Sugutu sigimise korral, mis kõige levinumalt esineb taimeriigis (harvemini ka madalamatel loomadel), tekivad järglased või uued organismid vanemindiviidi jagunemisest, tema pungumisest või temast üksikute rakurühmade eraldumise teel.

Suguline sigimine toimub sugurakkude kaudu.

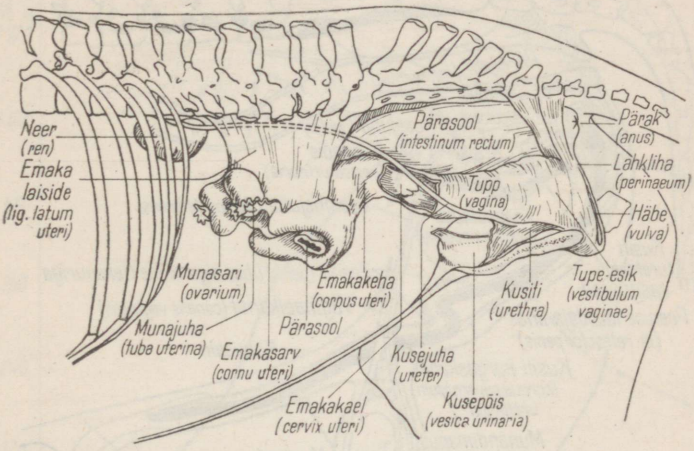
Kõrgematele loomadele, nende hulgas ka kõikidele selgroogsetele, on omane suguline sigimisviis: nende järglaste arenguks on vaja kahe — *isas-* ja *emassuguraku* ühinemine ehk *viljastus*. Sugurakud tekivad siin *sugunäärmeis* ehk *gonaadides*, isassugurakud ehk *seemnekehakesed* (spermatozoidid) munandites ja emassugurakud ehk *munarakud* (ootsüüdid) munasarjades ehk ovaarides. *Lahksugulistel* loomadel ehk gonohhoristidel asetsevad mainitud sugunäärmed kumbki eri indiviidis, üks *isas-* ja teine *emasloomas*, kuid *sugukaksiklastes* ehk *hermafrodiitides* leiduvad üheaegselt mõlemad (muna- ja seemnerakke valmistavad) sugunäärmed. Harukordselt võib hermafroditism esineda ka imetajatel loomadel, kuid siin esineb ta väärarengulise nähtusena ja kaasneb vastava looma sigimatusega.

Põllumajandusloomad ja -linnud on lahksugulised, kes sigimise seisukohalt moodustavad terviku ainult paariti: seemendamata emasloomast ei teki kunagi järglasi, vaid uus indiviid algab siin oma arengut muna- ja seemneraku liitumise produkti — *viljastatud munaraku* ehk *sügoodina*. *Partenogenees* ehk *neitsissigimine*, s. o. uue indiviidi tekkimine viljastamata munarakust, pole kõrgematele loomadele omane; võimalik on ta siin vaid katsetingimustes.

Loomade optimaalse sigimisvõime eelduseks on nende loomulikult arenenud ja normaalselt talitlevad suguorganid. Hästi arenenud suguorganite ehk *primaarsete sugutunnuste* puhul esinevad selgesti väljakujunenutena ka *sekundaarsed sugutunnused*, milledena kirjeldatakse kõiki teisi sugudevahelisi

erinevusi peale sigimisega otseses seoses olevate suguorganite (erinevus keha kujus ja suuruses, karvkattes, sarvede kujus jne.).

Vastandina teistele organitele erinevad sigimise teenistuses seisvad organid sugupooliti, mispärast neid üksikasjalisemalt tuleb iseloomustada emas- ja isasloomal eraldi. Teatav sarnasus esineb nende (eriti sugunäärmete) vahel vaid lootelise arengu, ülesande ja ühise ehitusprintsiibi näol. Nii emas- kui ka isassuguorganid koosnevad sugunäärmetest ehk gonaadidest ja torujatest suguorganitest ehk suguteedest. Sugunäärmed on nii ühel kui ka teisel sugupoolel sugurakkude valmistajaiks



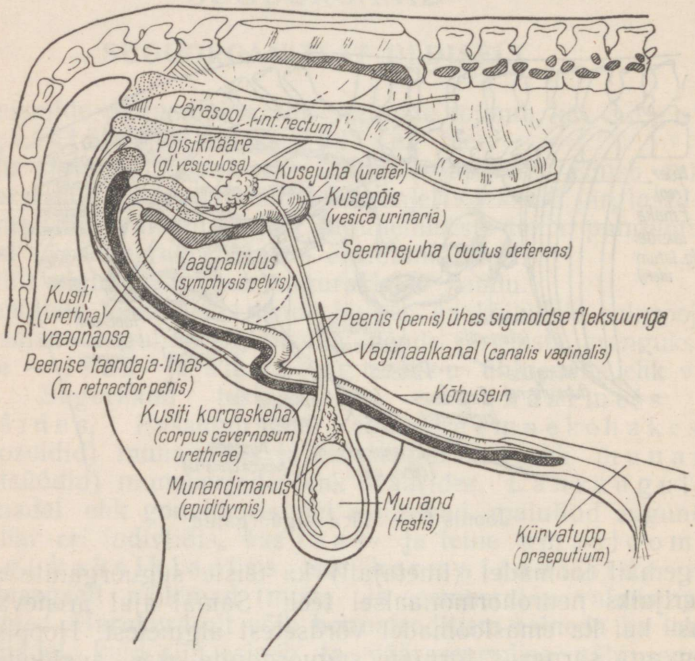
Joonis 200. Mära suguorganid.

ja kõrgemail loomadel (imetajail) ka teiste suguorganite arengu reguleerijaiks neurohormonaalsel teel. Samal ajal arenevad nad nii isas- kui ka emasloomadel võrdsetest algmetest. Hoopis väiksem on aga sarnasus torujate suguorganite osas, avaldudes eeskätt vaid nende seina kolmekestalises ehitusprintsiibis, vähemal määral ka innervatsioonis ja verevarustuses.

Emassuguorganid (*organa genitalia feminina*) moodustuvad: 1) kahest munasarjast (*ovarium*), 2) kahest munajuhast (*tuba uterina* ehk *oviductus*), 3) kahest sarvest, ainsast kehast ja kaelast koosnevast emakast (*uterus*), 4) kusiti välisavauseni ulatuvast tupest (*vagina*), 5) kuseorganitega liitunud tupe-esikust (*vestibulum vaginae*) ja 6) häbemest (*vulva*) (joonis 200). Laiemas mõttes kuulub emassuguorganite hulka ka udar (*uber*).

Emaslooma sugunäärmed, munasarjad, on munarakkude produtseerijaiks. Samuti toimub neis (imetajail ehk mammaalidel) inda põhjustavate hormoonide — östrogeenide — ja rasedushormooni — progesterooni — valmistamine. Munajuhade

ülesandeks on munasarjadest vabanenud munarakkude edasikandmine emakasse ja nende toitmine sel teekonnal; ühtlasi on nad munarakkude viljastumise ehk fertilisatsiooni paigaks; siin toimub isassuguraku ühinemine munarakuga. Emakas areneb noor indiviid ja ülejäänud torujad emassuguorganid on sünnitusteedeks ning paaritusorganiteks. Lisaks nimetatud ülesannetele peavad torujad emassuguorganid looma veel sobivad olelustingimused paarituse või seemenduse ajal siia juhitud seemnerakkudele ja kaasa aitama nende liikumisele munajuha suunas.



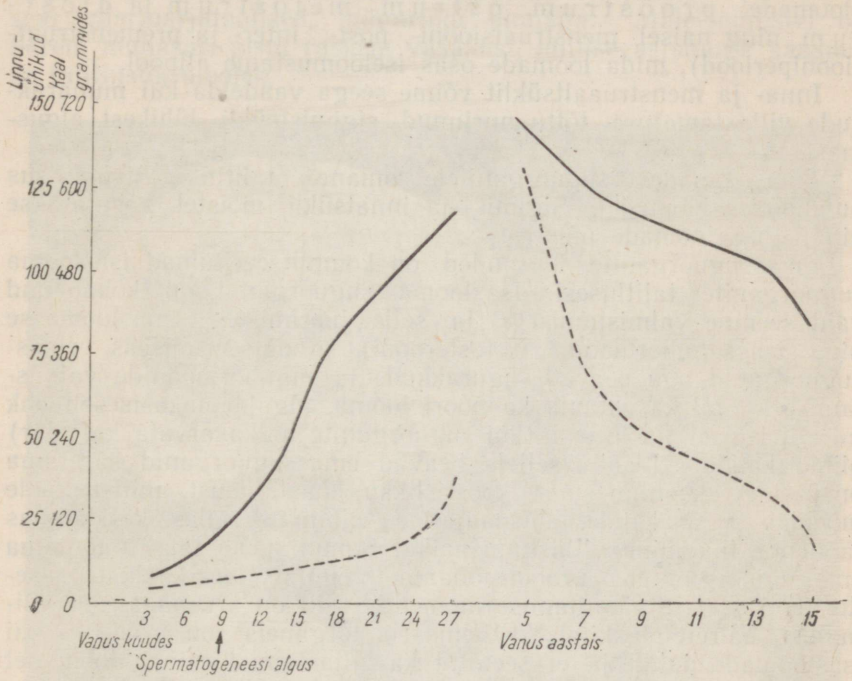
Joonis 201. Pulli suguorganid.

Isassuguorganid (*organa genitalia masculina*) moodustuvad: 1) kahest munandist (*testis* ehk *orchis*), 2) kahest munandimanusest (*epididymis*), 3) kahest seemneväädi kurrus kulgevast seemnejuhast (*ductus deferens*), 4) paaritust kusitist (*urethra*) koos 5) kolme paari lisasuguнäärmetega (põisiknäärmed, eesnääre ehk prostata ja kusitisibulanäärmed) ja 6) vaagnaõõnest väljaspool asetsevast kürvast ehk peenisest (*penis*). Lisaks nimetatuile kuuluvad isassuguorganite hulka 7) peenise tippu ümbritsev kürvatupp ehk eesnahk (*praeputium*) ja 8) munandeid sisaldav munandikott ehk skrootum (*scrotum*) (joonis 201).

Skrootum on munandite kaitsjaks ja nende termoregulaatoriks,

munandid (isaslooma sugunäärmed) on seemnerakkude ehk spermatozoidide valmistajaiks, munandimanused seemnerakkude lõpliku küpsemise ja ühtlasi ka säilitamise paigaks, seemnejuhad koos kusitiga seemne väljajuhtijaiks, lisasugunäärmed seemneplasma moodustajaiks ja peenis paaritusorganiks.

Vastandina enamikule teistele organitele algavad suguorganid oma talitlust vaid puberteedi ajal ja täielikult väljakujunenuks osutuvad nende ehitus ja funktsioonivõime suguküpsus-



Joonis 202. Pulli munandite kaalu (pidev joon) ja munandite testosterooni-sisalduse (katkendlik joon) muutus vastavalt looma eale.

perioodil, mis ajaliselt langeb kokku looma kõige jõulisema eaga. Vanaduse saabumisega vaibub suguorganite talitlus hormoonide produtseerimise ja sugurakkude moodustamise alal aegamööda (joonis 202).

Emassuguorganitele on karakteerne nende ehituses ja talitluses toimuvate muutuste tsüklilisus. Protsesside kogum, mis algab munarakkude küpsemise ja vabanemisega munasarjast, nende viljastumisega munajuhas ja jätkub loote arenguga ning tema sünnitusega ja lõpeb noorlooma imetamisega, kannab sigimis- ehk reproduktsioonitsükli nimetust. Siitpeale algab analoogiline sündmuste käik uuesti. Juhul kui munasarjast välju-

nud munarakk ei viljastu, katkevad ettevalmistusprotsessid noore idulase vastuvõtuks emakasse ja tsüklilised muutused algavad (munarakkude küpsemise ja östrogeenide valmistamise näol munasarjades) uuesti. Mainitud munarakkude viljastamatusest tingitud lühiajalised tsüklid on tuntud loomade *inna-* ehk *östraal-* ja naise ning antropoidsete emasahvide puhul *menstruaal-tsükli* nimetuse all. Inna- ja menstruaaltsüklist üheaegselt kõneldes tarvitatakse seksuaaltsükli nimetust. Nii inna- kui ka menstruaaltsüklis eristatakse omakorda nelja alafaasi ehk -perioodi (loomadel *proöstrum*, *östrum*, *metöstrum* ja *diöstrum* ning naisel menstruatsiooni-, post-, inter- ja premenstruatsiooniperiood), mida loomade osas iseloomustame allpool.

Inna- ja menstruaaltsüklit võime seega vaadelda kui munarakkude viljastamatuse tõttu nurjunud sigimistsükli lühikest algusfaasi.

Emasloomade suguorganitele omane talitluse tsüklilisus puudub isasloomadel. Sigimis- ja innatsükli mõistet kasutatakse ainult emasloomade puhul.

Emassuguorganite ülesanded on komplitseeritumad isasloomal suguorganite talitlusest. Isasloomal suguorganid on kohanenud vaid seemne valmistamiseks ja selle juhtimiseks emasloomasse ning isassuguhormooni (testosterooni) produtseerimiseks, emassuguorganid aga peavad sugurakkude ja suguhormoonide valmistamise kõrval kasvatama ka noort looma, algul emakasiseselt ehk intrauteriinselt ja hiljem (kui suguorganite hulka arvata ka udar) piima kaudu. Lisaks sellele peavad emassuguorganid säilitama oma sisekeskkonna suurt koostislikku konstantsust, milleta pole mõeldav sugurakkude lühemaajaline viibimine selles keskkonnas ja nende liikumine viljastumispaika. Samuti peab täpselt töötama emassuguorganite neurohormonaalne regulatsioon ka kogu rasedusaja kestel ja sünnitamise momendil. Siit on arusaadav, et võimalusi häirete tekkimiseks emassuguorganeis on rohkem kui isasloomade puhul ja et seetõttu ka viljastumist esineb loomadel sagedamini emassugupoolest tingituna.

Talitluse tsüklilisusega koos muutub ka emassuguorganite ehitus: munasarjades folliikulite ja kollaskehade arenemisaste ja suurus, emaka limaskesta paksus, näärmete kulg ja diameeter, epiteeli ilme, lihaskiudude mõõtmed, tupe pinnaepiteeli kihististe arv ja rakkude iseloom jne. Seega tuleb makro- ja mikroskoopilise pildi erinevust arvestada vastavalt reproduktsiooni- ja innatsükli faasidele kõikide emassuguorganite puhul.

Munasarjad

Munasarjad asetsevad (munasarjasidemetega kõhuseinale kinnitunult) neerude taga (hobusel) või niudeluude keskkohal (mäletsejalistel ja seal). Suuruselt on nad väiksemad sama liiki loomade munandeist. Kõige suuremad munasarjad on hobusel (ligikaudu kanamuna suurused), kõige väiksemad lambal (joonis 203). Kujult on munasarjad hobusel neerjad, mäletsejalistel ovaalsed ja seal vaarmarjataolised, mügarliku pinnaga. Mäletsejalistel on parem munasari pisut raskem vasakust, millise asjaoluga kaasneb ka talitluslik üleolek.



Joonis 203. Põllumajandusloomade munasarjad. Foto. Loomulik suurus. (Orig.)
Ülal vasakul — hobuse poolitatud munasari, ülal paremal — sea munasari, all vasakul ja keskel — veise munasarjad, all paremal — lamba munasari.

Mära munasarjad on puhkeajal (di- ja anöstraalstaadiumis) tihe-elastse konsistentsiga ja 5×3×2 või 4×3×3 sm suurused. Nende palpeerimisele (komplemisele) mära tähendatud ajal ei reageeri, kuid innaajal muutuvad munasarjad komplemise suhtes

tundlikuks. Mittetiinel märal paiknevad munasarjad 2.—4. nimmelüli kohal.

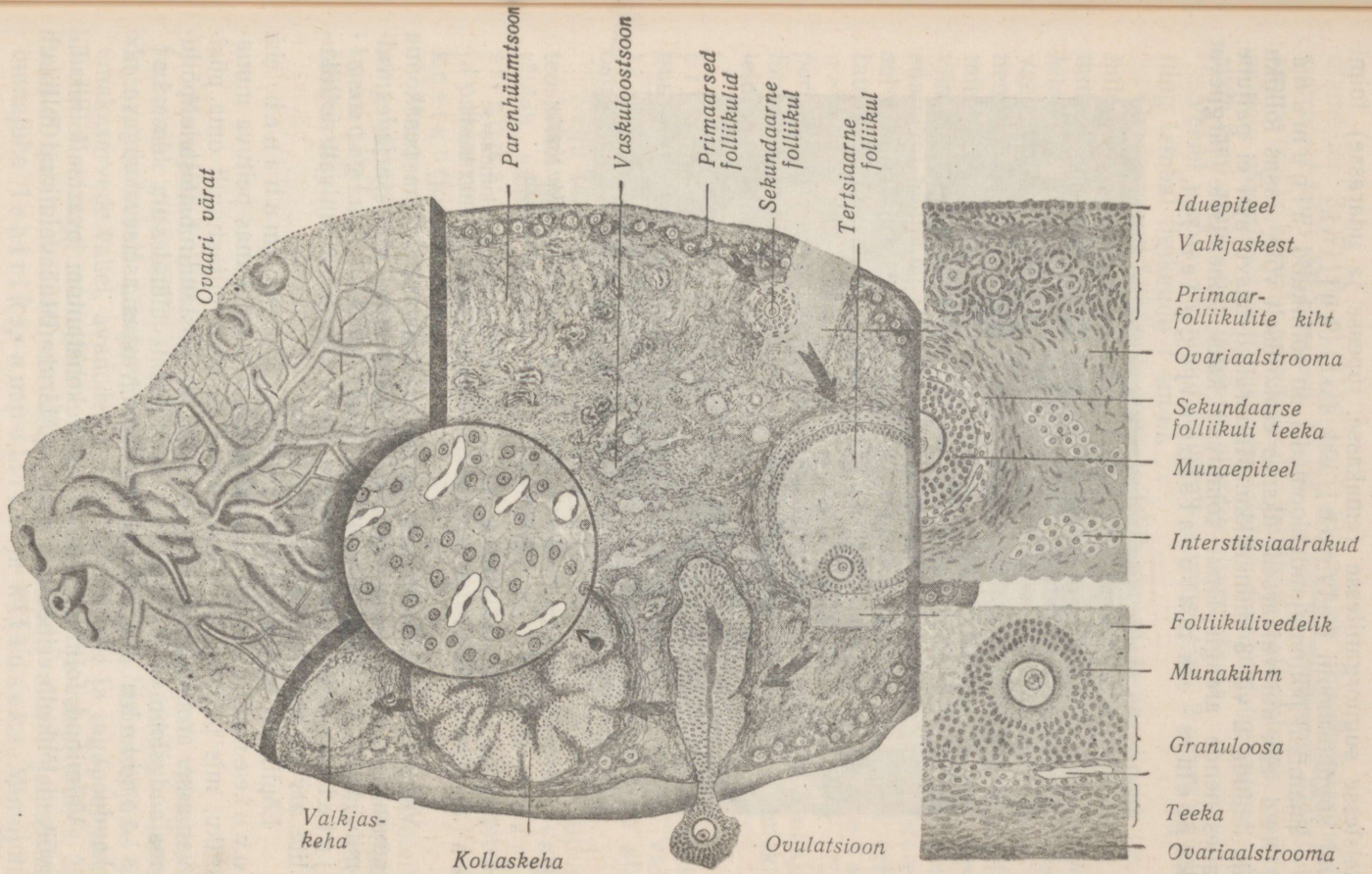
Munasari koosneb välisest parenhüüm- ja seesmisest vaskuloostsoonist. Hobusel paiknevad mainitud tsoonid ümberpöördult. Parenhüümtsoonis esinevad organi talitlust kandvad (parenhüümi) elemendid (folliikulid ja kollaskehad); vaskuloostsooni nimetus tuleneb temas hulgaliselt leiduvaist vere- ja lümfisoontest (*vas* — soon, joonis 204). Vaskuloostsoon seostub munasarjavärati kohal munasarjasidemega; seega võib vaskuloostsooni vaadelda munasarjasideme jätkuna, mis asetseb munasarja sees ja toidab seda. Selge piir ühe ja teise tsooni vahel puudub.

Parenhüümtsoon on emassugurakkude — munarakkude — asetsemise ja arenemise paigaks. Munarakud tekivad munasarja väljastpoolt katvast kihistumata idu- ehk germinatiivsest epiteelist. Munasarja sisemusse rännanud rakkude rühmas kasvab üks munarakuna suuremaks, kuid teised ümbritsevad teda folliikuliepiteelina. Munarakk ühes teda ümbritsevate epiteelirakkudega kannab ovariaalfolliikuli nimetust. Paralleelselt munaraku arenguga kasvab ja muutub ka folliikul. Vastavalt arenemisfaasile eristatakse munasarjas primaarseid, sekundaarseid ja tertsiaarseid (põis- ehk Graafi) folliikuleid.

Primaarsed folliikulid on kõige nooremad ning kõige väiksemad ja neil on kõige pindmisem asend. Nad koosnevad ümarast munarakust ja teda ümbritsevast kihistumata lame-epiteelist. Primaarseid folliikuleid leidub munasarjas teiste folliikulitega võrreldes kõige rohkem. Neil tuleb oodata teatav aeg edasist arenemisvõimalust ja seepärast nimetatakse neis leiduvat munarakku soikuvaks munarakuks. Niipea kui munarakk hakkab suurenema ja teda ümbritsev epiteel paksenema, kannab folliikul sekundaarse folliikuli ja munarakk kasvava munaraku nimetust. Sekundaarsed folliikulid eemalduvad munasarja välispinnast. Momendist, mil edasisel arenemisel folliikuliepiteeli vahele koguneb vedelikku, nimetatakse folliikulit põis- ehk tertsiaarseks folliikuliks. Arenev munarakk omandab sekundaarses folliikulis lõpliku suuruse ja samas kattub ta väljastpoolt läbipaistva ning elastse membraaniga — oolemmiga.

Tertsiaarse ehk Graafi folliikuli seina moodustavad väljaspoolne sidekoeline kiht — teeka — ja seespoolne folliikuliepiteel, mida siin tavaliselt nimetatakse granuloosaks. Viimasest ümbritsetuna moodustab munarakk folliikuliõõnde ulatuva munakühmu (joonis 205), mis avatud folliikulis on hoolsal vaatlemisel nähtav ka varustamata silmaga (kõrgus 200—300 mikronit). Folliikuli sisemus on täidetud folliikulivedelikuga.

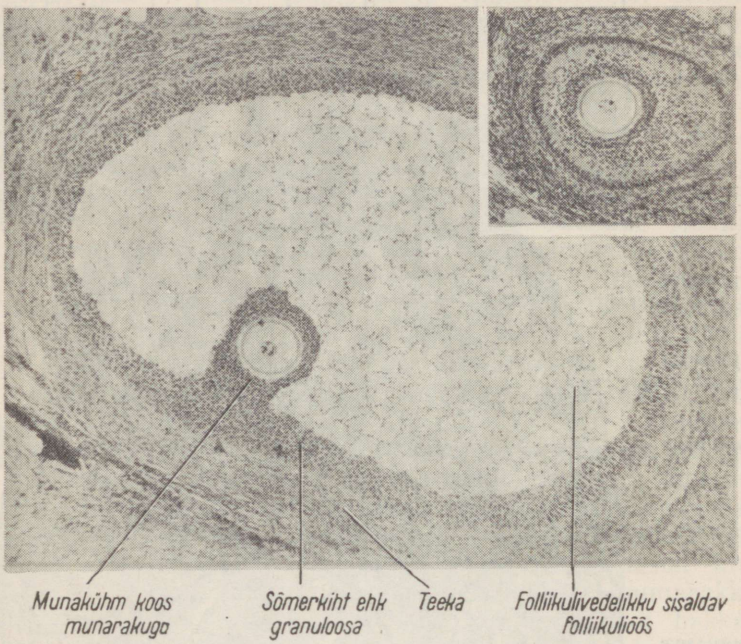
Folliikulil on kahesugune ülesanne. Esiteks loob ta munarakule soodsa arenemiskeskkonna ja teiseks valmistab ta sein



Joonis 204. Munasarja histoloogiline ehitus. (O r i g.)

teistesse suguorganitesse (emakasse, tupesse ja udarasse) toimivat suguhormooni östrooni ehk follikuliini.

Enamikul põllumajandusloomadel on folliikulid ainumunalised ehk uniovulaarsed; üksnes erakordselt võib ainsas folliikulis leiduda 2 või 3 munarakku. Munarakud kasvu ajal ei paljune; alles nende arengu lõpul toimuvad kaks teineteisele järgnevat küpsemis- ehk maturatsioonijagunemist.



Joonis 205. Tertsiaarse ehk Graafi ja (paremal ülal) sekundaarse ovariaalfolliikuli pilt mikrolõikes. Mikrofoto. Suurendus 100 korda.

Valmivate folliikulite arv on seoses vastava looma pesakonna suurusega; ainupoegijate (mära, lehma) munasarjades valmib innaajaks tavaliselt vaid üksainus folliikul, hulgipoegijatel aga mitu. Kõige suurem on üheaegselt valmivate folliikulite arv põllumajandusloomadest seal.

Lõplikult väljaarenenud folliikul lõhkeb (munaneb ehk ovuleerub) innaajal ja vabastab sel puhul temas peituva munaraku, mis pääseb siit munajuhasse ja sealt viljastunult oma püsivamasse arenemispaika — emakasse. Vastandina teistele põllumajandusloomadele toimub ovulatsioon märal nn. ovulatsioonilohu — munasarjasideme vastas asetseva sügava nõo kaudu.

Valminud folliikuli suurus pole konstantne; ovariaalfolliikulid võivad lõhkeda erinevas suuruses. Märal ulatub valminud folliikuli

diameeter 3—7 sm-ni. Folliikuli kasvamine mittepalpeeritavast suurusest kuni lõhkemiseni kestab märal 3—9 päeva. Folliikulisisene rõhk kasvab paralleelselt folliikuli valmimisega, milline asjaolu võimaldab munasarju palpeerides munanemise toimetuleku aega kuni umbes ühe ööpäeva piirides ette määrata.

Veisel ulatub valminud folliikuli suurus kuni 2 sm-ni ja seal ning lambal ligikaudu 1 sm-ni.

Ovuleerunud folliikuli asemele tekib samas tema seinast (granuloosast ja teekast) arenev uus kompaktne (õõneta) moodustis, mida tema värvuse tõttu nimetatakse kollaskehaks (*corpus luteum*). Kollaskeha koosneb kandilistest, korrapäratult paiknevaist, kollast pigmenti — luteiini — sisaldavaist rakkudest ja nende vahel asetsevast tihedast verekapillaaristikust. Kollaskeha talitlus on hormonaalne ja tema iga sõltub munaraku saatusest: viimase viljastumise korral püsib kollaskeha munasarjas arenenult enamikul loomadel tiinuse lõpuni, kuid munaraku mitteviljastamisel taandareneb ta järgnevaks innaajaks. Vastavalt sellele eristatakse tiinuskollaskeha ja perioodilist ehk munanemiskollaskeha (*corpus luteum graviditatis* ja *c. lut. periodicum*). Arenenud kollaskehade arv võrdub eelnenud innaajal lõhkenud folliikulite arvuga ja tiinuse korral tavaliselt ka emakas leiduvate loodete arvuga.

Kollaskeha reguleerib temas produtseerunud hormooni — progesterooni kaudu loote kasvuks vajalikku emaka arengut. Munasari on seega mitte üksnes munaraku valmistajaks, vaid ka endokriinne organ, mis produtseerib folliikulite valmimise ajal östrogeenset hormooni ja ovulatsioonijärgselt progesterooni.

Nagu tähendatud, esinevad kõne all olevad munasarja talitlust teostavad moodustised munasarja parenhüümtsoonis. Nende vahet täidab samas tsoonis rakurikas sidekude — munasarja strooma; kiududerikkamana leidub viimast vaid pinnaepiteeli ja primaarsete folliikulite kihi vahel, kus ta moodustab valkjaskesta (joonis 204).

Munasarja soonkiht on suuremate vere- ja lümfisoonte ning närvitüvede asupaigaks. Karakteerne on siinsetele arteritele nende tugevasti vääniline kulg, millega tagatakse vererõhu kiire langus kapillaaristiku suunas ja verevoolu ühtlustamine.

Suguteed

Munajuhad, mille ülesandeks on viia munasarjast vabanenud munarakk viljastumispaika ja siit loote arenemise kohale — emakasse, asetsevad peente looklevate torukestena munasarjade ja emakasarvede vahel, avanedes eespool kõhuõõnde ja tagapool emakasse. Kummagi munajuha pikkus on hobusel ja veisel umbes 25, seal 20 ja lambal 15 sm. Kuju ja läbimõõdu alusel jaotatakse munajuha lehtriks, ampulliks ja kitsuseks. Munajuha

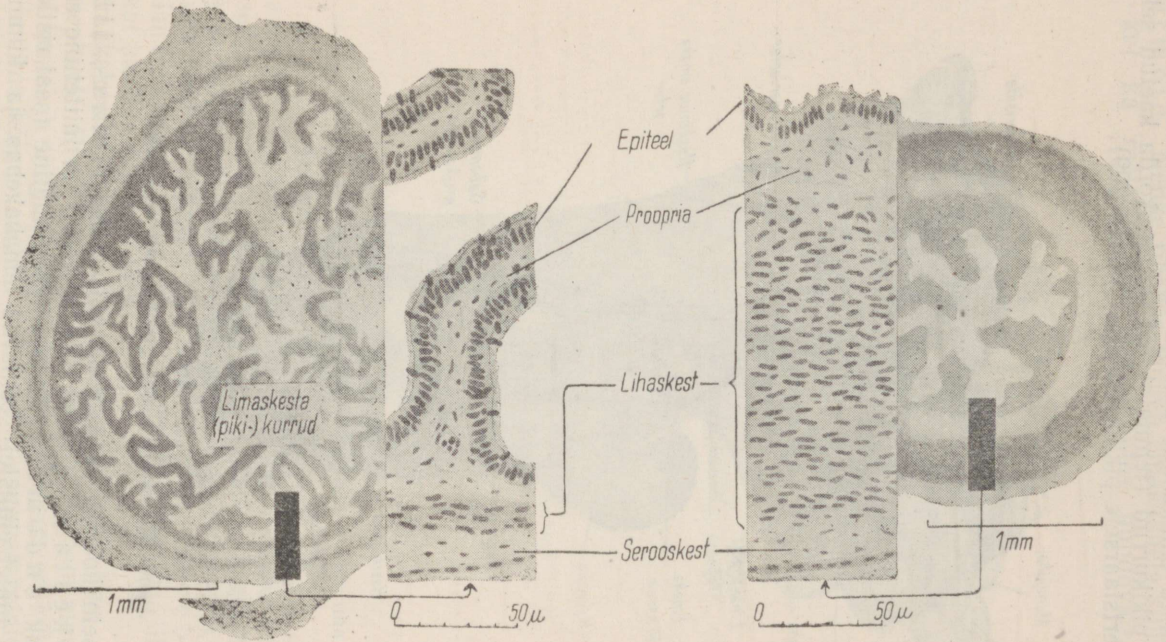
lehterjas algusosa on seestpoolt kaetud korrapäratute kurdude ja narmastega, mis ovulatsiooni puhul paisuvad ja haaravad munasarja. Lehtri põhjas asetsev kitsas avaus viib munajuha ampulli ja viimane aheneb munajuha emakapoolses osas kitsuseks.

Nagu kõikide torujate suguorganite, nii ka munajuha sein koosneb kolmest kestast: seespoolsest limas-, keskmisest lihas- ja väljaspoolsest seerooskestast ehk -kelmest (joonis 206). Limaskest moodustab hulgaliselt munajuha valendikku ulatuvaid pikikiude, mille arv ja kõrgus on eriti suured munajuha ampulliosas. Limaskest on näärmetu ja pealt kaetud emaka suunas liikuvate ripsmetega varustatud epiteeliga. Emaka suunas pidevalt paksenev lihaskest koosneb peamiselt ringjalt (tsirkulaarselt) kulgevatest silelihaskiududest ja üksnes munajuha lõpul liituvad nendega vähesed väljaspoolsed pikikiud. Munaraku edasikandjaiks munajuhas on ühtlasi virve- ja peristaltiline liikumine. Vaatamata munajuha pikkusele (sea munajuha on hiire omast umbes 40 korda pikem) toimub muna läbiminek munajuhast ikka enam-vähem võrdse aja (umbes 3—4 päeva) jooksul. Munaraku edasitoimetamisel välditakse munajuha talitluse kaudu ühtlasi seda, et viljastatud munarakk ei satuks emakasse enne, kui siin on lõppenud vajalikud ettevalmistused noore idulase vastuvõtuks.

Emakas asetseb noorel loomal ja mittetiinel täiskasvanud loomal vaagnaõõnes ning osaliselt kõhuõõne tagaosas pärasoole ja kusepõie vahel, kinnitudes kõhu- ja vaagnaseinale laisidemete abil. Emakas koosneb paremast ja vasakust munajuhade suunas ahenevast sarvest ning ühest kehast ja kaelast. Sarvede pikkus ja kuju erinevad põllumajandusloomadel liigiti (joonised 207 ja 208). Suhteliselt pikemad emakasarved on hulgipoegijatel loomadel (seal). Mittetiine sea emakasarvede pikkus ulatub üle 2 meetri. Emakasarvede kumerus on suunatud hobusel alla, mäletsejalistel ülespoole ja ette. Ühekordselt ringi tehes pöörduvad mäletsejalistel emakasarvede tipud uuesti tagasi ja üles (munasari asetseb sarve ringis). Seal on emakasarved peensoolekujuliselt looklevad. Emakakeha on kõigil põllumajandusloomadel peale hobuse (umbes 15 sm) väga lühike. Mäletsejalistel näib ta väljastpoolt suuremana üksnes sarvede kokkukasvamise tõttu, kuid tõelise, (sarvedevahelisest) vaheseinast eraldamata emakakeha pikkus on veisel kõigest 2—3 sm.

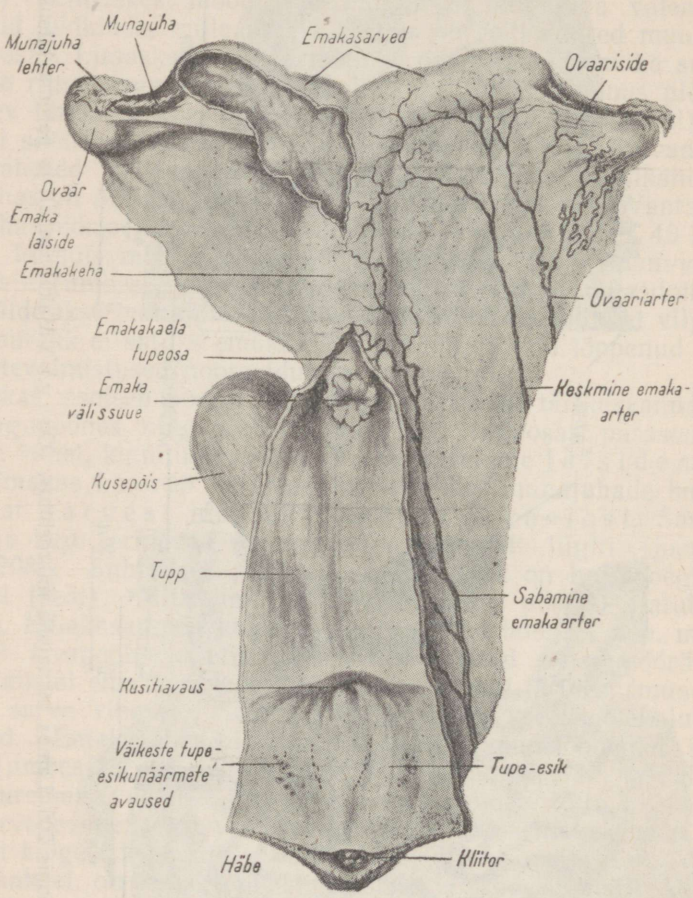
Emakakael on emakakehast kitsam ja konsistentsilt kõvem. Tavaliselt on emakakaelakanal, mis emakast väljub seesmise ja tuppe suubub välimise emakasuudme kaudu, suletud, avanedes vaid kahel juhul: innaajal osaliselt ja sünnituse korral täielikult. Emakakael ulatub põllumajandusloomadel peale sea lühikese kõrgendina tuppe, moodustades emakakaela tupeosa.

Emakakaela pikkus on märal 7—8 sm ja lehmal umbes 10 sm. Veelgi pikem on emakakael emisel; selle täpset pikkust on emise puhul raske määrata selle tõttu, et selge piir siin tupe suhtes puu-



Joonis 206. Lamba munajuha mikroehitus. (O r i g.) Vasakul ampull ja paremal kitsus.

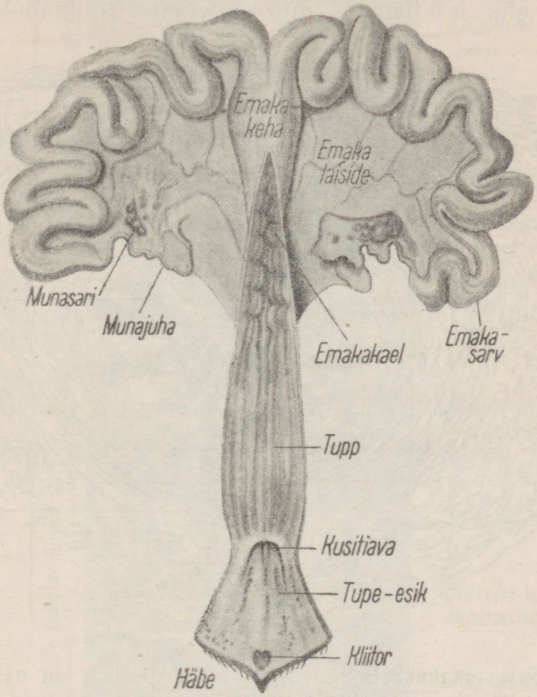
dub, sest emakakaela ristkurrud ulatuvad emisel osaliselt ka tuppe. Mittetiinel märal pole emakakaela välissuue kunagi nii tugevasti suletud, et tema kanalisse ei saaks viia ühte või kahte sõrme. Tugevasti on seevastu emakasuue suletud lehmal. Emakakaela sisepinnal esinevad pikikurrud (lehmal 4—5) on omakorda kaetud sekundaarsete ja tertsiaarsete pikikurdudega (joonis 209).



Joonis 207. Mära suguorganid pealt vaadatuna.

Emaka sein koosneb seestpoolt väljapoole limas-, liha- ja seerooskestast (joonis 210). Hobusel on mittetiine emaka limaskest ehk endomeetrium siledapinnaline (seal ristkurruline), kuid mäletsejalistel esinevad emakakehas ja kummaski emakasarves nelja ritta paigutunult veidi eenduvad limaskesta kühmud — karunkulite algmed. Nende, lootekestade kinnitamiseks määratud moodustiste arv on lehmal 80—112 (10—14 igas

reas) ja lambal 70—96. Ühes lootekestade *hatikute* ehk *kotüledoonidega* moodustavad nad tiinel loomal käbid ehk *platsentoomid* (joonis 211). Kihistumata, osaliselt ripskatet omava epiteeliga kaetud limaskest sisaldab hulgaliselt torujaid *emakanäärmeid*. Nende tihedus langeb emakakaela suunas ja viimases kui ka mäletsejaliste karunkulites puuduvad nad hoopis.



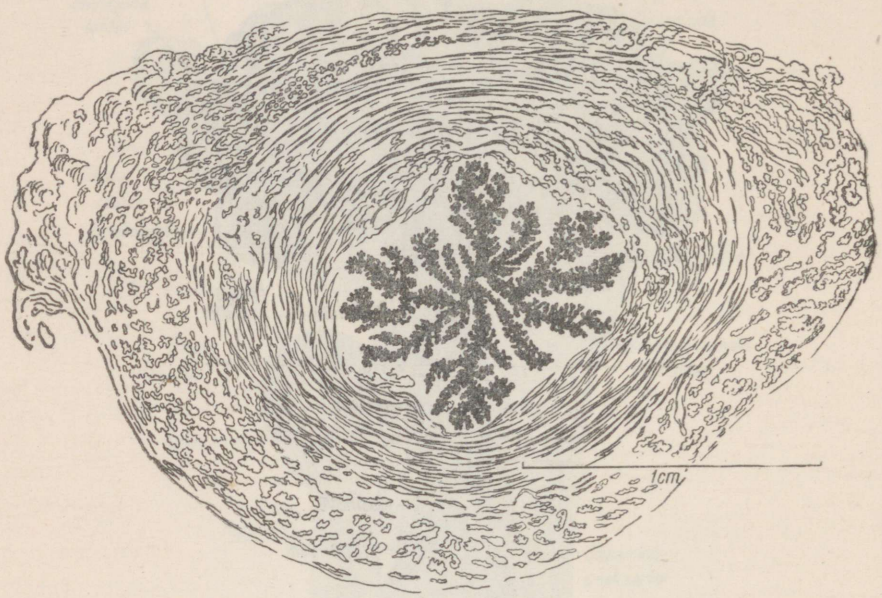
Joonis 208. Emise suguorganid pealt vaadatuna.

Siledakiuline lihaskest ehk *müomeetrium* jaguneb selles asetseva soonkihi kaudu seesmiseks ringjaks (tsirkulaarseks) ja välimiseks õhemaks piki- (longitudinaalseks) kihiks. Eriti paksuks muutub ringjas kiht emakakaelas. *Serooskest* ehk *perimeetrium* ühes soon- ja longitudinaalse lihaskihiga on emakat kandva laikurru jätk.

Emakakaelas asendab limaskesta näärmeid lima produtseeriv pinnaepiteel. Produtseeritud lima hulk ja iseloom muutuvad innatsükli kestel ja tiinuse ajal. Limaprodukt sioon on kõige intensiivsem ja lima kõige vedelam (võimaldab spermatozoidide läbitungimist) innaajal. Tiinuse ajal muutub emakasuuet korgistav lima kummitaoliselt sitkeks. Mainitud limakorgi kõrvaldamine või vigastamine võib põhjustada aborti, eriti märal.

Emakas on areneva loote asupaigaks. Tema suurus ja ehitus muutuvad väga oluliselt tiinuse ajal ja vähemal määral ka östraaltsükli kestel.

Tupp ja tupe-esik. Tupp on emaslooma paaritusorgan, mis ulatub emaka välissuudmest kuni kusiti-tupe avauseni (joonis 207). Tema ventraalsel seinal esineb tupe-esiku piiril noortel loomadel õhuke, tupe sissekäiku osaliselt sulgev limaskesta kurd — tupekõld ehk hüümen, mis vanematel loomadel kaob. Tupe



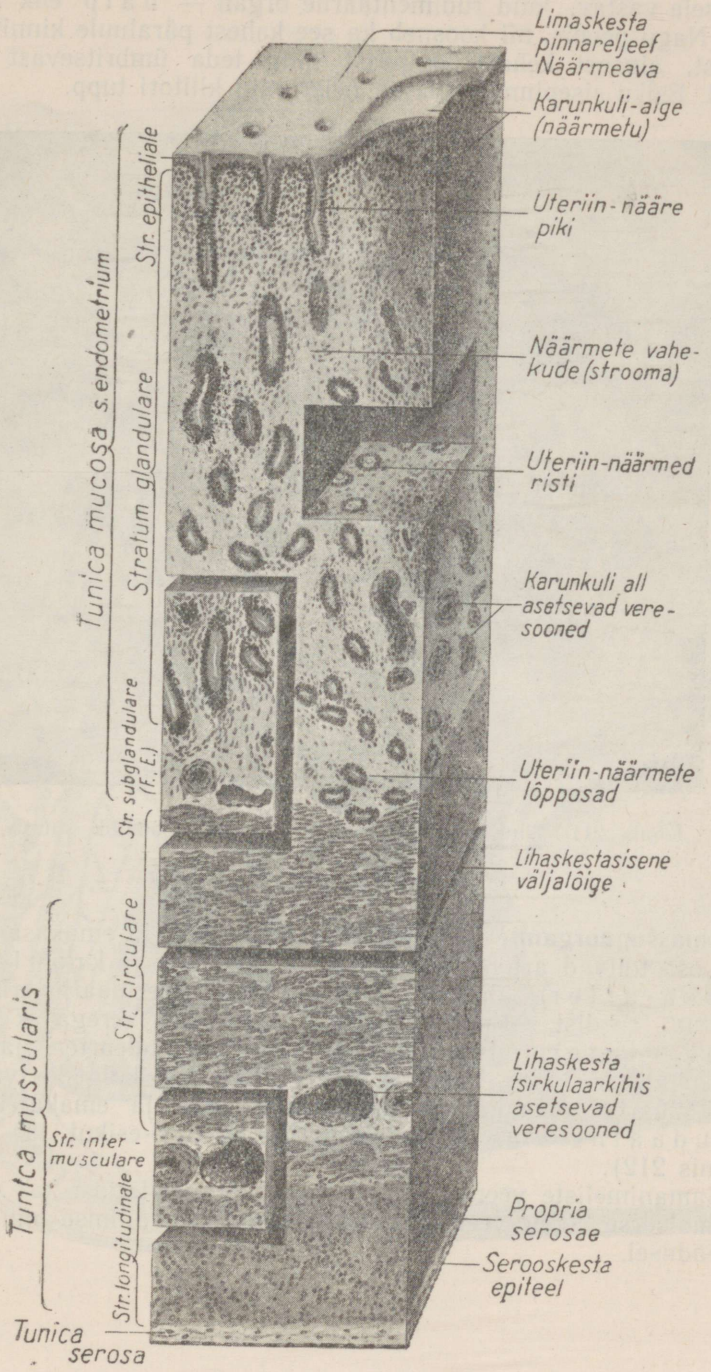
Joonis 209. Hobuse emakakaela ristlõige. Musta rosetina on näidatud emakakaela valendik.

näärmetu limaskest on kurrustunud ja ta pinnaepiteeli pilt muutub vastavalt östraaltsükli faasidele. Suure elastsuse tõttu on tupp väljavenitatav kuni luulise vaagna piirideni.

Tupe tagumist, kusitiavausest häbemeni ulatuvat osa nimetatakse tupe-esikuks. Ta on kuse- ja suguorganiks ühtlasi. Tupe-esik sisaldab väikestes rühmades esinevaid limanäärmeid. Õhukese lihaskestaga liitub esikut sulgev vöötlihas. Väljastpoolt ümbritseb tuppe ja selle esikut kohevakiuline adventitsiaalkest. Serooskest esineb väliskattena vaid tupe eesosas. Seda paika kasutatakse mõnel puhul operatiivsel teel kõhuõõnde pääsemiseks.

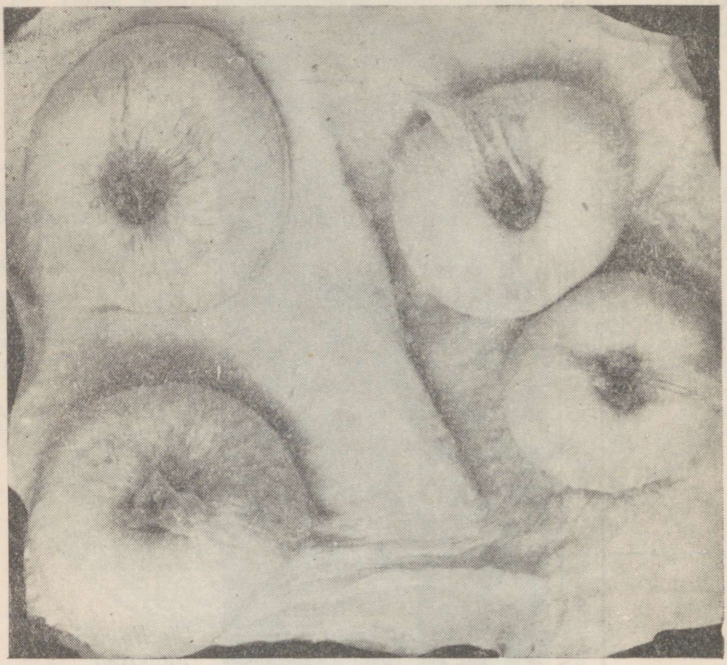
Sageli kõneldakse tupest tupe-esikut kaasa arvates.

Häbe on emassuguorganite välimine, päraku all paiknev osa, mis koosneb kahest häbemepilu külgedelt piiravast vertikaalsest nahakurrust — häbememokast. Häbe on pärakust eral-



Joonis 210. Emaka seina mikroehitus. (O r i g.)

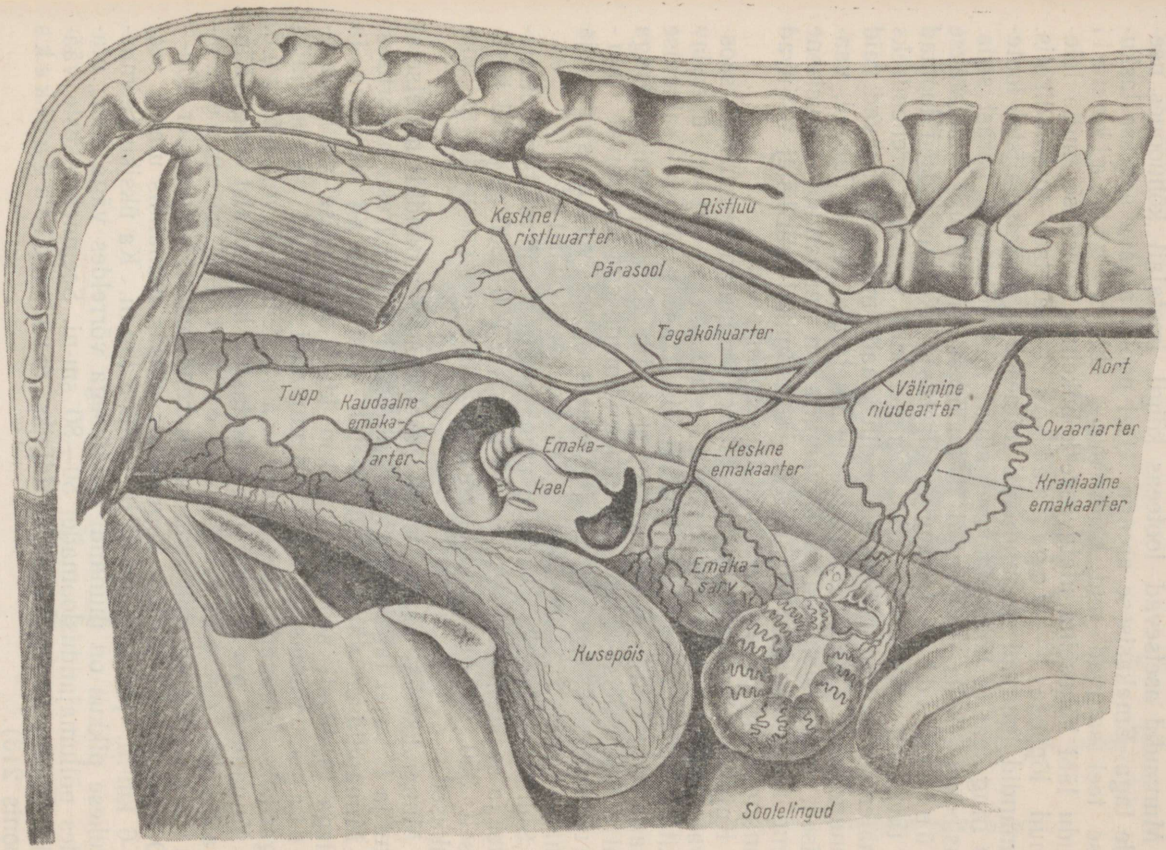
dunud lahkliha kaudu. Häbeme allnurgas asetseb isasloomа peenisele vastav, kuid rudimentaarne organ — nälp ehk kliitor. Nagu peenis, nii koosneb ka see kahest päraluule kinnituvast säärest, ainsast kehast ja peast ning teda ümbritsevast nälbi tupest. Esiku sisepinnale ulatub neist vaid kliitori tupp.



Joonis 211. Tiine ute platsentoomid. Foto. Loomulik suurus. (Orig.)

Emassuguorganite veresoonestik. Munasarja ja emakasarve tipmist osa toitvad arterid (munasarjaarter ja kraniaalne emaka-arter) algavad ühise tüvega (spermaararteri näol) otseselt aordist. Emaka keskosa varustab verega keskne emaka-arter, mis on märal välimise niudearteri ja teistel tagakõhuarteri haru. Vaagnaõõnes veelgi edasi kulgedes varustab tagakõhuarter oma harude kaudu tupe seina ja emaka tagaosa (kaudaalne emaka-arter) kui ka tupe-esikut ja kliitorit (joonis 212).

Samanimeliste veenide kaudu kandub veri tagasi kas otseselt kaudaalsesse õõnesveeni või tagakõhu- ja välimise niudeveeni vahendusel.



Joonis 212. Lehma suguorganite verevarustus.

Munandid

Munandid asetsevad looteeas kõigil imetajail kõhuõõnes neerude taga. Emakasisese arengu teisel poolel algava aeglase laskumise teel satuvad nad kubeme- ehk vaginaalkanali kaudu läbi kõhuseina ulatuvasse kõhukelme sopistisse, mille laienenud lõpposa — vaginaalõõs — asetseb munandikotis. Munandid ilmuvad munandikotti inimesel ja mäletsejalistel looteeas ning seal ja hobusel umbes sünni ajal või varsti pärast seda. Isaslooma, kelle munandid kõhuõõnest ei välju, nimetatakse krüptorhiidiks (peitmunandlaseks). Krüptorhiidsed loomad on tavaliselt sigimatud, sest seemnerakud vajavad arenemiseks kehatemperatuurist madalamat soojuskraadi, mida nad leiavad vaid munandikotis. Lindudel ja mõnedel imetajatel (ainupilulised, vaalalised, napihambulised ja elevandid) on munandite kõhusisene asend reeglipärane. Nahkhiirtel ja enamikul närilistel väljuvad munandid kõhuõõnest vaid paaritussesooni puhul.

Kujult on munandid ovaalsed. Nende munandimanusega seostuvat peamist ja vastaspoolset sabamist otsa ühendav pikitelg asetseb hobusel horisontaalselt, seal längu (sabamise otsaga kõrgemal) ja mäletsejalistel vertikaalselt (peamise otsaga ülal). Munandeis eristatakse munandimanusega seostuvat munandimanuse serva ning vastaspoolset vaba serva ja kahte — mediaalset ja lateraalset pinda.

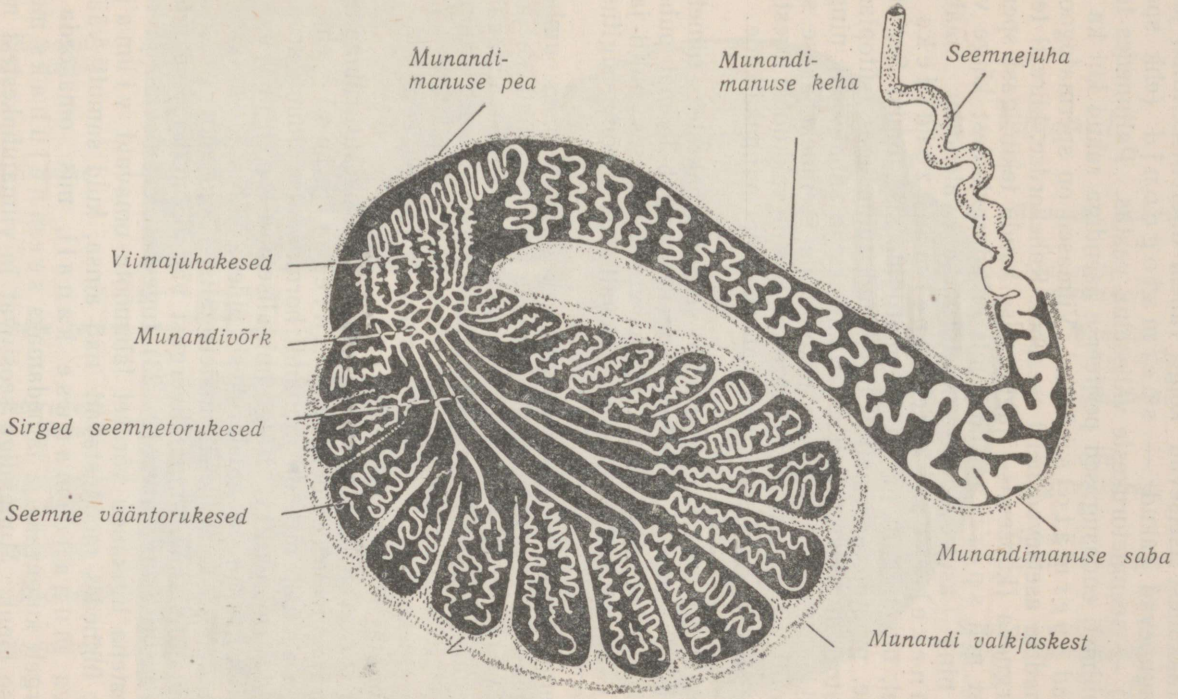
Suhteliselt kõige suuremad munandid on väikestel mäletsejalistel ja seal. Jääral kaalub ainus munand 200—300 g, pullil keskmiselt 350 g. Mõlemapoolsed munandid on enam-vähem üheraskused.

Munandikotist ümbritsetuna asetsevad munandid mäletsejalistel ja hobusel tagajäsemete vahel, kuldil üsna päraku naabruses.

Munandid on väljastpoolt kaetud kõhukelme all asetseva ja sellega tugevasti seostunud paksu kiulis-sidekoelise valkjaskestaga. Viimasega ühinevad munandi sisemust püramiidjaiks sagarikeks jagavad sidekoelised vaheseinad või põrgad.

Munandite parenhüüm moodustub hargnevaist ning väänlevalt kulgevaist seemnetorukestest ehk seemnetuubuleist, mis on nähtavad ka suurendamatult (diameeter 150—230 mikronit) ja millede kogupikkus ainsas munandis ulatub seal 3—6 km-ni, jääral 4 km-ni ja pullil 5 km-ni. Ka üksiku seemnetorukese pikkus on munandi raadiusega võrreldes väga suur, ulatudes põllumajandusloomadel 50—80 sm-ni. Seemnetorukeste väänid rühmituvad piklik-püramiidjaiks munandisagarikeks (joonis 213).

Seemnetorukeste sein koosneb germinatiivseist ehk idurakkudest ja nende vahel paiknevaist Sertoli rakkudest (joonis 214). Esimesed on seemnerakkude erinevad are-



Joonis 213. Munandi ja munandimanuse kanalisüsteemi skeem.

nemisvormid ja Sertoli rakkude ülesandeks on valmivate ning neisse sisestunud seemnerakkude toitmine.

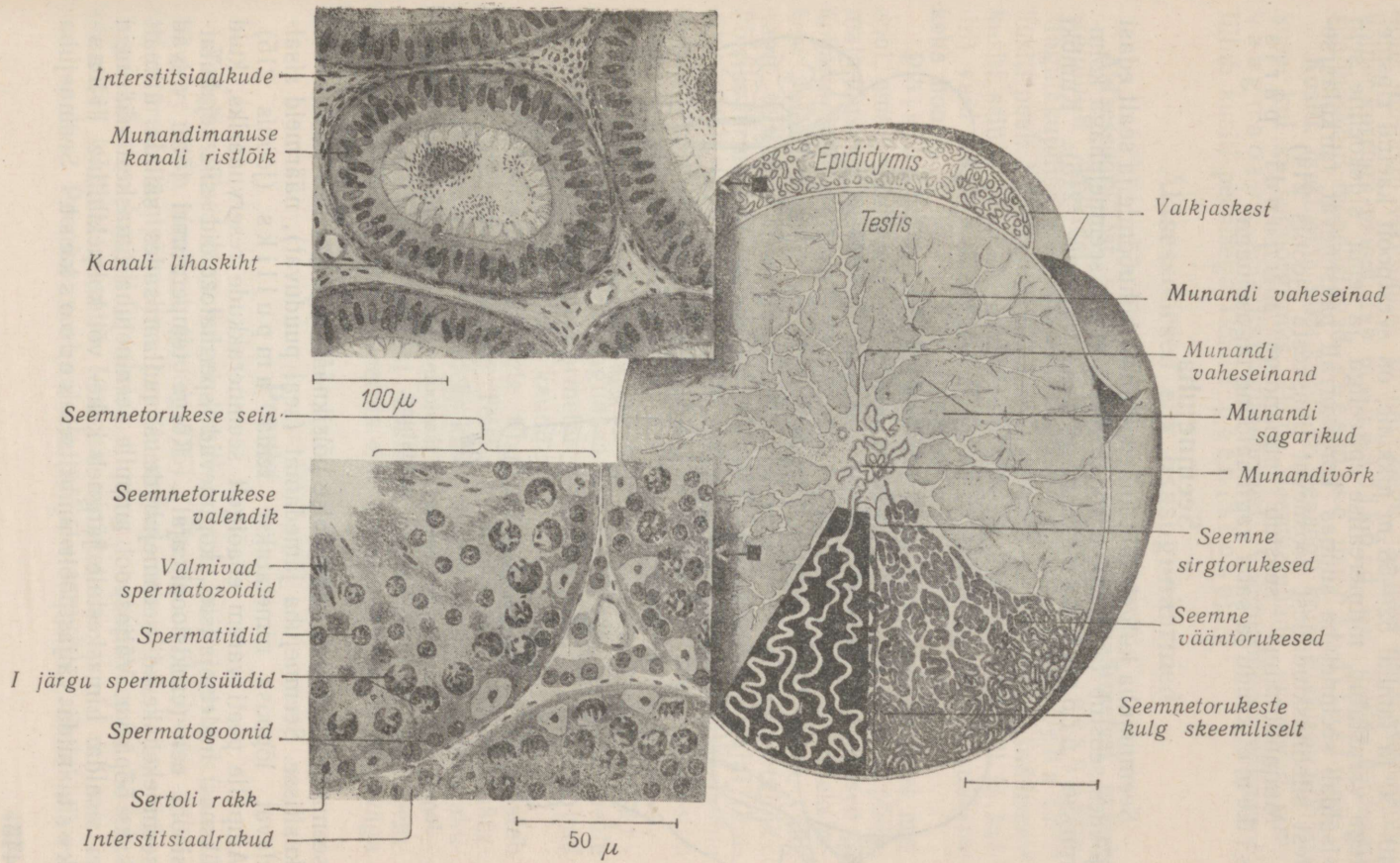
Idurakkudest asetsevad kõige vähem diferentseerunud ja pidevalt jagunevad rakud — spermatogoonid (ehk spermiogoonid) — seemnetorukeste välisseina vastas. Paljunedes tekivad neist niihästi endasugused perifeerse asendiga rakud kui ka edasiarenevad spermatotsüüdid. Viimased on spermatogoonidest suuremad ja asetsevad neist seespool. Kahekordse, kiiresti teineteisele järgneva (küpsemis-) jagunemise kaudu tekib igast spermatotsüüdist neli spermatiidi, mis on idurakkudest kõige väiksemad ning asetsevad seemnetorukese valendiku naabruses. Seemnekehakesteks ehk spermatozoididekss muundumisel, mis toimub pärast spermatiidide sisestumist Sertoli rakkudesse, muutub spermatiidi tihenenud tuum koos tsütoplasmaga spermatozoidi peaks, rakutsenter kaelaks ja sabateljeks ning Sertoli rakkudes resorbeerumata rakuplasma seemnekehakese sabaks. Valminult vabanevad spermatozoidid Sertoli rakkudest uuesti, kandudes seemnetorukeste ja vahepealsete viimakäikude kaudu munandimanusesse.

Kirjeldatud idurakkude arengut seemnekehakesteks nimetatakse spermiogeneesiks. Spermiogenees algab loomal puberteedi ajal (kuldil ja jääral umbes 150-päevases vanuses, pullil ja täkul hiljem) ning toimub siitpeale pidevalt kuni looma sigitusvõime kestuseni.

Seemnetorukesed lõpevad valkjaskesta läheduses umbsetena, kuid munandi keskkohas suubub nende teine ots lühikese ja peene vaheosa (sirge seemnetorukese) kaudu omavaheliselt seostunud kanaleist moodustunud labürintsesse ruumi — munandivõrku. Viimane asetseb munandi pikitelje kohal leiduvas sidekoelises kestkseinandis ja on seestpoolt kaetud kihistumata lame-epiteeliga.

Torukestevahelises sidekoes asetsevad väikeste rühmadena või massina epiteelirakkudetaolised interstitsiaal- ehk Leydigi rakud, mis on munandi hormonaalse toime arvatavaiks kandjaiks (joonis 214). Kõige hulgalisemalt esineb neid kuldil, kus nad ümbritsevad seemnetorukesi pideva kihina; ka täkul leidub interstitsiaalrakke rohkesti, mäletsejalistel aga vähe.

Munandimanus. Munandivõrgust väljub munandi peamise otsa kaudu liigiti erinev arv (12—23) tugevasti väänlevaid ja seemnetorukestena ligikaudu võrdset läbimõõtu omavaid viimajuhakesi; ühinedes moodustavad nad ainsa, kuid samuti väänlevalt kulgeva munandimanuse kanali, mis omakorda läheb üle sirgelt kulgevaks ja jämedamaks seemnejuhaks munandimanuse lõpul. Munandiga seostuvat ja viimajuhakestest moodustunud sagarikest koosnevat munandimanuse algusosa nimetatakse tema peaks, vahepealset osa kehaks ja lõpposa sabaks. Munandimanus on seemnekehakeste lõpliku valmimise kohaks ja varupaigaks. Munandimanuse kanal, mis on hobusel 48—86, veisel



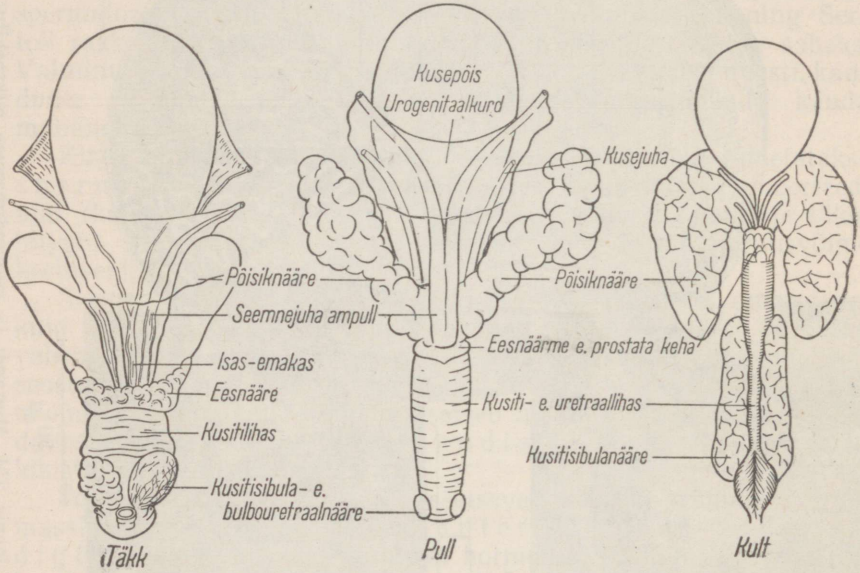
Joonis 214. Munandi ja munandimanuse mikroehitus.

40—50 ja lambal 52—58 m pikkune, on seestpoolt kaetud ripsmetega varustatud mitmerealise epiteeliga ja tema sidekoeline sein sisaldab seemnejuha suunas kord-korralt paksenevat, tsirkulaarsetest silelihaskiududest koosnevat lihaskesta (joonis 214).

Munandimanus seostub munandiga munandi pärissideme kaudu ja saba vaginaalõõne tagaseinaga.

Seemnejuha

Seemnejuha kulgeb läbi kubemekanali kõhuõõnde ja sealt edasi jõudes seostub ta kusepõie kohal vastaspoolse seemnejuhaga kolmnurkse urogenitaalkurru varal (joonis 215). Kumbki



Joonis 215. Vaagnaõõnes asetsevad isaslooma kuse- ja suguorganid pealt vaadatuna.

seemnejuha avaneb omapoolse põisiknäärmega paiskeavause kaudu kusitisse. Seemnejuha jämedamat (seal puuduvat), näärmeid sisaldavat lõpposa nimetatakse tema ampulliks (joonis 215). Ampulle peeti varem ebaõigelt seemnerakkude reservuaariks, kuid üksnes mäletsejalistel kogunevad spermatozoidid siia ejakulatsiooni eel (erektsiooni ajal). Kõrge temperatuuri tõttu võivad seemnekehakesed seemnejuhade ampullaarosades säilida ülimalt kaks ööpäeva. Väljaspool ampulle seemnejuha limaskest näärmeid ei sisalda. Limaskestale järgneb kahe- või kolmekihiline lihaskest, mida väljastpoolt ümbritseb serooskest. Seemnejuha

koos munandi veresoonte ja närvidega ja neid ümbritseva kõhukelme kurruga moodustab munandiköidiku. Selles esinevad silelihaskiud moodustavad seesmise munanditõsturi.

Kusiti. Isaslooma pikk kusiti on peaaegu kogu ulatuses niihästi kuse- kui ka suguorganiks. Peale seemnejuhade avanevad tema vaagnaossa kõik lisasugunäärmed. Vaagnaõõnest väljaspool liitub kusiti peenisega (kusiti peeniseosa).

Aktsessoorsed ehk lisasugunäärmed

Aktsessoorsetest sugunäärmetest ehk kusitinäärmetest esineb eranditult kõikidel põllumajandusloomadel vaid eesnääre. Mugulakujulise moodustisena asetseb eesnäärme keha täkul kusiti peal. Mäletsejalistel ja seal paikneb suurem osa eesnäärmest kusiti seinas ja kusiti selgmisele pinnale ulatub ta (pullil ja kuldil) vaid väikese kühmuna. Lambal ja kitsel puudub eesnäärme keha hoopis.

Põisiknäärmed asetsevad põie kaelal, eesnäärmest eespool, omades mõlemad iseseisvat viimajuha. Põisjad on nad põllumajandusloomadest vaid hobusel, teistel on nad kompaktsed ja kobarja välispinnaga. Kuigi neis leidub mõnikord seemnekehakesi, pole nad ometi nende salvestajaiks, nagu arvati varem, vaid, nagu teisedki lisasugunäärmed, seemnevedeliku valmistajaiks. Põisiknäärmete sekreet lahjendab spermat ejakulatsiooni ajal (kuldil, jääral, pullil), soodustab sperma edasiliikumist emasloома suguorganeis (seal ja hobusel) või tihenedes tupes korgistab emakasuudme (närilistel).

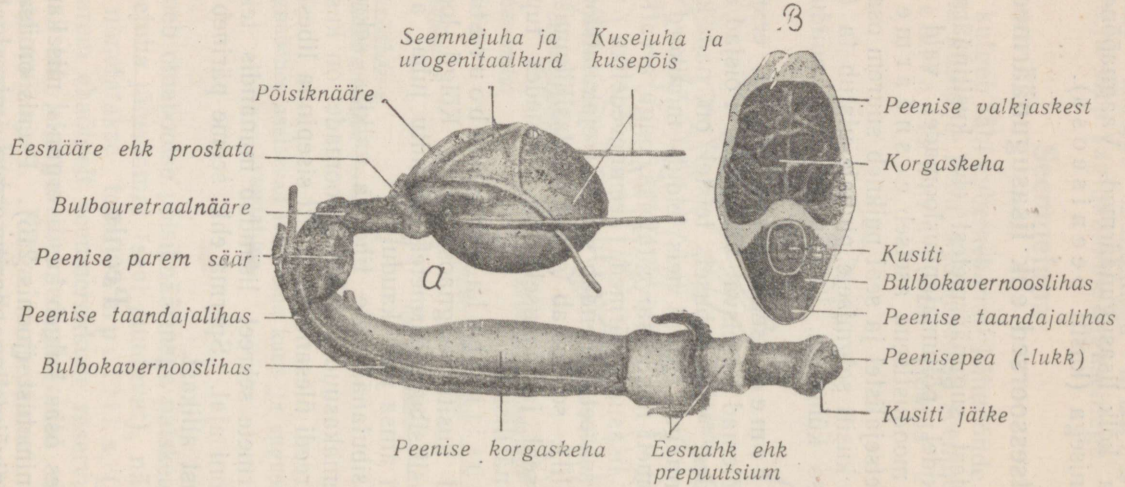
Paarilised kusitisibula- ehk bulbouretraalnäärmed asetsevad kusiti vaagnaosa lõpul. Kõigil loomadel peale hobuse, kelle kusitisibulanäärmetel on mitu juha, avanevad nad kusitisse kumbki ainsa juha kaudu.

Kuldi kusitisibulanäärmete tihe ja valkjas sekreet korgistab paarituse järel emakasuudme. Teistel loomadel on kusitisibulanäärmete limase sekreedi ülesandeks kusiti sisepinna libestamine ejakulatsiooni eel.

Lisasugunäärmete sekreet lisandub munandis tekkinud seemnele ejakulatsiooni ajal. Sperma ehk seeme pärineb seega väga mitmest erinevast allikast.

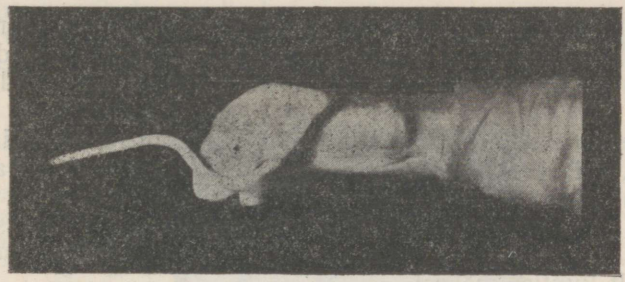
Peenis

Vaagnavälises osas kulgeb kusiti organis, mis kannab kürva ehk peenise nimetust (joonis 216). Peenis on isaslooma silinderjas erektsioonivõimeline paaritusorgan, mis algab kahe säärega päraluu kaarelt ja ulatub tipuga nabapiirkonda. Säärte liitumisel tekkivat peenise keskosa nimetatakse peenisekehaks. Peenise ventraalsele küljele kinnituv siledakiuline



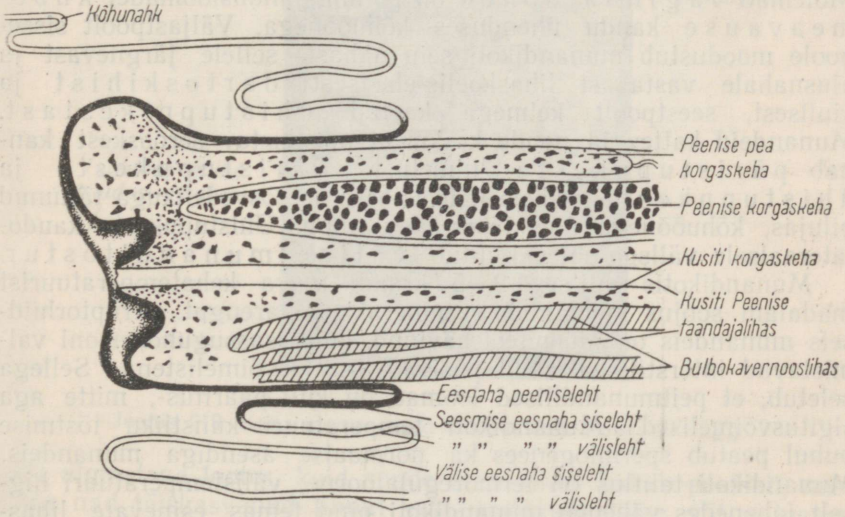
Joonis 216. Täku suguorganid (*A*) ühes peenise ristlõikega (*B*).

taandajalihas põhjustab mäletsejalistel ja seal peenise sigmoidse (s-kujulise) koolu ehk fleksuuri. Peenise erektsiooni korral (mäletsejalistel munandikotist tagapool ja kuldil selle ees asetsev) koold õgveneb.



Joonis 217. Jäära peenise tipp. Loomulik suurus. (Orig.)

Peenis koosneb säärte osas paarilisest ja keha osas liitunud käsnjast korgaskehast ühes seda väljastpoolt ümbritseva kõõlusja valkjaskestaga ning peenise ventraalses kusiti-



Joonis 218. Täku peenise tipu ja eesnaha pikilõige.

vaos paiknevast kusitist. Ka viimane on ümbritsetud korgas kehaga, mis algab kusiti väljudes vaagnaõõnest käävja kusiti- ehk uretraalsibulaga. Peenise tipul paisub kusiti korgaskeha uuesti, moodustades täkul ja koeral hästi arenenud peenisepea. Peenise ja kusiti korgaskeha sisaldab veresoontega ühenduvaid labürintjaid ruume — korkaid ehk kaverne;

nende tungil täitumise puhul verega peenis erigeerub ehk sirgestub. Täkul, jääral ja sokul ulatub kusiti uretraaljätkena peenise tipust välja (joonis 217). Jätke kõrvaldamine jääral halvendab sugulooma sigitusvõimet, kuid täielikult ta kastratsiooni asendada ei suuda.

Munandikotieelset, peenist ümbritsevat nahka nimetatakse kürvatupeks (joonis 218). Tupe avause kohal pöördub välisnahk sissepoole, minnes tupe põhjas üle peenisele. Karvad ja nahanäärmed kaovad tupe põhjas ja peenisel asendub nahk limaskestaga. Peenis väljub tupest erektsiooni ja hobusel ka urineerimise korral. Kuldil avaneb kürvatupe ööne kraniaalsesse ossa peenise tipu kohal paiknev umbes 100-milliliitrise mahutavusega kürvatupesopis, mis on täidetud lagunevast kusest ja matsereeritud epiteelist moodustuva haisva massiga. Ta näärmetus seinas on hulgaliselt lümfisõlmekesi.

Munandikott

Väljastpoolt ümbritseb munandeid munandikotiks ehk skrootumiks nimetatav kaheõõneline naha ja kõhuseina sopis. Mõlemad vaginaalõõned on põllumajandusloomadel kubemeavause kaudu ühenduses kõhuõõnega. Väljastpoolt sissepoole moodustub munandikoti sein nahast, sellele järgnevast ja alusnahale vastavast lihaskoelis-elastsest dartoskihist ja kiulisest, seestpoolt kelmega kaetud ühistupp-kestast. Munandeid kattev ja nende keskmeid moodustav serooskest kannab päristuppkesta nimetust. Päristuppkesta ja ühistuppkesta vahele jääb vähese seroosvedelikuga täitunud pilujas, kõhuõõnega ühenduses olev ruum. Ühistuppkesta kaudolateraalsele välispinnale kinnitub väline munanditõstur.

Munandikotis valitsev 2—5 kraadi võrra kehatemperatuurist madalam soojus võimaldab seemnerakkude arengut. Krüptorhiidseis munandeis on iduepiteel hävinud, kuid isassuguhormooni valmistavad interstitsiaalrakud püsivad talitlusvõimelistena. Sellega seletub, et peitmunandilised loomad on küll paaritus-, mitte aga sigitusvõimelised. Munandikoti temperatuuri kunstliku tõstmise puhul peatub spermiogenees ka normaalse asendiga munandeis. Munandikoti talitlus on termoregulatoorne; välistemperatuuri liigselt jahenedes väheneb munandikoti pind temas esinevate lihaskoeliste elementide ja munanditõsturlihase kontraktsiooni tõttu, kuid temperatuuri tõustes lõtvub munandikott ja verevool temasse väheneb. Munandikoti termoregulatoorne talitlus sõltub isassuguhormooni toimest.

Munasari

Nagu enamikul emaslindudel, nii on ka emastel kodulindudel ainult vasakpoolsed suguorganid (joonis 219). Parempoolne munasari (*ovarium*) ja munajuha (*oviductus*) leiduvad



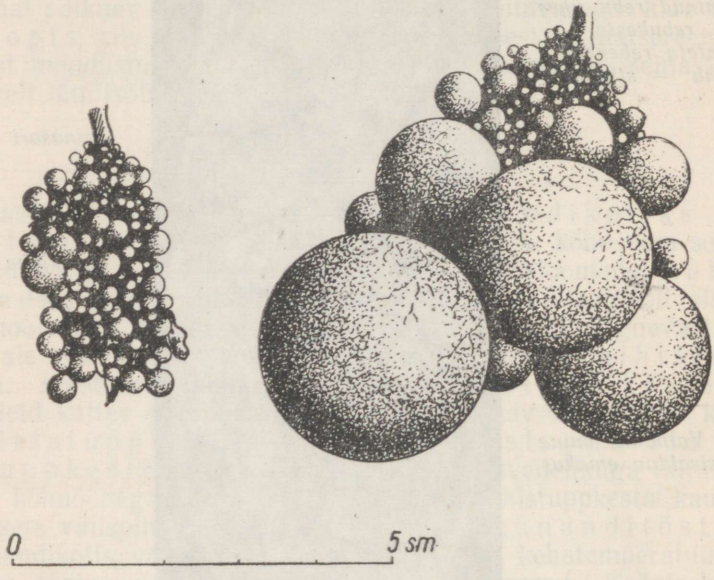
Joonis 219. Kana suguorganid ventraalselt. Foto. (Orig.)

küll algmetena lootes, kuid nende arenemine lakkab peatselt, mistõttu nad täiskasvanud linnul kas puuduvad üldse või esinevad vaid rudimentaarsetena. Talitlusvõimelised parempoolsed suguorganid on kodulindudel harukordseks erandiks.

Munasari on munarebude loomekohaks. Ta asetseb kereõõnes seljatoese all, vasakpoolse neeru eesosa läheduses. Tibudel ja vanaduse tõttu munemast lakanud kanadel on munasari plaatjas, sisaldades oma pinnal ja sees erineva suurusega õhukesest, veresoontega varustatud kihnust ümbritsetud kerajaid rebukesi (joonis 220). Rebud on rikkaliku toiduga (rebuga) varustatud munarakud.

Munarakkude arv ulatub munemist alustaval kanal 900—3500-ni; seega ka kõige suurema produktiivsuse korral ei suuda kana oma eluea kestel ära kasutada (munadeks ümber kujundada) munasarjas leiduvat munarakkude reservi. Kodupardil on munarakkude arv munasarjas märgatavalt suurem kui ulukpardil, milline asjaolu osutab munarakkude arvu suurendamise võimalusele lindude söötmis- ja pidamistingimuste parandamise kaudu.

Linnu munasarja pinda katab ühekihiline epiteel. Epiteeli all asetsevale õhukesele valkjaskestale järgneb pinnal väikeste ja sügavamal suurte folliikulite kiht ning lõpuks organi keskel sidekoelise tuumana veresoonterikas vaskuloostsoon.



Joonis 220. Kana munasarja suurus ja kuju soikeseisundis (vasakul) ja aktiivsena (paremal).

Munemisperioodi vaheaegadel leiduvad kana munasarjas mikroskoopilised ja kuni 6 mm läbimõõduga valgest rebust koosnevad munad. Munemisperioodil ilmuvad selliste kõrvale 4—10 rebu, millede läbimõõt ulatub 6 mm-st kuni rebu lõpliku suuruseni. Väikeste munarakkude kasv valminud rebuks toimub kanal 10—20 päeva jooksul.

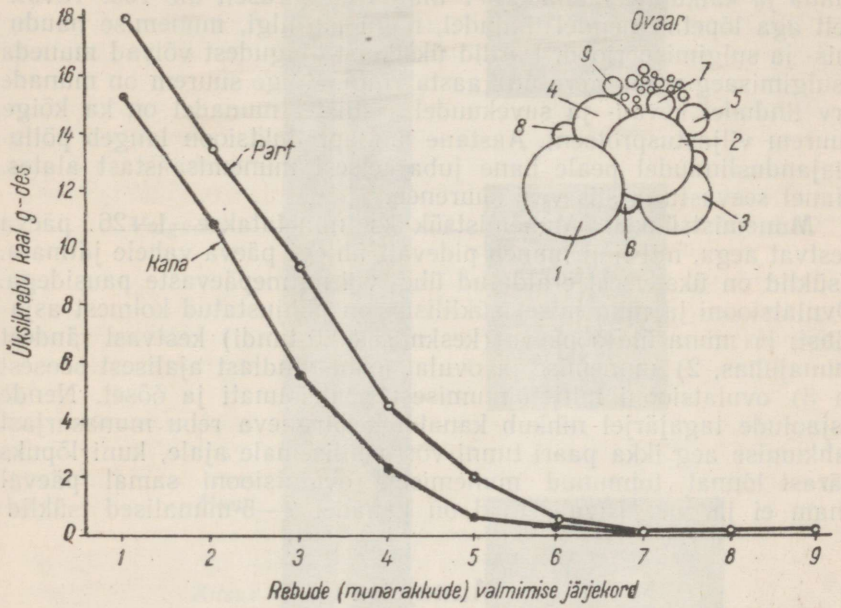
Rebu kasvab ladestudes, kusjuures ööpäeva jooksul tekkinud kihi paksus on algul umbes 1,5 mm ja hiljem (munanemise eel) umbes 0,7 mm. Rebu hulk kasvab kõige jõudsamalt viimasel nädalal enne ovulatsiooni (joonis 221).

Rebu ladestub pidevate kihtidena, välja arvatud i d u k e t t a ehk b l a s t o d i s k i piirkond, mis jääb rebust katmatuks. Et iduketas püsib kogu aja rebu pinnal, siis ulatub varem moodustunud

valge rebu ümara tulbakujulise rebutaelana (*latebra*) rebu keskelt pinnale.

Ovulatsioon ehk munanemine toimub rebu ümbritseva kihnu rebenedes stigmaks nimetataval veresoontevabal kohal.

Ovulatsioon toimub kanal tavaliselt üks kord päevas, järgnedes munemisele keskmiselt 30—60 minuti pärast. Üksnes siis, kui eelmine muna munetakse peale lõunat (pärast kella 16), lükkub ovulatsioon järgneva päeva hommikule.



Joonis 221. Kana ja pardi munasarjas toimub munarakkude (rebude) kaalu suurenemine nende kasvu lõpp-päevil.

Ilmne on ovulatsiooni sõltuvus valgustusajast. Kui kanu päeval hoida pimedas ja öösel kunstliku valguse käes, kandub nende munemisaeg ja seega ka ovulatsioon üle ööle. Pideva valgustuse puhul toimub munemine igal ajal ööpäeva kestel.

Igas kuus munetud munade arv muutub paralleelselt päevase valgustusaja pikkusega. Valgustusaja pikendamine pimedatel kuudel suurendab munade arvu.

Kanal toimub ovulatsioon spontaanselt, paaritusest mõjustamatult. Munemise rütmi ja munade arvu seega ei mõjusta kuke viibimine karjas. Arusaadavalt pole kuke puudumise korral munetud munad viljastamatult haudekõlblikud.

Ovuleerunud folliikuli sein püsib karikakujulisena mõne aja ja kaob lõpuks jäljetult. Kollaskeha lindudel ei esine.

Munemisaeg ja munaproduktsiooni suurus. Kanad (eriti head munejad) munevad peamiselt hommikustel tundidel, kuigi munemine võib toimuda ka teistel kellaaegadel (kuni kella 4-ni või 5-ni pärast lõunat). Hommikused munad on teistest mõnevõrra suuremad ja nende koor paksem.

Ka pardid ja haned munevad peamiselt hommikuti (60% hanedest juba enne kella 8-at).

Haned ja kalkunid võivad haudumise takistamise korral muneda mitmes tsüklis. Sel puhul võib hani aastas muneda mitukümmend muna ja kalkunite munade arv ulatub erakordselt üle 100. Tavaliselt aga lõpetab nendel lindudel, nagu pardilgi, munemise haudumis- ja sulgimisperiood. Pardid üksikuist tõugudest võivad muneda (sulgimisaeg maha arvatud) aasta ringi. Kõige suurem on munade arv lindudel kevad- ja suvekuudel. Sellistel munadel on ka kõige suurem viljastusprotsent. Aastane munaproduktsioon langeb põllumajanduslindudel peale hane juba teisest munemisaastast alates. Hanel seevastu ta siis veel suureneb.

Munemistsükkel. Munemistsükliks nimetatakse 1—26 päeva kestvat aega, mil lind muneb pidevalt ühtegi päeva vahele jätmata. Tsüklid on üksteisest eraldatud ühe- või mitmepäevaste pausidega. Ovulatsiooni ja munemise tsüklilisus on põhjustatud kolmest asjaolust: 1) muna üle ööpäeva (keskmiselt 26 tundi) kestvast rändest munajuhas, 2) munemise ja ovulatsiooni kindlast ajalisest seosest ja 3) ovulatsiooni mittetoimumisest pealelõunati ja öösel. Nende asjaolude tagajärjel nihkub kanal iga järgneva rebu munasarjast lahkumise aeg ikka paari tunni võrra hilisemale ajale, kuni lõpuks pärast lõunat toimunud munemisele ovulatsiooni samal päeval enam ei järgne. Tavalisemad on kanadel 2—5-munalised tsüklid.

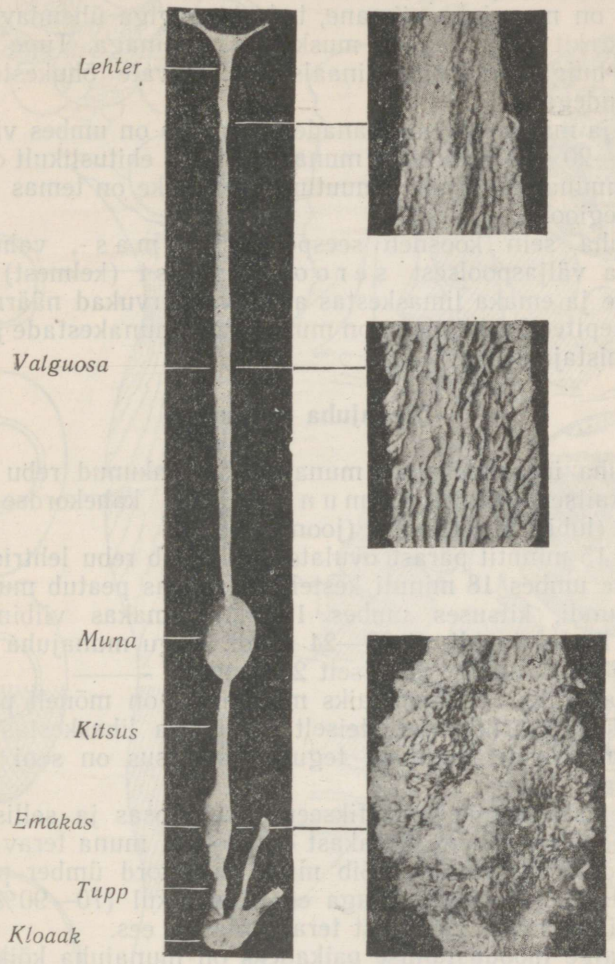
Munajuha

Kana munajuha on torujas vääniline organ, mis asetseb kereõõne vasakpoolses selgmises osas (joonis 219) ning mille valendik avaneb munasarjapoolsel otsal kereõõnde, tagapool aga kloaaki. Munemisperioodil ulatub tema pikkus tõust sõltuvalt 45—85 sm-ni.

Väljastpoolt on raske eraldada munajuha alajaotusi, kuid avatult leiame temas selliseid väljapaistvaid erinevusi, millede põhjal on kergesti tuntavad tema järgmised 5 osa (joonis 222): lehter, valguosa, kitsus, emakas ja tupp. Mainitud nimetused on tuletatud kas vastavate alaosade kujust (lehter, kitsus), talitlusest (valguosa) või nende ligikaudsest vastavusest imetajate samanimelistele organitele (emakas, tupp).

L e h t e r on 8—10 sm pikkune munajuha eesosa, mille laienev algus omab kaht piklikku jätket. Tema sein on õhem kui ühelgi teisel munajuha osal, mistõttu ta vastandina neile näib värskes seisundis ning avatult läbipaistvana. Seestpoolt on lehter kaetud vaevalt märgatavate pikikurdudega.

Valguosa on munajuha alajaotustest kõige pikem (25—48 sm). Lehtrist erineb ta paksema seina, suurema läbimõõdu ja kõrgete paksude viltu (spiraalselt) kulgevate pikikurdudega. Aeglase ülemineku tõttu lehtriks on valguosa eespoolne piir umbes



Joonis 222. Kana munajuha õgvendatult. Foto. (Orig.) Kolm parempoolset joonist kujutavad vastavate osade limaskesta sisepinda loomulikus suuruses.

1 sm ulatuses ebamäärane; järsk seevastu on ta tagapoolne piir, mille moodustab kurde sügavalt lõikav ja seetõttu mustal foonil sinakana näiv ringvagu.

Kitsus (6—12 sm) sarnaneb mitmeti eelneva osaga, kuid ta on valguosast peenem, sisepinnal madalamate pikikurdudega ja kraniaalselt piirdub mainitud ringvaoga.

Emaka (5—12 sm) sisepinnal esinevad samuti longitudinaalsed kurrud, kuid nende vabad servad on siin (kanaharjataoliselt) kaetud makroskoopiliste lehetaoliste hattudega. Sellise struktuurilise erinevuse tõttu on ta naaberosadest kergesti eraldatav. Emaka üleminek kitsuseks ja tupeks toimub aegamööda.

Tupp on munajuha viimane, teda kloaagiga ühendav osa. Ta on küllaltki kitsas ja tugeva muskulaarse seinaga. Tupe sisepind on kaetud hulgaliste longitudinaalselt kulgevate õhukeste limaskesta kurdudega.

Noorte ja mittemunevate kanade munajuha on umbes viis korda lühem (14—20 sm) aktiivsest munajuhast. Ka ehituslikult on mittemunejatel munajuha niivõrd muutunud, et raske on temas eraldada loetletud regioone.

Munajuha sein koosneb seespoolsest limas-, vahepealsest lihas- ja väljaspoolsest seerooskestast (kelmest). Valguosa, kitsuse ja emaka limaskestas asetsevad arvukad näärmed, mis koos pinnaepiteeli rakkudega on munavalge, munakestade ja munakoore valmistajaiks.

Munajuha talitlus

Munajuha ülesandeks on munasarjast lahkunud rebu katmine toite- ja kaitsevahenditega: munavalge, kahekordse (kiud-) kesta ja (lubi-) koorega (joonis 223).

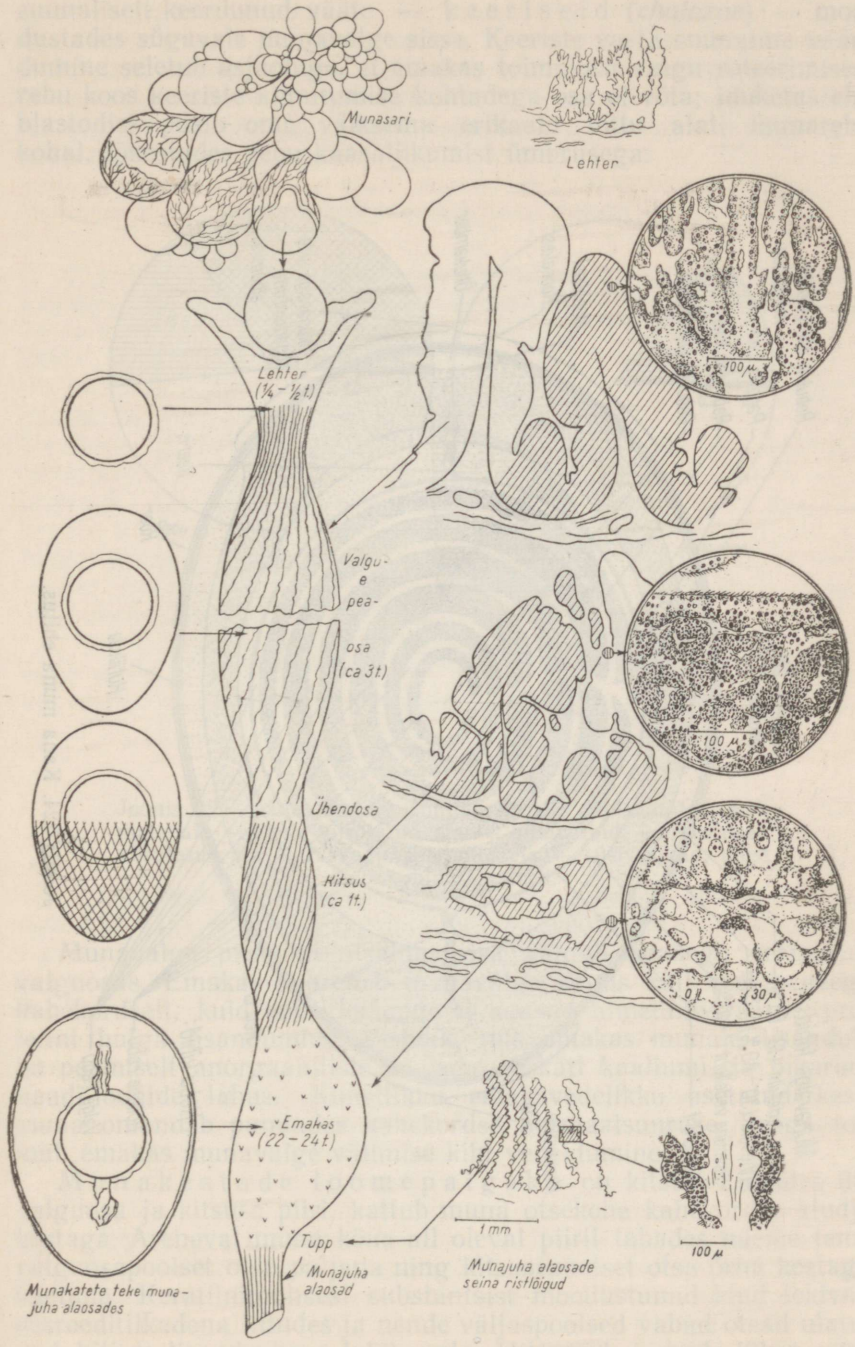
Umbes 15 minutit pärast ovulatsiooni jõuab rebu lehtrisse, läbides viimase umbes 18 minuti kestel. Valguosas peatub muna keskmiselt 3 tundi, kitsuses umbes 1 tunni; emakas viibimise aeg varieerub, kestes tavaliselt 20—24 tundi. Kogu munajuha läbimise aeg kestab kanamunal keskmiselt 26 tundi.

Areneva muna transportijaiks munajuhas on mõnelt poolt peetud üksnes tsiliaarliikumist, teiselt poolt aga lihaskestast kantud peristaltikat. Nende kummagi teguri osatähtsus on seni lähemalt selgitamata.

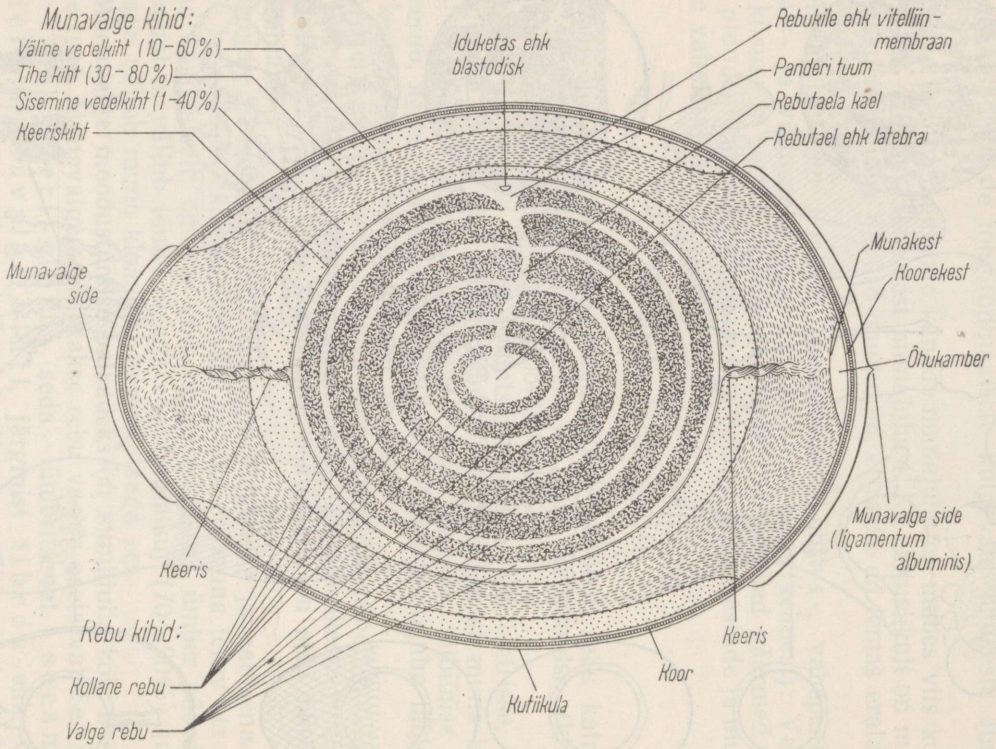
Munale iseloomulik kuju fikseerub valguosas ja sellisena säilib ta ka edasisel rändel. Emakast eespool on muna terav ots suunatud kaudaalselt; emakas võib muna mõnikord ümber pöörduda, mispuhul ta väljub tõmbi otsaga ees. Enamikul (70—90%) juhtudel aga väljub muna kloaagist terava otsaga ees.

Munavalge moodustumise paikadeks on munajuha kõik alaosad peale tupe. Munavalges eristatakse rebu vastas asetsevat želatinoosset keeriskihti, seda ümbritsevat seesmist vedela munavalge kihti, järgmist tiheda ehk viskoosse munavalge kihti ja lõpuks välimist vedela munavalge kihti (joonis 224).

Keeriskiht ja seesmine vedel kiht tekivad oletatavasti lehtris eritunud sekreedist. Teinekord eralduvad nad aga alles emakas toimuva muna roteerimise (ümber pikitelje pöördumise) ajal. Sel puhul ümbritsevad vabanevad mutsiinkiud rebu ja ulatuvad vastas-

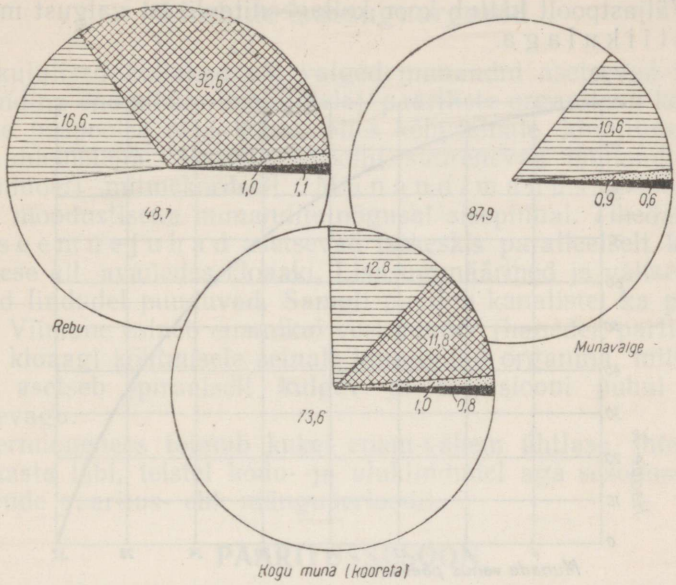


Joonis 223. Kana emassuguorganite ehitus ja nende ülesanne muna moodustumisel. (Orig.)



Joonis 224. Kana muna ehitus.

suunaliselt keerdunud vääte — k e e r i s e i d (*chalazae*) — moodustades sügavale munavalge sisse. Keeriste vastassuunaline väändumine seletub asjaoluga, et emakas toimuvast valgu roteerimisest rebu koos keeriste kinnitumise kohtadega osa ei võta; iduketas ehk blastodisk püsib oma väiksema erikaalu tõttu alati munarebu kohal, tõkestades rebu kaasaliikumist ümbrusega.



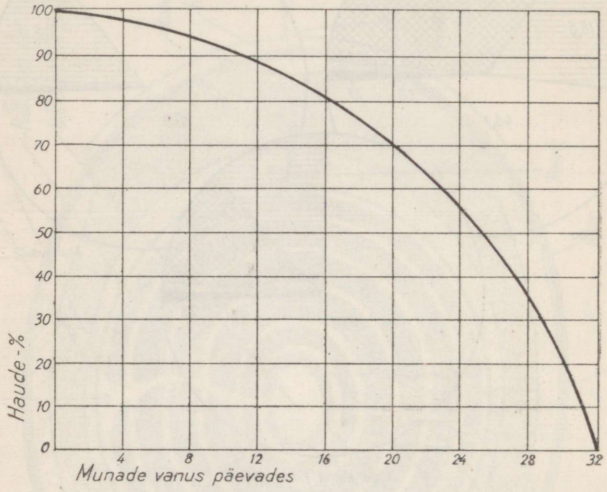
Joonis 225. Kana muna keemiline koostis protsentides. Katmata ala — vesi; viirutatud ala — albumiinid; kahekordselt viirutatud ala — rasvad; täpistatud ala — süsivesikud; must ala — mineraalained.

Munavalge proteiini sisaldav osa valmib peaaegu eranditult valguosas. Emakas suureneb munavalge kogus küll veel peaaegu kahekordselt, kuid selle kasvuga ei kaasne nimetamisväärne proteiini hulga lisandumine. Vedelik, mis emakas munale lisandub, on peamiselt anorgaaniliste soolade, eeskätt kaaliumi- ja bikarbonaadi-ioonide lahus. Kunstlikku emakavedelikku asetatud kestmuna omandab pundudes kahekordse normaalsuuruse. Seega toimub emakas munavalge välimise kihi vedeldumine.

M u n a k e s t a d e l o o m e p a i g a k s on kitsus. Liikudes üle valguosa ja kitsuse piiri, kattub muna otsekohe kahekordse kiudja kestaga. Arenevat muna kõne all oleval piiril tabades näeme tema valguosapoolset otsa paljana ning kitsusepoolset otsa õrna kestaga kaetuna. Keratiinitaolisest substantsist moodustunud kiud tekivad sekreeditilkadena liitudes ja nende väljaspoolsed vabad otsad ulatuvad hiljem lisanduvasse lubikoorde. Hiljem, kui nad lühenemise

tagajärjel koorest sisse tõmbuvad, jäävad nende kohale mikroskoopilised poorid.

Lubikoor tekib üksnes emakas. Lubisoolade ladestumine algab siis, kui arenev muna jõuab emakasse, ja kestab oletatavasti kuni munemiseni. Seejuures tekib algul kühmukestest koosnev nibu- ehk mamillaarkiht ja hiljem sellest väljaspool umbes $^2/_3$ koore paksusest moodustav käsn- ehk spongioosskiht. Väljastpoolt kattub koor kollageenitaolisest valgust moodustuva kutiikulaga.



Joonis 226. Kanamunade haudekõlblikkuse suhe nende vanusega. (Kržiskovski järgi.)

Tupp muna valmistamisest osa ei võta.

Valguosa- ja emakanäärmete sekretsiooni põhjustajaks näib olevat eeskätt limaskesta mehaaniline ärritus muna poolt avaldatud puute või venituse näol. Muna areneb ka väikese kummipalli ümber, kui viimane loomuliku ovulatsiooni ajal munajuhasse asetada. Kui kana pärasool ühendatakse emakaga, siis kattuvad lubikoorega ka emakat läbivad roojamassid. Muna emakas viibimise ajal suureneb vereseerumi fosfaatide sisaldus umbes 75% võrra. Muneja kana vere kaltsiumisisaldus on 2—3 korda suurem kui mittemunejal või kukel. Kaltsiumi hangib kana toidust, aga vajaduse korral ka oma skeletist.

Kanamuna keemilist koostist näitab joonis 225.

Muna idulasena. Viljastunud muna osutub nooreks looteks, kellele on kaasa antud rikkalik toidumoon plastilise materjali — rebu näol. Munajuhas viibides lõigustub rebus leiduv munaplasma, moodustades embrüonaalkettaks nimetatava plaatja idulase alge. Viimase areng peatub peale munemist kuni muna hautami-

seni. Kui aga muna asetada inkubaatorisse kohe peale munemist, siis jätkub idulase areng peatumatult; ühtlasi koorub sel puhul tibu mõnevõrra varem ja edasine kasv toimub jõudsamalt. Embrüonaalketta eluvisadus väheneb tavalises temperatuuris säilitatavas munas kord-korralt ja kaob umbes ühe kuu pärast hoopis (joonis 226).

Lindude isassuguorganid

Oakujulised kollakad või valged munandid asetsevad lindudel (vastandina enamikule imetajatele) paariliste organitena kereõõnes neerude peapoolse otsa kohal, olles kõhuseinale kinnitunud lühikeste sidemetega. Paaritussesoonil suurenevad munandid (eriti uluklindudel) mitmekordselt. Munandimanus esineb peene pikliku moodustisena munandite nõgusal sisepinnal. Tihedalt väänlevad seemnejuhad asetsevad isekeskis paralleelselt kulgedes seljatoese all, avanedes kloaaki. Lisasugunäärmed ja välised suguorganid lindudel puuduvad. Samuti puudub kanalistel ka paaritusorgan. Viimane esineb enamikul veelindudel (hanedel, partidel, luikedel) kloaagi kõhtmisele seinale kinnitunud organina, mille välispinnal asetseb spiraalselt kulgev ja erektsiooni puhul sulguv seemnevagu.

Spermiogenees toimub kukel enam-vähem ühtlase intensiivsusega aasta läbi, teistel kodu- ja uluklindudel aga sesoonselt, üksnes nende paaritus- ehk mänguperioodil.

PAARITUSSESOON

Paaritumine toimub ulukloomadel vaid kindlal, teatava aasta ajaga seotud ajavahemikul, mis on tuntud vastava loomaliigi paaritus- ehk seksuaalsesoonina. Väljaspool seda pole loomad üksteisest seksuaalselt huvitatud. Sellele vastavalt langeb ulukloomade puhul ka sünnitus paaritussesooniga võrdselt kitsale ajavahemikule, olles viimasest eemaldatud tiinuse kestuse võrra.

Enamiku loomade sigimissesoon esineb kevadel ja üksnes vähestel liikidel langeb see sügisele või koguni talvele. Üsna vähe on selliseid loomaliike (näiteks närilised), kes sigivad aastas korduvalt.

Paaritussesoon on peamiselt emasloomade puhul kasutatav mõiste, sest enamik isaseid ulukloomi ja kõik isased koduloomad on püsivalt paaritamisvõimelised.

Mitte kogu paaritussesooni kestel pole emasloomad paaritatavad, vaid ainult üsna lühikese (lehmal, utel ja emisel 1—2-päevase) ajavahemiku — innaaja ehk östraalperioodi kestel. Östraalperiood võib paaritussesoonil esineda kas ainus kord või korduvalt; vastavalt sellele eristatakse sesoonselt monöstrilisi ja sesoonselt polüöstrilisi loomi. Näiteks esimesest loomade liigist esitame hõberebase. Hõberebane indleb

veebruari- ja märtsikuule langevas seksuaalsesoonis ainus kord. Vaatamata sellele, kas ta sel puhul tiinestus või mitte, kordub järgnev ind alles aasta pärast. Sesoonselt polüöstrilise loomana mainime lammast. Lammaste paaritussesoon langeb hilissuve- ja sügiskuudele. Kui utt jääb innaaegadel paaritamata, siis kordub ind umbes 2½ nädala tagant uuesti, kuni vastava lamba paaritussesoon on möödunud.

Põllumajandusloomade sigivuse seos aasta teatava ajaga on nende kodustamise tagajärjel mitmeti muutunud või teataval määral koguni kaotsi läinud. Enamikul loomadel on nende kodustamine tinginud paaritussesooni pikenemise. Nii on lamba uluksugulased sesoonselt monöstrilised, inneldes sügiskuudele langeval sesoonil ainus kord; kodulammas seevastu indleb seksuaalsesoonil korduvalt. Veis, kelle sugulastel piisonil ja põdral on piiratud ajaline paaritussesoon, on kodustudes sesoonsuse üldse kaotanud, inneldes mittetiinestunult aasta läbi. Koera sugulased hunt ja rebane indlevad aastas vaid ainus kord. Koer seevastu indleb aastas tavaliselt kaks korda ja samas ei ole tal kindlat paaritussesooni; indlevaid koeri leidub teataval määral igal aastaajal.

Märgatav paaritussesoon on põllumajandusloomadest vaid lambal, vähemalt enamikul tema tõugudel, ja hobusel; nad mõlemad on s e s o o n s e l t p o l ü ö s t r i l i s e d. Veis ja siga kuuluvad p i d e v a l t p o l ü ö s t r i l i s t e loomade rühma.

INNATSÜKKEL JA INNAPERIOOD

Emasloomal toimuvad paaritussesooni ajal suguorganeis karakteersed muutused, mille ülesandeks on suguorganite ettevalmistamine arenemist alustava idulase vastuvõtuks. Looma paaritamata jättes järgneb suguorganite ettevalmistamise faasile peatselt nende taandarenemine. Polüöstrilistel loomadel kordub suguorganite selline i n n a- ehk ö s t r a a l t s ü k l i k s nimetatav ülesehituse ja taandarengu laine kuni looma tiinestumiseni või paaritussesooni lõpuni.

Östraaltsüklis eristatakse nelja perioodi ehk faasi:

1) proöstrumit,
2) östrumit, östraal- ehk innaperioodi ehk jooksuaega,
3) metöstrumit ja
4) diöstrumit.

Östraaltsükli alguseks loetakse tavaliselt suguiha ilmumist, sest see on ainus väliselt kindlaksmääratav tsükli moment. Orgaaniliste muutuste põhjal aga tuleb tsükli alguseks pidada proöstrumit, sest see järgneb suguorganite puhkefaasile esimesena. Innatsükli pikkus võrdub kahe teineteisele järgneva inna vaheajaga (vt. tabelit lk. 463).

Östraal- ehk innaperiood iseloomustub väliselt konstateeritava paaritumisihaga ja viimase kestus on faasi pikkuse määrajaks.

Ajalisi tabelandmeid põllumajandusloomade östraaltsükli kohta

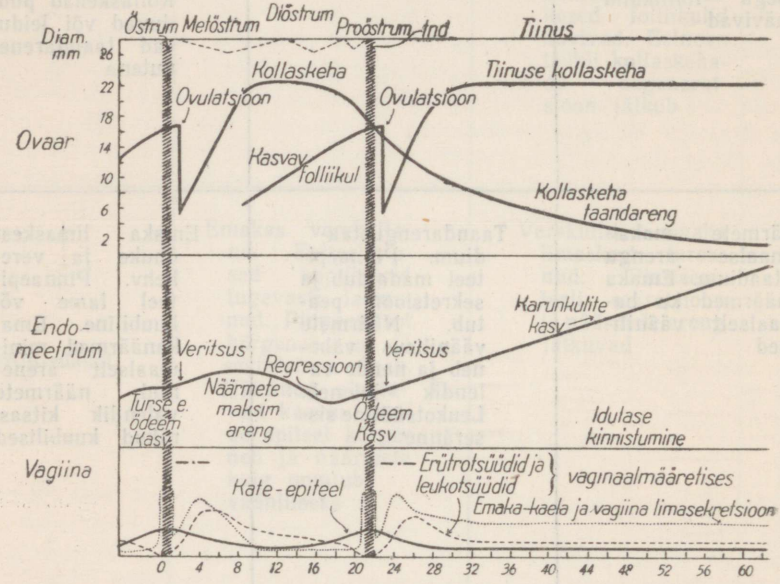
Liik	Innatsükli kestus	Sünnituse ja sellele järgneva esimese inna intervall	Innaaja kestus	Ovulatsiooni aeg	Soovitav paaritus- või seemendusaeg
Mära	14—28 päeva, keskmiselt 3 nädalat	4—18, keskmiselt 9 päeva	4—13, keskmiselt 6—8 päeva	1—2 päeva enne inna lõppu	Korduv paaritus
Lehm	15—30 päeva, keskmiselt 3 nädalat	30—60 päeva	Keskmiselt 17—20 tundi	20—30 tundi pärast inna algust, keskmiselt 12—15 tundi pärast inna lõppu	12.—18. innatunnil
Utt	14—21, keskmiselt 16—17 päeva	6—8 nädalat või järgmisel paaritussesoonil	1—2 päeva	24—40 tundi inna algusest	Inna avastamise päeval
Emis	15—30 päeva, keskmiselt 3 nädalat	Tavaliselt 7 päeva pärast põrsaste võõrutamist	1—3, keskmiselt 2 päeva	24—48 tundi pärast inna algust (teisel innapäeval)	18—24 tundi pärast inna algust ja teistkordselt 16—18 tundi hiljem

	Proöstrum	Östrum
Ovariaaltsükkel	Vereküllane munasari sisaldab keskmisi ja suuri folliikuleid ning taandarenevaid kollaskehasid	Vereküllase organi pinnal leidub üks või mitu suurt folliikulit, mis inna lõpul lõhkevad. Keskmise suurusega ja väikesed folliikulid hävivad. Eelneva tsükli kollaskehade degeneratsioon jätkub
Uteriintsükkel	Emakas vereküllane. Epiteelialused kapillaarid tugevasti laienenud. Pinnaepiteel kõrgeneb ja ta sekretsioon algab. Näärmed alustavad kasvu; nende epiteel kõrgeneb ja näärmete kulg muutub vääniliseks	Vereküllane emaka limaskest tursunud. Pinnaepiteeli sekretsioon ja näärmete areng jätkuvad
Vaginaaltsükkel: hiirel, rotil, meriseal ja küülikul	Paksenenud epiteeli katab sarvestunud kiht. Epiteelis hulgaliselt mitoose. Vaginaalnõre sisaldab tuumaga epiteelirakke ja väheseid leukotsüüte	Epiteeli sarvestunud kiht variseb. Tupenõre sisaldab sarvestunud epiteelirakke. Leukotsüüdid puuduvad

Metöstrum I	Metöstrum II	Di- või anöstrum
Uus kollaskeha (või kollaskehad) tekkimas. Varasemad kollaskehad taandarenenud. Keskmise suurusega folliikulid hävivad	Uute kollaskehade algav taandareng. Folliikulid atreetilised ehk hävivad	Organ sisaldab väikese ja keskmise suurusega folliikuleid, milledest enamik hävimas (atreetilised). Kollaskehad puuduvad või leiduvad taandarenenutena
Näärmete maksimaalse arengu staadium. Emaka näärmed ka basaalselt vääniliised	Taandarengustaadium. Pinnaepiteel madaldub ja sekretsioon peatub. Näärmete väänilisus väheneb ja nende valendik laieneb. Leukotsüütide sisserände	Emaka limaskest õhuke ja verekehv. Pinnaepiteel lame või kuubiline. Emakanäärmed minimaalselt arenenud; näärmete valendik kitsas, rakud kuubilised
Epiteeli sarvestunud kiht kaob lõplikult. Mitoosid ja leukotsüüdid puuduvad epiteelis. Tupenõre sisaldab känkudeks ühinenud sarvestunud rakke	Epiteel sisaldab leukotsüüte. Tupenõres leiduvad epiteelirakkude hävimisastmed ja palju leukotsüüte	Epiteel madal; sarvestunud kiht puudub; mitoose vähe. Tupenõre sisaldab leukotsüüte ja väheseid tuumaga varustatud epiteelirakke

Sisemised, suguorganeis kulgevad muutused ei luba selle perioodi piire täpselt määrata. Neid oleme sunnitud arvestama vaid metöstrumi ja diöstrumi lõpu määramisel. Innaperioodil toimub folliikulite lõplik valmimine munasarjas ja ovulatsioon. Innaperioodi ja metöstrumi vaheliseks piiriks on paaritumisiha lõpp.

M e t ö s t r u m i algupoolt iseloomustavad kollaskeha kasv ja emaka limaskesta paksenemine ning tema teist poolt kummagi taandarenemine. Emaka limaskesta taandarenemise lõpp ongi



Joonis 227. Lehma östraaltsükli muutuste diagramm.

metöstrumi ja d i ö s t r u m i vaheliseks piiriks. Diöstrumile ehk suguorganite puhkeperioodile järgneb proöstrum, mille kestel algab folliikulite uus kasv ja emaka limaskesta ettevalmistumine, mis lõpeb järgneva paaritumisiha ilmumisega. Tsükli perioodide määramiseks peame kasutama seega niihästi välispidiseid kui ka sisemisi muutusi; viimaste täpsem jälgimine võib toimuda vaid mikroskoopilise uurimise teel.

Looma tiinestumisel lõpeb suguorganeis toimuvate muutuste laine metöstrumi esimese poolega siin alanud emaka limaskesta kasvu jätkudes. Paaritussesooni lõppedes asendub diöstrum pika, a n ö s t r u m i k s nimetatava puhkefaasiga, mis kestab järgneva sesooni alguseni.

Innatsükli kestel toimuvaid suguorganite muutusi esitame tabeli kujul lk. 464, 465 ja joonisel 227.

SEKSUAALREFLEKSID

Seksuaal- ehk sugulisteks refleksideks nimetatakse selliseid välisärrituste põhjal tekkivaid liigutuslikke, sekretoorseid või teisi reaktsioone, mis on tihedalt seotud sigimisprotsessidega. Siia kuuluvad: 1) paaritumisrefleks, 2) erektsioon ja 3) ejakulatsioon. Viimane neist esineb üksnes isasloomal.

Seksuaalrefleksid esinevad igal suguliselt normaalselt arenenud loomal kaasasündinutena, kuid nad avalduvad alles sugunäärmete poolt produtseeritud hormoonide kaastoimel. Noortel ja varakult kastreeritud loomadel nad seepärast puuduvad. Nende päritolu hormonaalset tausta tõendab asjaolu, et seksuaalrefleksid arenevad ka sellistel vara kastreerituil, kellele süstitakse suguhormoone. Isasloomal on seksuaalreflekside kandjaks munandites produtseeritud testosteroon ja emasloomal inda tekitav ovariaalhormoon östroon. Testosterooni pidevale valmistamisele vastavalt tekivad isasloomal adekvaatse ärrituse mõjul seksuaalrefleksid igal ajal, emasloomal aga perioodiliti, paaritussesooni kestel esineval innaajal. Väljaspool innaaega ja tiinuse kestel pole emasloom normaalselt ei paaritatav ega tiinestatav.

Sõltuvuses olustikust, milles toimub loomade paaritumine, võivad seksuaalrefleksid intensiivistuda, nõrgeneda, pidurduda või areneda tingelisteks refleksideks.

Paaritumisrefleks avaldub noorel isasloomal võimalikult iga emasloomа suhtes, kuid et viimastest end paaritada lasevad üksnes indlevad loomad, siis pidurdub paaritumisrefleks teiste suhtes peatselt. Emasloomal avaldub paaritumisrefleks eeskätt paigalseismises ja see on isasloomale peamiseks kriteeriumiks, mille põhjal ta eristab indlevaid loomi teistest. Sama asjaoluga seletub, miks isasloomal (peaaegu kõikidel kultidel, osal täkkudel ja pullidel) paaritumisrefleks tekib isegi topise suhtes. Jääral on paaritumisrefleksi tekkeks oluline haistmisärritus; ta paaritab vaid indlevaid uttesid või selliseid, kelle häbeme ümbrus on määritud indleva ute tupenõrega. Ebatavaliste välisärrituste mõjul võib paaritumisrefleks pidurduda ka indleva emasloomа juuresolekul. Sellist võimalust tuleb paarituse korral vältida.

Erektsioon. Loomulik seemendus toimub sperma ülekande näol jäigastunud peenise kaudu tuppe või emakasse. Peenise erektsiooni põhjustab tema korgaskeha täitumine arteriaalse (peenise korgaskehad) või venoosse verega (kusiti korgaskeha). Peenise sääri ümbritsevate (ishio- ja bulbokavernoossete) lihaste kontraktsiooni tagajärjel tõkestub venoosse vere äravool, kuid samal ajal on arteriaalse vere juurdevool suurenenud.

Erektsiooni- ja sellele järgnev ejakulatsiooni- (seemne väljutamise) protsess on reflektoorsed aktid, vastava refleksi tsentrum asetseb nimmeajus. Seljaaju eestpoolt poolitamise korral jääb seepärast erektsiooni- ja ejakulatsioonivõime püsima. Tavali

selt aga kulgevad erektsiooni põhjustavad impulsid peaaju kaudu, saades alguse meeleorganite (teleretseptorite) ärritusest.

Ejakulatsiooni puhul väljutatakse seeme (spermatozoidid koos seemnevedeliku ehk spermoplasmaga) kusiti-, ishio- ja bulbokavernooslihaste rütmiliste kontraktsioonide tagajärjel. Täkul eritub esimesena kusitisibulanäärmete nõre, sellele järgneb spermatozoidide väljutamine koos eesnäärme nõrega ja viimasena väljub põisiknäärmete nõre. Kuldil väljub viimasena kusitisibulanäärmete nõre.

Emasloomal jäigastuvad paarituse ajal kliitori ja tupe-esiku korgaskehad.

Seksuaalrefleksside väljapaistva intensiivsuse korral eritub suurem kogus spermat; samuti on sellise seemne viljastusvõime tavalisest suurem. Seepärast on seksuaalrefleksside kõrge taseme säilitamine isasloomade puhul väga oluline ja eriti nõutav kunstliku seemenduse punktides.

KUNSTLIK SEEMENDUS

Seemne juhtimist emaslooma suguorganeisse nimetatakse seemenduseks. See võib toimuda paarituse teel (loomulik seemendus) või inimese vahendusel, süstla abil (kunstlik seemendus). Viimasel juhul hangitakse ülekantav seeme isasloomalt kunstliku tupe varal, milles on jäljendatud loomuliku tupe temperatuur, rõhk ja libedus.

Vastavalt seemne sattumise paigale paarituse puhul eristatakse põllumajandusloomadel kahte (loomulikku) seemendusvormi: 1) mäletsejalistele (veisele, lambale, kitsele) omast tupe- ehk vaginaalseemendust ja 2) seal ning hobusel esinevat emaka- ehk uteriinseemendust.

Tupeseemendusega loomadele on omane: 1) seemne väike kogus (0,5—5 milliliitrit), 2) seemnekehakeste suur kontsentratsioon seemnes, mis on tingitud seemneplasmat valmistavate lisasugunäärmete vähesest arengust mäletsejalistel, 3) ejakulatsiooni (seemne väljutamise) lühike (vähesed sekundid) kestus ja 4) spermatozoidide edasiliikumine munajuha suunas peamiselt nende endi aktiivsuse tõttu. Seeme juhitakse mäletsejalistel loomuliku paarituse korral ebasobivasse kohta, kuna tupes umbes 95% seemnerakkudest hävib väheste tundide kestel ja üksnes ülejäänud pääsevad siit pärast paaritust emakakaelakanalisse. Emakakaelakanal on mäletsejalistel spermatozoidide teatavaajaliseks varjupaigaks; siin säilitavad nad oma liikumis- ja viljastamisvõime kuni 48 tundi peale paaritust ja siit rändavad nad pidevalt edasi munajuha suunas, kuhu nad jõuavad esmaselt 0,5—2 tunni jooksul pärast paaritust.

Emakaseemendusega loomadel satub sperma paarituse korral otseselt emakasse. Siia rühma kuuluvatele loomadele on omane:

1) ejakulaadi suur kogus (kümned kuni sajad milliliitrid), 2) spermatozoidide väike kontsentratsioon seemnes, 3) ejakulatsiooni pikaajaline kestus (kuldil keskmiselt 7 minutit) ja 4) spermatozoidide jõudmine munajuha suudmesse juba paarituse ajal. Siin on emaslooma tiinestamiseks olulisem sperma suur kogus kui tema tihedus.

Kunstliku seemenduse rakendamise aluseks on väärtuslike isassuguloomade võimalikult maksimaalne ärakasutamine loomade produktiivsuse tõstmise ja uute tõugude loomise otstarbel. Samal ajal võimaldab kunstlik seemendus tõsta loomade tiinestatavust, vältida nakkuste ülekandmist isasloomalt emastele ning alaliselt kontrollida isaslooma seemne kogust ja selle väärtust. Kunstliku seemenduse teoreetilised alused ja teostamise tehnika on välja töötatud meie sotsialistlikul kodumaal (professorite I. I. Ivanovi ja V. K. Milovanovi ning nende kaastöötajate poolt), kuid selle meetodi rakendamine ei piirdu enam üksnes meie kodumaaga, vaid on viimastel aastatel levinud üle kogu maailma. Eriti ulatuslikult rakendatakse teda veiste puhul, sest ta võimaldab tohutult vähendada laktatsiooni seisukohalt produktsiooni mitteandvate isasloomade arvu. Pealegi nõuab ju iga pulli hooldamine veel lisatööjõudu. Võib ütelda, et kunstliku seemenduse kasutamise määr ja selle tulemused on tänapäeval piimakarja aretuse taseme olulisemaks kriteeriumiks.

Kunstlikus seemenduses on eristatavad kolm astet: 1) seemne hankimine isasloomalt, 2) seemne kontrollimine ja säilitamine ja 3) seemne juhtimine emasloomasse (seemendus kitsamas mõttes). Nendest kõige olulisem, aga samal ajal kõige raskemini teostatav, on olnud seemne säilitamine. Seemne teatavaajaline säilitamine on vajalik selle tõttu, et seeme on kasutatav loomadele, kes isasloomast ehk seemne hankimise paigast võivad asuda kaugel ja kelle indlemisajad on väga erinevad. Seemne säilitamise aega aitavad tõsta seemnele lisatavad lahjendid (seeme säilib neis mõnest päevast kuni paari nädalani), eriti aga madal (— 79° C) temperatuur; külmunud seemne säilitamise aeg on oletatavasti piiramatu. Lahjendamata sperma kaotab oma viljastamisvõime väheste tundide kestel. Lahjendid nõrgendavad spermas leiduvate elektrolüütide poolt avaldatavat spermatozoidide liikumist kiirendavat toimet, mille tagajärjel nende energiavarud säilitatakse pikemaks ajaks. Külmunud spermatozoidides aga lõpevad ainevahetusprotsessid hoopis.

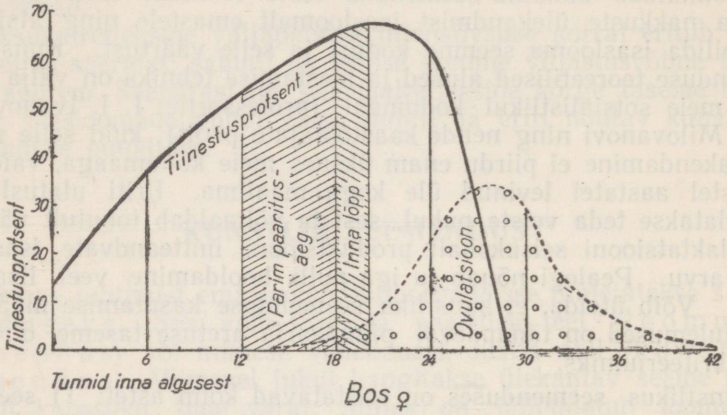
Seemne kontrollimisel määratakse ejakulaadi kogus ning mikroskoopilisel vaatlusel spermatozoidide tihedus, liikuvus, resistentsus isotoonilise keedusoolalahuse suhtes jne.

Seemne juhtimisel indlevasse emasloomasse arvestatakse sobiva seemendusaja, sperma koguse ja seemnerakkude arvu kõrval ka vastavat seemne suunamise paika. Viimases osas korrigeeritakse mäletsejaliste puhul looduslikku (loomulikku) paaritust, suunates

süstitava seemne tupe asemel emakakaelakanalisse. Märal ja emisel juhitakse lahjendatud seeme emakasse.

Seemne lahjendamise ja (mäletsejalistel) seemenduspaiga muutmise teel on võimalik kunstliku seemenduse varal ainsast ejakulaadist seemendada kümmekond või rohkem loomi.

Sugurakkude lühikese ea tõttu emassuguorganites peab seemendus toimuma vahetult ovulatsiooni eel. Kuigi viimane pole konstateeritav välispidiselt (märal ja lehmal võib vastav spetsialist ovulatsiooni toimetulekut umbes ühe ööpäeva piirides ette kindlaks



Joonis 228. Inna-, ovulatsiooni- ja paaritusaegade suhe lehmal. (Milovanovi järgi.)

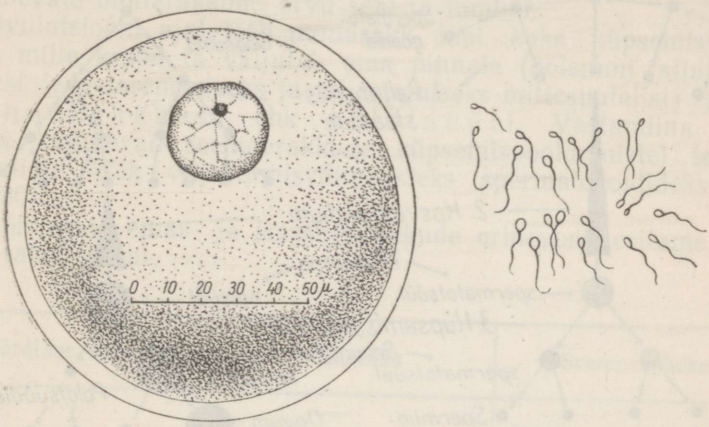
teha munasarjade pärasoolekaudse uurimise teel), on ta omakorda ajaliselt seotud innaga, mida looma seemendamisel või paaritamisel tuleb arvestada (vt. tabelit lk. 463 ja joonist 228).

SUGURAKUD

Kõrgemate loomade sigimine toimub üksnes kahe suguraku ehk gameedi — munasarjas arenenud munaraku ehk ootsüüdi ja munandites tekkivate spermatozoidide kaudu nende isekeskise liitumise — viljastumise — teel. Sellist sigimisviisi nimetatakse kahepoolseks sigimiseks ehk amfigooniaks vastandina neitsissigimisele ehk partenogeneesile, kus järglane areneb viljastamata munarakust. Partenogenees on kõrgematel loomadel võimalik üksnes katsetingimustes.

Vastandina tavalistele rakkudele, mille paljunemine (keha kasvamine) toimub sel teel, et nad arengu lõppedes jagunevad kaheks, suudavad sugurakud amfigoonia puhul edasi areneda vaid isekes-

kis liitumise teel uueks rakuks — s ü g o o d i k s. Bioloogiliselt on sugurakud kõige keerukamad: kogu organismile omased potentsiaalsed pärilikkusomadused avalduvad neis suuremal määral kui organismi teistes rakkudes. Sugurakkudes on koondunud kõikide eelnenud põlvkondade poolt läbitud arenemistee. Et see arenemistee mõnevõrra kõikide organismide osas erineb, siis erinevad teataval määral kõikide viljastumismomendil ühinevate sugurakkude puhul ka nende potentsiaalsed pärilikkusomadused. Viljastumise puhul rikastub sügoodi pärilikkus, temast areneb kahepoolse (ema- ja isapoolse) pärilikkusega uus organism. See asjaolu aga tingib organismi suuremat kohanemisvõimet varieeruvate elutingimustega.



Joonis 229. Munaraku ja spermatozoidide kuju ja suuruse vahekord.

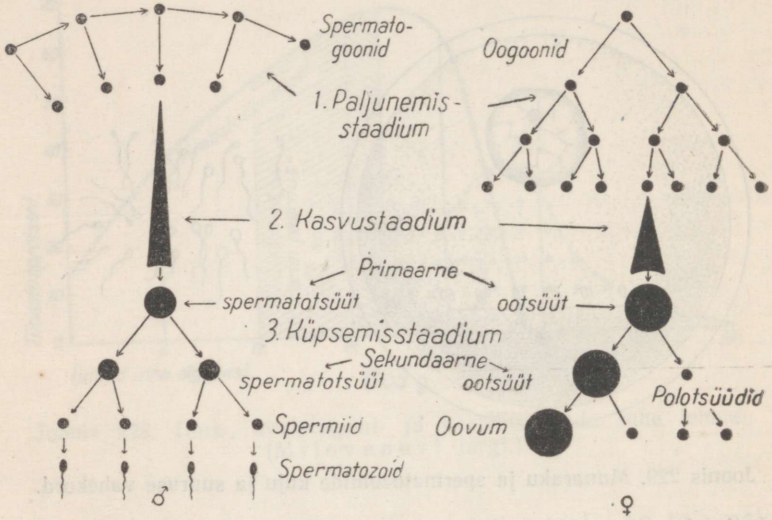
Hulkraksetel organismidel, nende hulgas kõikidel selgroogsetel, on vastaspoolsed sugurakud suuruselt ja kujult märgatavalt erinevad: ümmargune munarakk on niidikujulise spermatozoidi kõrval hiiglane. Ümbkaudse kujutluse saaksime nende suuruse ja kuju vahekorrast, võrreldes imetaja munarakku õunaga ja seemnekehakest nööpnõelaga (joonis 229). Mainitud erinevusega kaasub nende talitluslik erinevus. Iseseisvalt liikumatu munarakk kannab endas noore idulase esmaseks kasvuks vajalikku toitu ja plastilist materjali, kuid seemnekehakesele on omane kiire, munaraku juurde jõudmiseks vajalik liikumine; toiduvarud puuduvad temas peaaegu täielikult.

Munarakud ehk ootsüüdid

Munarakud on tüüpilised rakud, mis harilikest (keha- ehk somaatilistest) rakkudest morfoloogiliselt erinevad ainult oma suuruse ja ümara kuju poolest. Nad koosnevad o o p l a s m a k s nimetatavast tsütoplasmast ja selles paiknevast t u u m a k e s e g a

varustatud t u u m a s t. Täiskasvanult kattub munarakk väljastpoolt o o l e m m i k s nimetatava elastse ning läbipaistva membraaniga.

Kuigi munarakud on mikroskoopilised, ületavad nad teisi rakke suuruses märgatavalt. Juba primaarsetes folliikulites paiknevate soikuvate munarakkude läbimõõt ulatub põllumajandusloomadel keskmiselt 30 mikronini, kuid oma arengu kestel kasvavad munarakud ovariaalfolliikulites veel mitmekordselt suuremaks. Munaraku lõplik suurus sõltub temas salvestatavast toidu- (rebu-) varust ja viimane omakorda sellest, kas loode areneb emakas või emas-



Joonis 230. Sugurakkude arenemisastmed.

loomast väljaspool. Viimast arenemisviisi leiame lindudel, roomajail ja kahepaikseil; nende loodete ainsaks toitumisallikaks on munarakk selles rikkalikult leiduva rebuga (p a l j u r e b u l i s e d m u n a r a k u d) koos viimasele munajuhas lisandunud sekreediga (lindudel munavalgega). Imetajate v ä h e r e b u l i s t e s m u n a r a k k u d e s puudub vajadus hulgalisemaks toiduvaruks (viimast leiab arenev loode peatselt emakast), mispärast nende läbimõõt on vaid mikroskoopiline, võrdudes keskmiselt 150 mikroniga.

Mitte kõikide ühe ja sama looma ning ühe ja sama loomaliigi munarakkude suurus pole ühesugune. Vastavalt sellele muutub ka nende bioloogiline väärtus: protoplasma, rebuterakeste, vitamiinide jt. bioloogiliselt aktiivsete ainete hulk munarakus põhjustab ka loote arengu erinevat kiirust ning järglaste erinevat väärtust. Munarakkude, nagu seemnerakkudegi bioloogilist väärtust võib tõsta optimaalsete välistingimuste, eriti aga suguloomade rikkaliku ja mitmekesise söötmise varal.

Peaaegu kogu oma arenemisaja kestel viibivad munarakud munasarjades. Enamik neist leidub siin primaarsetes folliikulites soikuvatena või hävivatena. Väike osa neist alustab kord-korralt edasist arengut ja ainult üksikud saavutavad lõpliku küpsuse innaajaks, millal nad ühtlasi vabanevad oma põisjast elamust — Graafi ehk põisfolliikulist. Munarakkude lõplik kasv ja küpsemine toimub laineliselt, paralleelselt innatsüklitega ning peatub tiinuse ajal. Lõplikus kasvueas ongi munarakud kõige tundlikumad niihästi loomas endas valitsevate tingimuste kui ka välistegurite suhtes. Nii võib paarituseelse söötmise parandamisega (toidu rikastamise teel valgu, vitamiinide ja mineraalainetega) suurendada vabanevate munarakkude arvu seal ja lambal.

Ovulatsiooni ajal teeb munarakk läbi kaks küpsemisjagunemist, mille kestel ta väljutab oma pinnale (oolemmi alla) kaks väikest (edasiarenemiseks ja viljastumiseks mittesuutelist) rakku — s u u n d e k e h a k e s t ehk p o l o t s ü ü t i. Vastandina munarakule kujunevad seemnerakkude küpsemispooldumistel tekkivad spermiidid kõik viljastumisvõimelisteks spermatozoidideks (joonis 230).

Mõningaid emas- ja isassugurakkude erinevusi esitame järgmise tabeli kujul.

Võrdluse alused	Munarakk	Seemnekehake
Kuju	Kerajas	Piklik (konnavastset meenutav)
Suurus	Diameeter umb. 150 mikronit	Kogupikkus 50—60 mikronit, sellest pea 6—12 mikronit
Maht μ^3-tes (siga)	400 000—1 150 000	65—215
Mahuline vahekord (siga)	Nagu 15 000—20 000:1	(munaraku kasuks)
Arv sugunäärmeis	Kümned tuhanded	Miljonid
Liikumisvõime	Puudub	Esineb
Küpsemisaeg	Toimub innaajal	Toimub pidevalt
Sugunäärmetest vabanemise aeg	Innaaeg	Paaritusaeg
Võimalik eluiga väljaspool sugunäärmeid	Vähesed tunnid	Mitu päeva (madalas temperatuuris)
Väliskatted	Homogeenne oolemm ja rakuline kiirpärg	Lipoproteiidkiht
Tsütoplasma	Esineb hulgaliselt	Esineb minimaalselt
Rebu	Esineb	Puudub
Rakutsenter	Kaob munaraku küpsedes	Püsib
Kondriosoomid	Esinevad difuusselt	Esinevad ühendosas
Golgi aparaat	Esineb	Esineb
Tuum	Omab selget struktuuri	Esineb tihenenuna seemnekehakese peas
Tuumake	Esineb	Eristumata

Sperma ja spermatozoidid

Munandites ja lisasugunäärmetes moodustuv ja paarituse ajal väljutatav vedelik kannab *sperma* ehk *seemne* nimetust. Ta koosneb munandites arenenud ning munandimanuse juhas lõplikult valminud *seemnerakkudest*, *spermatozoididest* ehk *spermidest* ja lisasugunäärmetes moodustunud *seemneplasmast* (spermoplasmast). Üksteisega segunevad need seemne väljutamise (ejakulatsiooni) ajal. Seemnerakkude ja seemneplasma mahuline vahekord erineb liigiti, kusjuures vastavalt lisasugunäärmete tugevale arengule kuldil ja täkul on ka nende seemneplasma hulk suhteliselt suur. Täkul väljub paarituse ajal munandimanuse juhast 2—3 ml spermatozoidide massi, kuid lisasugunäärmete nõre lahjendab seda 30—40-kordselt, nii et täku sperma kogumaht ulatub 50—120 milliliitrini. Hoopis väike on seevastu lisasugunäärmete nõre kogus mäletsejalistel, mistõttu ka seeme siin on mitmekordselt kontsentreeritum spermatozoidide sisalduse mõttes. Sellised liigilised erinevused kajastuvad ka loomade seemenduse viisis ja neid arvestatakse kunstliku seemenduse puhul. Üldiselt aga sõltuvad seemne kogus ja väärtus liigilise omapära kõrval väga oluliselt loomade sööda iseloomust, söötmise tasemest, valgusest, välistemperatuurist ja paarituse olustikust. Valgurikas, piisavalt vitamiine ja mineraalsooli sisaldav sööt suurendab sperma kogust ja tõstab tema väärtust; sama toimub paaritumisrefleksside ilmeka avaldumise puhul. Suguloomade pidamine hämaras ja rõskes ruumis vähendab nende sperma kvaliteeti.

Ühekordselt väljutatava seemne kogust, seemnest väljasadestatud spermatozoidide mahuprotsenti jt. andmeid esitab tabel lk. 475.

Lisasugunäärmete sekreedi ehk seemneplasma ülesandeks on: 1) kusiti valendiku puhastamine seemne väljutamise eel, 2) seemne hulga suurendamine tema lahjendamise teel, 3) spermatozoidide muutmine liikuvaiks, 4) spermatozoidide varustamine toiduga ja glükolüüsiks (hingamiseks) vajalike ainetega (suhkruga, fosfaatidega jt.).

Kujult konnavastseid meenutavad *spermatozoidid* koosnevad peast, kaelast, kehast ja sabast. Nende kogupikkus on vaid 50—60 mikronit ja mahult on nad 15 000—20 000 korda väiksemad sama liigi munarakkudest. Nende suhteliselt väikesed mõõtmed munarakuga võrreldes seletuvad toiduvarude puudumisega spermatozoidides. Seevastu aga sisaldavad nad kõiki rakule omaseid ehituslikke komponente (tuuma, tsütoplasmat, kondriosoome, rakutsentrit, Golgi aparaati), mille bioloogilistes omadustes kajastub kogu organismi omapära.

Spermatozoidide väärtuse määravad neid moodustava looma pärilike omaduste kõrval isaslooma söötmine koos pidamistingi-

Tabelandmeid põllumajandusloomade seemne kohta

Liik	Ejakulaadi maht ml-tes	Spermatozoidide mahuprotsent seemnest	Spermatozoidide arv miljardites ühes milliliitris	Spermatozoidide koguarv miljardites	Sperma värvus	Sperma konsistents
Jäär	1—2 (3,5)	30	2—5 (8)	2—10 (18)	Koorvalge	Kooretaoline
Pull	4—5 (15)	15	1—2 (6)	4—10 (30)	Koorvalge	Kooretaoline
Kult	200—400 (1000)	7	0,1—0,2 (1)	20—80 (100)	Piimvalge	Vesijas, helvestega
Täkk	50—100 (600)	8	0,08—0,2 (0,8)	4—20 (60)	Hallikasvalge	Vesijas, ka limajas

Märkus. Sulgudesse paigutatud arvud näitavad maksimaalseid suurusi.

mustega, suguline koormus ja kunstliku seemenduse korral seemne säilitamise aeg ja säilitamise viis.

Olulisemad kriteeriumid, mille alusel seemne väärtust hinnatakse, on seemnerakkude tihedus ja nende koguarv ejakulaadis, seemnerakkude liikumise iseloom ja nende eluvisadus.

Seemne tiheduse osas (mida, nagu seemnekehakeste liikuvustki, määratakse mikroskoobi abil) eristatakse: 1) tihedat seemet (T), kui mikroskoobi vaateväljas pole selliseid vaheruume, kuhu mahuks üks seemnekehake oma kogupikkuses, 2) keskmise tihedusega seemet (K), kui vaateväljas esineb seemnekehakeste vahel ruumalasid, mis mahutavad 1—2 seemnekehakest, ja 3) hõredat seemet (H), kui seemnekehakeste vahele jäävad ruumid, mis võiksid endis mahutada rohkem kui 1—2 seemnekehakest kogupikkuses.

Spermatozoidide arvu ühes milliliitris ja nende hulka kogu ejakulaadis määratakse vastava loenduskambri abil.

Enamiku seemnerakkude liikumine toimub otsesuunas; kuid tavaliselt leidub ka hea viljastamisvõimega seemnes üksikuid seemnerakke, mis edasi liiguvad ringlevalt (maneežiliikumine) või millede liigutused toimuvad üksnes paigal seistes (pendeldav liikumine) või mis seisavad hoopis paigal. Seemnerakkude otseliikumist iseloomustatakse viie- (täkul kümne-) pallise süsteemi varal, kusjuures iga pall tähendab $^1/_5$ (20%) või täkul $^1/_{10}$ nende seemnerakkude koguarvust, mis omavad energilist otseliikumist. Loomade seemendamiseks on lubatud vaid tihe või keskmise tihedusega seeme, mis sisaldab 80% või rohkem otsesuunas (sirgjooneliselt) liikuvaid spermatozoide.

Täpsemaks seemnekehakeste väärtuse kriteeriumiks on nende

eluvisadus, mida mõõdetakse säilivusenäitajate abil. Täku puhul säilitatakse uuritav sperma 0 — +5° C temperatuuris.

Säilivuse ehk üleelamise näitajaks on keskmise aktiivsuse näitajate korrutiste summa aegadega (tundidega), millede kestel vastav aktiivsus on leitud. Keskmise aktiivsuse leidmiseks liidetakse üksteise järel fikseeritud aktiivsusenäitajad ja summa jagatakse kaheks, saadud keskmised hinded korrutatakse kahe kontrollaja vaheajaga tundides. Kõiki sel teel saadud korrutisi liites saadaksegi spermatozoidide säilivuse ehk nende eluvisaduse näitaja. Säilivusaja ja säilivusenäitaja arvutamist hobusel näitab alljärgnev tabel.

Seemnekehakeste säilivus

Seemne kontrollimise aeg		Kontrollimis-aegade vahe tundides	Aktiivsuse hinne pallides	Aktiivsuse keskmine hinne intervalli kestel	Keskmine aktiivsuse hinde korrutis intervalli kestusega (tundides)
Kuupäev	Kellaaeg				
15/V	6	0	0,8	—	—
	14	8	0,5	0,65	5,2
	22	8	0,3	0,4	3,2
16/V	10	12	0,2	0,25	3,0
	22	12	0,1	0,15	1,8
17/V	10	12	P	0,05	0,6
Säilivus tundides		52 — 6 = 46		Säilivusenäitaja	13,8

Märkus. Säilivusaja arvutamisel lahutatakse vaheaegade summadest (52 t.) viimase ja eelviimase kontrollaja poolaeg (6 t.) põhjusel, et meil täpne liikumise lõppmoment on teadmata.

Pallide osas tähendab 1,0 kõikide (100%) spermatozoidide otseliikumist, 0,1 aga ainult $^1/_{10}$ (10%) spermatozoidide otseliikumist. P tähendab vaid pendeldava liikumise esinemist.

Suure viljastamisvõimega isasloomal on tavaliselt ka suure eluvisadusega seeme ja vastupidi. Et suure eluvisadusega seeme tagab samal ajal ka suure elulisusega järglaste sündi, siis on seemne hindamine spermatozoidide eluvisaduse alusel väga oluline.

Sperma säilitamisel väljaspool organismi (kunstliku seemenduse otstarbel) tuleb arvestada spermatozoidide suurt tundlikkust otsese päikesevalguse, kõrge temperatuuri, mitteomase osmootse rõhu ja reaktsiooni suhtes. Siit selgub, et niihästi tavalise vee kui ka teiste juhuslike lisandite sattumine spermasse on ohtlik. Samal põhjusel peavad seemne lahjendamise vedelikud olema rangelt isotoonilised.

Spermatozoididel puudub assimilatsiooni- ja varude kogumise võime. Siin toimuvad suures ülekaalus lammutus- ehk dissimilatoorsed protsessid, mis sõltuvalt liikumise kiirusest viivad sper-

matozoidi lühikese aja jooksul paratamatule hävingule. Siit järgneb, et väljaspool organismi on võimalik spermatozoide pikemat aega säilitada üksnes neid soikuvasse ehk anabiootilisse seisundisse viies. Nende aktiivsust pidurdavateks vahenditeks on: 1) madal temperatuur, 2) happeline reaktsioon (pH 6—6,8) ja 3) raskendatud varustumine hapnikuga. Anabioosi taotlemisel kasutatakse neid vahendeid kas üksikult või ühte vahendit koos teisega. Pulli ja jäära puhul on peamiseks sperma anabioosi saavutamise vahendiks sperma jahutamine; sel teel välditakse ka seemnesse sattunud mikroobide paljunemine. Ka lahjendusvedelikud suurendavad spermatozoidide säilivust.

Paaritusel või seemendusel emaslooma suguorganitesse viiduna säilitavad seemnerakud viljastamisvõime enamikul juhtudel vaid 1—2 päeva jooksul. Erakordselt võib aga emasloom tiinestuda ka siis, kui paaritus toimub kolm või isegi neli päeva enne ovulatsiooni. Siinkohal kordame uuesti, et munarakk säilib pärast munasarjast väljumist viljastumisvõimelisena vaid väheseid tunde.

Viljastumispaigale (munajuhadesse) jõuavad seemnerakud ½ kuni 6 tunni jooksul, milleks nende enda aktiivse liikumise kõrval aitavad kaasa emaka imevad liigutused paarituse ajal.

VILJASTUMINE

Viljastumiseks nimetatakse emas- ja isassuguraku (ootsüüdi ja spermatozoidi) isekeskist ühinemist uuekvaliteediliseks arenemisvõimeliseks rakuks — sügoodiks. Imetajatel loomadel munajuhas toimuv viljastumine on uue indiviidi arengu algusmomendiks; viljastamata munarakk pole kõrgematel loomadel normaalsetes tingimustes arenemisvõimeline.

Viljastumine, nagu kõik teisedki füsioloogilised protsessid, osutub ainevahetusprotsessiks, erilaadseks assimilatsiooniks, mis rikastab uue organismi pärilikkust ja suurendab tema elulisust. See asjaolu aga omakorda tagab uue organismi suuremat kohanemisvõimet alaliselt muutuvate elutingimustega.

Viljastumisprotsessis eristatakse kolme järgnevalt iseloomustatavat etappi.

Esimeses etapis koguneb munaraku ümber mitukümmend spermatozoidi, mis lahustavad neist erituva fermendi hüaluronidaasi abil munarakku ümbritseva rakkude kogumiku — kiirpärja (*corona radiata*). Hüaluronidaasi toime on nõrga liigispetsiifikaga, mistõttu kiirpärga suudab lahustada ka liigivõõras seeme. Sellega seletub, et viljastumisprotsenti on võimalik tõsta liigivõõra sperma abil, kui seemendamiseks kasutatava liigiomase seemne hulk on väike.

Selliseks ettevalmistusprotsessiks on vajalik seemnerakkude optimaalne hulk: liiga väikese spermatozoidide arvu korral kiirpärja

lahustumist ei toimu, kuid vastupidi — spermatozoidide liiga suure hulga puhul lahustub kiirpärja kõrval kogu munarakk.

Seemenduseks kasutatud spermatozoidide arv miljardites	Seemendatud emiste arv	Neist poegisid	Neilt saadi põrsaid		Põrsaste sünnikaal kg-des
			Kokku	Pesakonnas	
70—120	5	5	83	10,6	1,55 (1,2—2,1)
10—20	7	2	13	6,5	1,3 (1,0—1,5)

Nii tagab emiste seemendamine 70—120 miljardi spermatozoidiga normaalse viljastumise ja koos sellega korrapäraselt arenenud normaalse suurusega pesakonnad. Seevastu aga spermatozoidide väikesed doosid (10—20 miljardit) ei võimalda rahuldavat viljastumisprotsenti ja samuti on sel puhul pesakonnad väiksemad ja põrsaste sünnikaal normaalsest madalam.

On märkimisväärne, et mõnede autorite poolt eitatakse kiirpärja kõrvaldamise vajadust viljastumisprotsessis. Valge hiire puhul tehtud tähelduste põhjal tungivad seemnekehakesed munarakku kiirpärja väga mitmesuguse seisundi korral. Ühel juhul võib viljastunud (kahte tuuma sisaldav) munarakk olla ümbritsetud tiheda kiirpärjaga ja teisel puhul võivad paljastena esineda sellised munarakud, millede juures seemnerakke veel ei esine. Ka põllumajandusloomade munarakkude kohta väidetakse mõnelt poolt, et need olevat kiirpärjata juba munasarjast väljudes.

Viljastumise teises etapis läbivad liigiomased spermatozoidid oolemmi, milleks üksikul seemnekehakesel kulub umbes pool tundi. Oolemmi keemiline koostis erineb liigiti, mille tõttu teda liigivõõrad spermatozoidid ei suuda läbida (pulli või jäära spermatozoidid näiteks küüliku munaraku oolemmi ei läbi).

Viimastel aastatel teostatud uurimised hiirte ja küülikutega on näidanud, et seemnekehakesed suudavad munarakku tungida vaid siis, kui nad mõnda aega on viibinud emassuguorganeis. Küüliku munaraku viljastamise katsed *in vitro* õnnestuvad ainult siis, kui muna- ja seemnerakud asetsevad (anaeroobses) keskkonnas, millele on lisatud munajuha epiteeli ja sekreeti. Oletatavasti seletub sellega ka asjaolu, et põllumajandusloomi on peaaegu võimatu viljastada ovulatsiooni ajal või ovulatsiooni järel toimetatud seemendusega, vaatamata sellele, et seemnerakud viljastumispaigale jõuavad juba mõnekümne minuti jooksul ja et ka munarakk munasarjast vabanenult veel mitu tundi viljastatavana püsib.

Seemnekehakeste oolemmi läbimisega kaasneb ajaliselt teise polotsüüdi väljutamine ja vedelikuga täitunud perivitelliinruumi moodustumine. Oolemmi läbivad valikuliselt vaid teatavad muna-

rakku ümbritsevad spermatozoidid (mõnikord mitukümmend); jõudes perivitelliinruumi, võivad seemnekehakesed siin kuni pool tundi liikuvaina püsida.

Viljastumise kolmas etapp algab ainsa spermatozoidi tungimisega ooplasmasse. Siin toimub seemnekehakeste valik veelgi teravamalt kui eelmistes etappides: kümnetest perivitelliinruumis asetsevatest spermatozoididest pääseb tavaliselt ainult üks munaraku sisemusse. Siit algavas assimilatsiooni- ja dissimilatsiooniprotsessis on omakorda eristatavad järgmised faasid: a) juba esimestel minutitel pärast spermatozoidi tungimist ooplasmasse toimub ooplasma poolt kõikide seemnekehakeste protoplasmaliste elementide assimilatsioon; b) assimileerimata jäänud spermatozoidi tuum hakkab omakorda assimileerima munaraku protoplasmat ja suureneb seetõttu kümneid kordi, võrdudes lõpuks suuruselt munaraku tuumaga; c) seejärel spermatozoidi ja munaraku tuumad lähenevad teineteisele ja algab nende vastastikune assimilatsioon; d) seemne- ja munaraku tsütoplasmaliste komponentide ja tuuma liitumise järel lakkavad sugurakud iseseisvalt olelemast; nende asemele on sügoodina tekkinud uus organism.

Seemendamisel emassuguorganeisse sattunud spermatozoidid tungivad mitte üksnes munarakku, selle oolemmi ja kiirpärja ümbrusse, vaid ka munajuhade ja emaka pinnà- ning näärmeepiteeli rakkudesse. Oletatakse, et torujate suguorganite poolt assimileeritavad seemnerakud võivad teataval määral mõjustada emasloomа pärilikkust (ainevahetuse tüüpi). See nähtus koos nende protsessidega, mis tiinuse ajal toimuvad ema ja loote vahel, viitab telegoonia võimaluste tõepärasusele. Telegooniaks nimetatakse sellist nähtust, kus emasloom, kes kunagi on olnud tiine võõrast tõugu isasest, ka edaspidi toob võõra tõu tunnustega järglasi, kuigi ta hiljem oli paaritatud oma tõugu isasega.

Tavaliselt liituvad viljastumismomendil isekeskis vaid ühe ja sama liigi esindajate sugurakud, tagades sel teel liigi säilivuse. Erinevatesse liikidesse kuuluvate sugurakkude isekeskine liitumine on takistatud sugurakkude liigse bioloogilise erinevuse tõttu, mis teeb võimatuks nende vastastikuse assimilatsiooni. Kuid ka sugurakkude liigne sarnasus, mis esineb lähissuguluspaarituse korral, ei soodusta nende isekeskist ühinemist. Viljastumismomendil ühinevad munarakud vaid selliste seemnerakkudega, mis nendega bioloogiliselt kõige rohkem sobivad, — sellistega, mis tagavad järglase võimalikult suurema elulisuse.

Imetajate puhul on söötmis- ja pidamistingimuste võrdsuse korral viljastumismomendil eelistatud eeskätt tõuvõõrad spermatozoidid. Kuid juhul, kui omatõuline isasloom pole paaritatavaga lähissuguluses ja kui ta seeme on kõrge väärtusega, tagatakse selle kaudu valikulisus oma tõu piirides; võõra tõu seeme saab ülekaalu vaid sel juhul, kui omatõuline seeme pärineb lähedaselt

sugulaselt või kui seeme on madalakvaliteediline. Ka vanemloomade erinev sööt võib mõnikord viljastumisprotsessi valikulisust rohkem mõjustada kui tõugudevahelised erinevused.

Munarakud kaotavad munasarjast väljunult viljastatavuse väheste (ülimalt 6—8) tundide jooksul. Ka seemnerakkude iga ei ulatu emassuguorganeis tavaliselt üle 24—48 tunni. Siit järeldub, et seemendus võib osutuda viljastavaks ehk tiinestavaks üksnes juhul, kui ta seisab ajaliselt lähedal ovulatsioonile. Kui intervall ühe ja teise vahel kasvab liiga pikaks või seemendus toimub liiga hilja (ovulatsiooni ajal või koguni selle järel), siis munaraku viljastumist ehk looma tiinestumist ei toimu. Nii näiteks on lehma puhul seemendus kõige tulemusrikkam, kui seda teostatakse innaperioodi teisel poolel. Üsna inna algul või algusest üle ühe ööpäeva võrra hiljem toimetatud paaritusega aga saadakse veise puhul mitterahuldav tiinestumisprotsent.

TIINUS

Tiinuseks ehk raseduseks nimetatakse emaslooma seisundit loote kandmise ajal. Teda iseloomustab mitte üksnes suguorganite talitluslik kohanemine loote kasvatamiseks, vaid erineval määral on muutunud ka kõikide teiste organite talitlus.

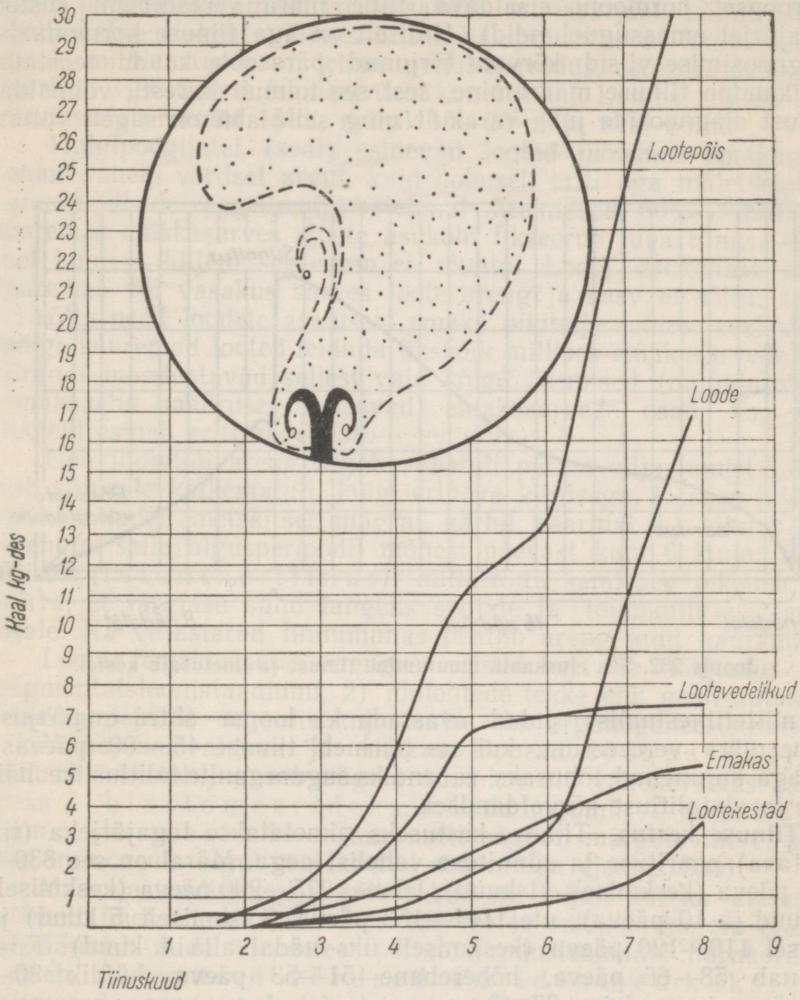
Kõige ilmekamaks tiinusaegseks muutuseks on emaka suurenemine (joonis 231). Vastavalt sellele suureneb tiinuse lõpu poole ka kõhu maht (ümbermõõt) ja muutub kõhu profiil (seina välja kummudes hobusel vasakul ja lehmal paremal küljel). Tiine emakas tõrjub kõhuorganid ettepoole, mille tagajärjel diafragma liikumine on pidurdatud ja diafragmaline hingamistüüp muutub roidehingamiseks.

Tsüklilised muutused munasarjades lakkavad või esinevad vaid nõrgenenud kujul. Ovulatsiooni normaalselt tiinuse ajal ei toimu. Üksnes märal esineb veel tiinuse alguskuudel korduvalt ovulatsioon, mille tõttu ovaarides võib üheaegselt leiduda mitu tiinuskollaskeha. Mainitud nähtust tingib märal gonadotroopse hormooni kõrge sisaldus veres tiinuse 45.—90. päeva vahel. Kollaskeha püsib põllumajandusloomadel peale mära maksimaalses suuruses tiinuse lõpuni; märal taandarenevad tiinuskollaskehad tiinuse keskpaiku. Progesterooni (tiinushormooni) valmistamine läheb märal tiinuse teisel poolel kollaskehadelt üle lootekestadele.

Vahendajaks tiinusaegsete muutuste kujunemisel ja säilitamisel ongi tiinuskollaskehad nende poolt produtseeritud progesterooni kaudu. Kollaskehade kõrvaldamisele tiine looma munasarjadest järgneb loodete surm ja abort.

Tiinuse ajal vähenevad ainevahetuse dissimilatoorsed protsessid, looma toitumus paraneb ning vastavalt sellele, eeskätt aga loote ja lootevedelikkude kasvule, suureneb tiine looma eluskaal, eriti märgatavalt tiinuse teisel poolel (joonis 232).

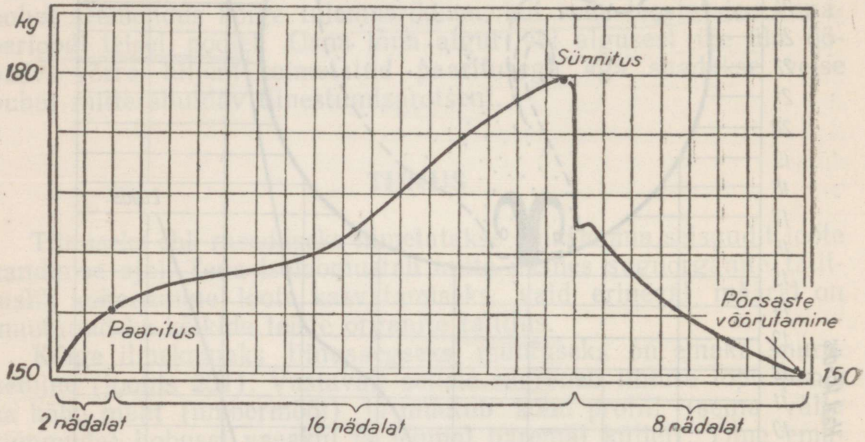
Vere hulk ja süda on tiinel loomal suurenenud. Kasvanud hapnikutarbe tõttu (ema varustab hapnikuga ka loodet) on hingamissagedus ja maht suurenenud.



Joonis 231. Tiinusaegsed kaalulised muutused lehma emakas. Sõõris näidatud mittetiine (must) ja tiine (täpistatud) emaka suuruse vahekord.

Tiinete loomade uriini kaudu eritub olulisel määral innahormooni (märal 120., lehmal umbes 90. ja seal 75. tiinuspäevast alates). Viimast on võimalik uriinis avastada kas keemilisel teel või katseloomade varal (östroon põhjustab valgetel hiirtel tupeepiteeli karakteerseid muutusi), millist asjaolu kasutatakse

mõnikord loomade tiinuse diagnoosimisel. Mära puhul rakendatakse tiinuse hormonaalse diagnoosi korral veres leiduva gonadotroopse hormooni avastamist, mis toimub samuti laboratoorsete loomade varal (mittesuguküpsetel katseloomadel suurenevad gonadotroopset hormooni sisaldava tiine mära vereseerumi süstete tagajärjel emassuguelundid). Üldiselt on aga tiinuse hormonaalse diagnoosimise viisid kõrvale tõrjunud pärasoole kaudu teostatav käsikaudne tiinuse määramine, sest see toimub kiiresti, võimaldab tiinust diagnoosida juba varakult ning selle abil on sageli võima-



Joonis 232. Sea eluskaalu muutumine tiinuse ja imetusaja kestel.

lik mittetiinestumise puhul avastada ka looma ahtruse põhjusi. Tiine mära vereseerum, kui see pärineb tiinuse 45.—90. päevast, on aga kujunenud tõhusaks vahendiks suguorganite talitluslike häirete ja alatalitluse kõrvaldamisel.

Tiinuse kestus. Tiinuse kestuseks nimetatakse tagajärjeka (tiinestava) paarituse ja sünnituse vahelist aega. Märal on see 330—350 päeva (keskmiselt 11 kuud), lehmal 275—290 päeva (keskmiselt 9 kuud ja 10 päeva), utel 144—153 päeva (keskmiselt 5 kuud) ja emisel 110—120 päeva (keskmiselt üks nädal alla 4 kuud). Koer kannab 58—66 päeva, hõberebane 51—53 päeva, küülik 30—33 päeva ja merisiga 67 päeva.

Hobusel sõltub tiinuse kestus oluliselt aastaajast ning söötmis- ja pidamistingimustest. Sügis- või talvekuudel paaritatud märad kannavad märgatavalt (kuni üle 20 päeva) lühemat aega kui kevadel paaritatud märad, sest esimesel puhul langeb tiinuse teisel poolel toimuv loote intensiivne kasvuaeg ema karjamaaperioodile. Samuti lühendab intensiivne ja mitmekülgne söötmine mära kandeaega mitme päeva võrra. Sesoonne erinevus on lehma ja sea tiinuses vähe märgatav.

LOOTE ARENEMINE

Välja arvatud sea puhul areneb loode tavaliselt samapoolses emakasarves, millisest munasarjast on munarakk väljunud. Munaraku päritolu paremast või vasakust munasarjast näitab tiinuskollaskeha asukoht. Tiinuskollaskeha ja areneva loote asukoha poole mittevastavus on lehma puhul haruldus, esinedes selles osas uuritud 3490 tiinest lehmast vaid kuuel juhul. Lambal ulatub mittevastavuse protsent 15-ni, märal 15—20-ni ja seal 50-ni.

Hulgipoegijatel (seal) esinevad looted mõlemas emakasarves enam-vähem võrdsel arvul, kuid hobusel, eriti aga mäletsejalistel, areneb loode sagedamini (lehmal keskmiselt 60%-l juhtudest) paremas emakasarves. Loote asukoht fikseerub juba tiinuse esimesel kuul ja hiljem see enam ei muutu. Loote asukohast emaka paremas või vasakus sarves loote areng ja kasv ei sõltu; samuti ei sõltu need loodete asetusest emaka pikitelje suhtes: seal võivad kõige suuremad looted leiduda ükskõik millises emakasarvede osas. Erandi moodustavad sellest vaid kõige äärmised (munajuhade ja emakakeha naabruses asetsevad) emakasarvede osad, kus suuri looteid esineb eriti sagedasti.

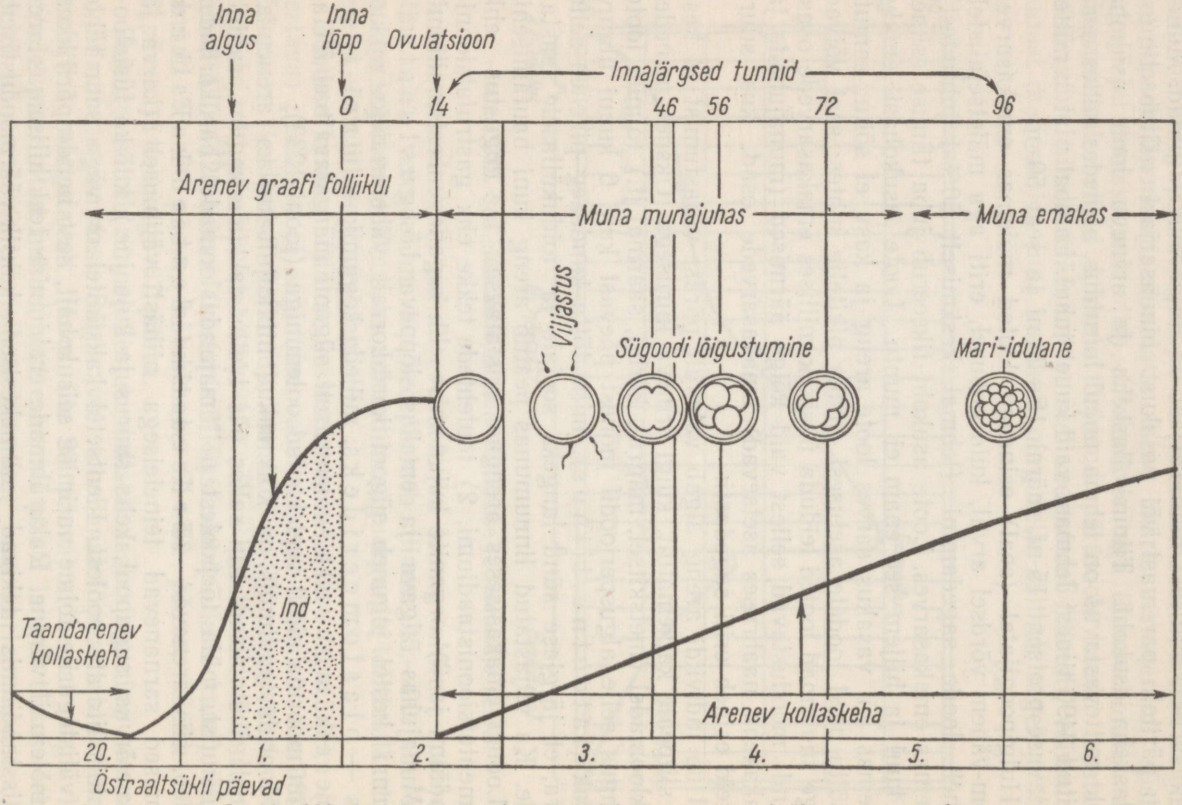
Uue indiviidi areng algab vahetult pärast viljastumist ja kestab siitpeale katkematult, kuigi erineva kiirusega. Üksnes mõnedel ulukloomadel (metskitsel, mägral, kärbil, saarmal jt.) toimub loote arengus selle algusperioodil mõnest päevast kuni 6 kuuni ulatuv seisak (*latentne tiinus*), mille tõttu kandeaeg pikeneb selle võrra, et järglase sünd langeks soojale ja toiduküllasele aastaajale. Ka viljastatud linnumunas peatub areng kuni hautamiseni.

Looma emakasiseses arengus eristatakse: 1) lõigustus- ehk segmentatsioonistaadiumi, 2) idulehtede tekke ehk gastrulatsioonistaadiumi ja 3) organite kujunemise ehk organogeneesistaadiumi.

Munajuhas algava ja emakas lõppeva *lõigustusstaadiumi* kestel jaguneb sügoot kord-korralt vähenevateks rakkudeks — *blastomeerideks*, millede kogumik — *mari-idulane* ehk *moorula* — suuruselt sügooti märgatavalt ei ületa. Ka on moorula algul veel kaetud oolemmiga (joonis 233).

Moorulastaadiumis on kõik rakud nii kujult kui ka arenemisvõimelt ühetaolised. Kui selles eas teatav rakkude kogum eraldub ülejäänuist, mida tõepoolest põllumajandusloomadel harukordadei esineb, siis arenevad *võrdsed* ehk *identsed kaksikud*. Viimased sarnanevad teineteisega niihästi välimuselt (karva ja naha värvus, sugupool, keha suurus ja kuju jne.) kui ka füsioloogiliste näitajate poolest. Identsetel kaksikutel on väga suur tähtsus välistegurite toime uurimise seisukohalt, sest nende pärilikkus on mõlemail võrdne. Rakurühmade eraldumise teel hilisemas arenemisstaadiumis tekivad mitmekesised kaksik-väärmoodustised.

Moorula edasisel arenemisel tekib tema sisemuses vedelikuga täitunud ruum — *blastotsöödl* — ja sellest ajast peale kannab arenev idulane *blastula* nimetust. Et imetajate blastulal on



Joonis 233. Veise munaraku ovaarisisese ja ovaarivälise arengu skeem.

põisjas kuju, siis nimetatakse teda tavaliselt blastotsüstiks. Blastotsüsti esialgne kuju on ümar, kuid hiljem muutub ta hobusel munajaks ning mäletsejalistel ja seal (umbes kaks nädalat pärast paaritust) üsna pikaks (0,5—1,5 m) niitjaks moodustiseks (joonis 234).

Blastotsüsti moodustavad rakud jagunevad paigutuselt perifeerseiks ja seespool asetsevaiks. Viimased on rühmitunud väikeseks ümaraks kobaraks, millest edasisel arenemisel kujunebki idulase keha; seepärast nimetatakse seda kobarat idu- ehk embrüonaalsõlmeks. Perifeersetest rakkudest moodustuv kiht — toiteleht ehk trofoblast — kujuneb lootekestadeks loote enese moodustamisest osa võtmata.

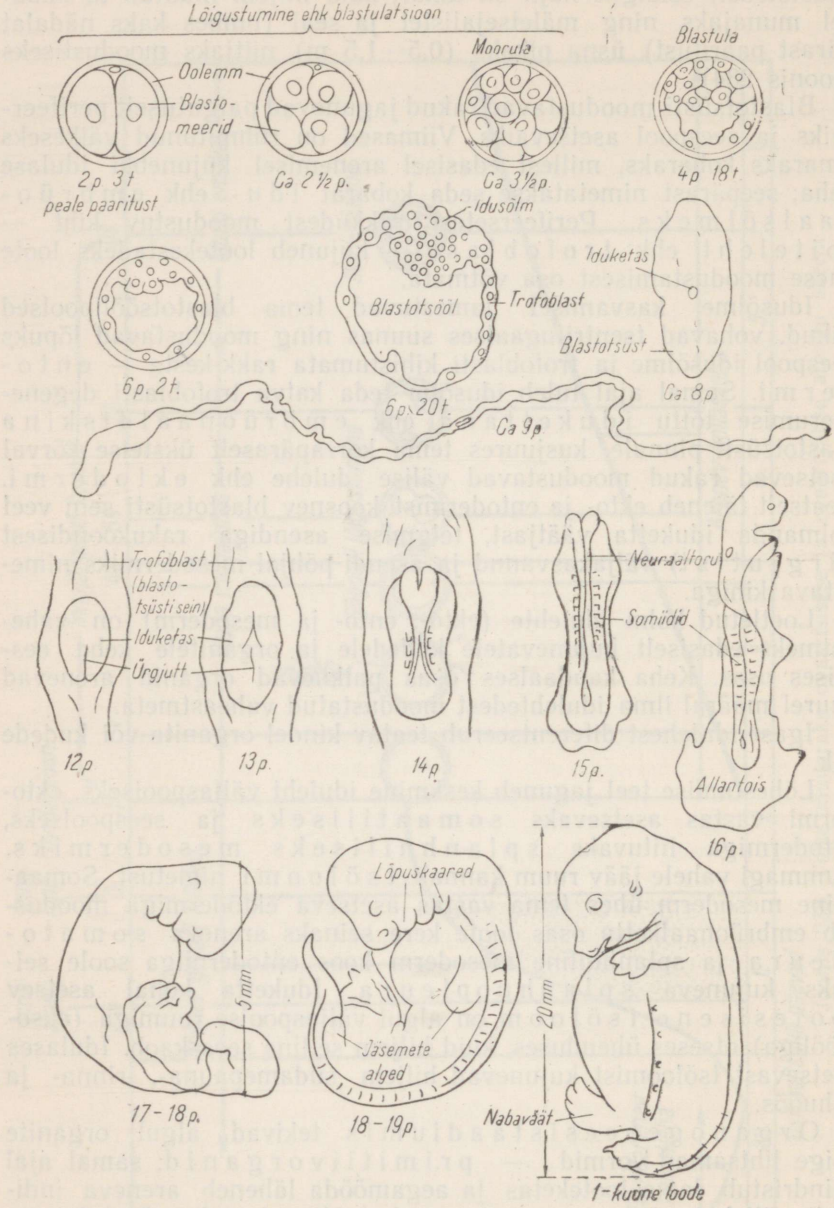
Idusõlme kasvamisel lamestuvad tema blastotsöölipoolsed rakud, vohavad tsentrifugaalses suunas ning moodustavad lõpuks seespool idusõlme ja trofoblasti kihistumata rakk-kesta — entodermi. Samal ajal tuleb idusõlm teda katva trofoblasti degenereerumise tõttu idukettana ehk embrüonaaldiskina blastotsüsti pinnale, kusjuures tema korrapäraselt üksteise kõrval asetsevad rakud moodustavad välise idulehe ehk ektodermi. Peatselt täieneb ekto- ja entodermist koosnev blastotsüsti sein veel kolmanda iduketta väätjast, telgmise asendiga rakukoondisest (ürgjutist) väljakasvanud ja asendi põhjal mesodermiks nimetatava kihiga.

Loetletud kolm idulehte (ekto-, ento- ja mesoderm) on vaheastmeks edasiselt kujunevatele kudedele ja organitele keha eesmises osas. Keha kaudaalses osas paiknevad organid arenevad suurel määral ilma idulehtedest moodustatud vaheastmeta.

Igast idulehest diferentseerub teatav kindel organite või kudede liik.

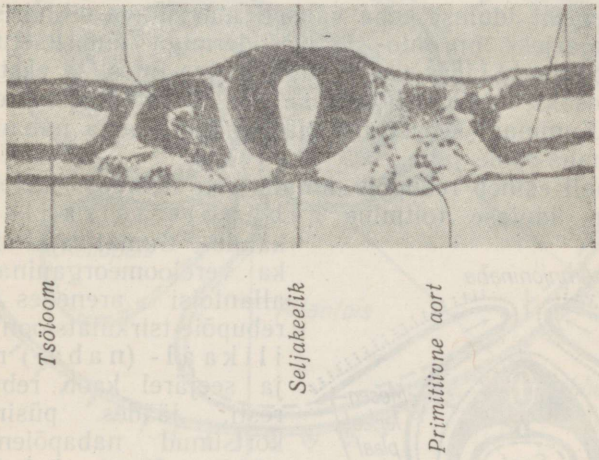
Lõhestumise teel jaguneb keskmine iduleht väljaspoolseks, ektodermi vastas asetsevaks somaatiliseks ja seespoolseks, entodermiga liituvaks splanhniliseks mesodermiks. Kummagi vahele jääv ruum kannab tsöloomi nimetust. Somaatiline mesoderm ühes tema vastas asetseva ektodermiga moodustab embrüonaalketta osas loote kere seinaks areneva somatopleura ja splanhniline mesoderm koos entodermiga soole seinaks kujuneva splanhnopleura. Iduketta kohal asetsev lootesisene tsöloom on algul väljaspoolse ruumiga (eksotsööliga) otseses ühenduses, kuid hiljem selline seos kaob. Idulases asetsevast tsöloomist kujunevad hiljem südamepauna-, rinna- ja kõhuõõs.

Organogeneesistaadiumis tekivad algul organite kõige lihtsamad vormid — primitiivorganid; samal ajal silindristub lame looteketas ja aegamööda läheneb areneva indiviidi väliskuju tema vanemate omale. Nii alustab närvisüsteem oma arenemist ektodermist tekkiva ja sellest hiljem eralduva neuraaltoruna (joonis 235), samuti alustavad arenemist seede- ja hingamisorganid algul sirgelt kulgeva primitiiv-



Joonis 234. Sea loote areng.

soolena, silmamuna vaheajust väljasopistuva silmapõiekesena, lääts silmapõiekese vastas asetsevast ektodermist moodustuva läätspõiekesena, kere skelett ja lihastik mõlemal pool neuraaltoru paiknevate segmentaalsete mesodermirakkude tihenenud koondistena — somiitidena jne. Idulase ja tema organite kujunemise seisukohalt on olulise tähtsusega neuraaltoru all paiknev väätjas rakkude koondis — seljakeelik, mis keelikuliste! esineb toesorganina kogu individuaalse eluea kestel. Selgroogsetel on ta jäänud vaid embrüonaalseks telgorganiks.



Joonis 235. Kassi noore idulase ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 110 korda. (Orig.)

Mitmete embrüonaalorganite esinemine ja areng on mõistetavad vaid biogeneetilise põhiseaduse taustal, mille järgi looma individuaalne areng on fülogeneesi (sugukonna arengu) kiire ja pealiskaudne kordamine. Ainult selle abil on seletatav mitte üksnes seljakeeliku leid, vaid ka neerude esinemine imetajail kolmes põlvkonnas (ees-, kesk- ja järelneer), lõpuskaarte ja lõpusvagude ajutine ilmumine, primitiivse aordi paarilisus jne.

Emakasisese arengu algul nimetatakse arenevat indiviidi idulaseks ehk embrüoks ja alates arenguastmest, mil liigiline kuuluvus on välimuse järgi juba määratav, looteks. Sageli kasutatakse loote nimetust ka idulase mõttes.

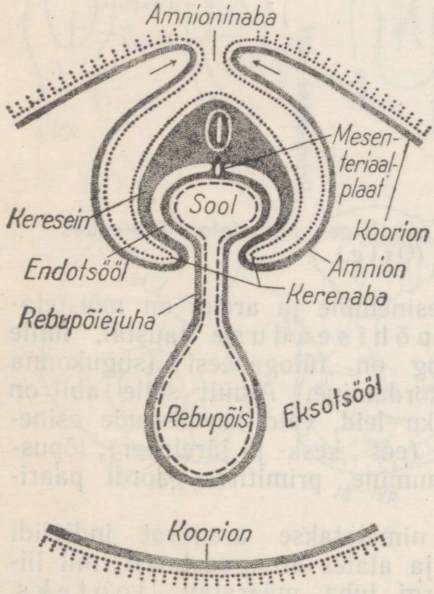
Õpetust indiviidi emakasisesest (linnul munasisesest) arengust nimetatakse embrüoloogiaks. Laiemas mõttes tähendab

embrüoloogia õpetust indiviidi kogu ontogeneetilisest arengust. Sel puhul on embrüoloogia ja ontogenees võrdtähenduslikud mõisted.

Lootekestad

Algul on kilbitaoline idulane väljaspoolsest blastotsüsti seinast eraldatav ainult oma paksuse ja läbipaistmatuse tõttu. Täiskasvanud organismile hakkab tema kuju lähenema alles pärast seda, kui iduketas torustub. See toimub iduketta ärakurdumise teel blastotsüsti seinast. Iduketta ääred pöörduvad kahte külgkurdu ning eespoolset ja tagapoolset kurdu moodustades blastotsüsti sisemusse. Kurdude süvenedes jääb idulane viimaks blastotsüsti seinaga ühendusse vaid üsna kitsa nabaväädi kaudu (joonis 236). Splanhnopleura kurdumine äärtelt alla- ja sissepoole toimub üheaegselt idulase keha väliselt märgatava silindristumisega. Selle tagajärjeks on ento- ja mesodermiga ümbritsetud blastotsööli — primitiivsoole jagunemine intra- ja ekstraembrüonaalseks osaks; viimane kannab rebukoti ehk rebupõie nimetust. Kummagi seostajana püsib mõnda aega nabaväädis peituv peen naba-soole juha.

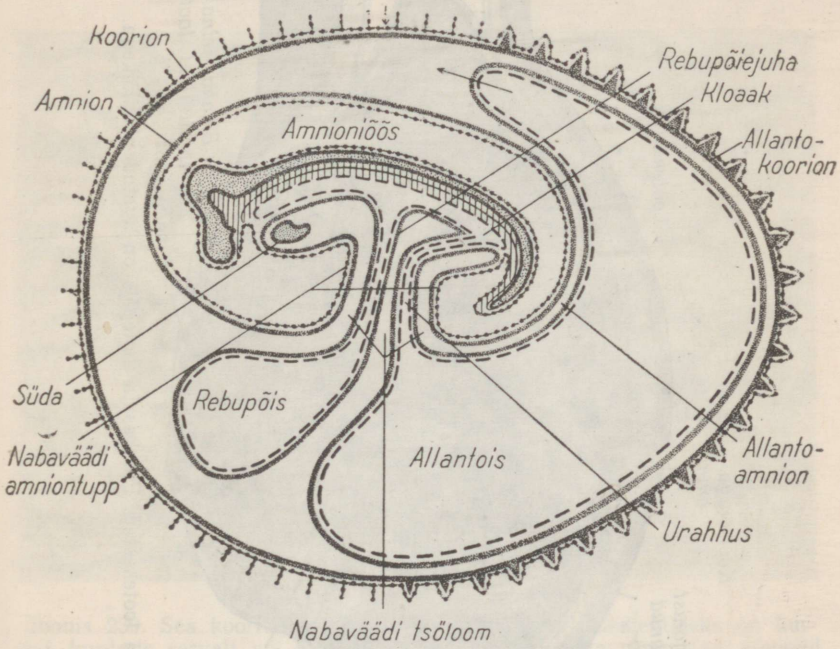
Arenenult esineb rebupõis ainult loote nooreas, kus tema ülesandeks on idulase toitmine rebupõie-tsirkulatsiooni kaudu. Samal ajal toimib ta ka vereloomeorganina. Hiljem allantoisi arenedes asendub rebupõie-tsirkulatsioon umbilikaal- (naba-) ringega ja seejärel kaob rebupõis kiiresti, jäädes püsima vaid kortsunud nabapõiena nabaväädis. Kuna kalade, kahepaiksete, roomajate ja lindude rebupõis saab toitu oma sisemusest (rebust), muretseb imetaja rebupõis seda väljastpoolt (blastotsüsti seina kaudu emakast).



Joonis 236. Lootekestade moodustumine kereseina (somatopleura) kurdumise teel.

Veel enne embrüonaalketta torustumist piiravad teda külgedelt (ja hiljem ka pealt) ülesserkivad kurrud. Need kurrud kasvavad tsentripetaalselt ja liituvad lõpuks idulase selja kohal, moodustades sel teel kinnise, idulast vahetult ümbritseva amnionipõie. Amnionikurdude lõpliku liitumise

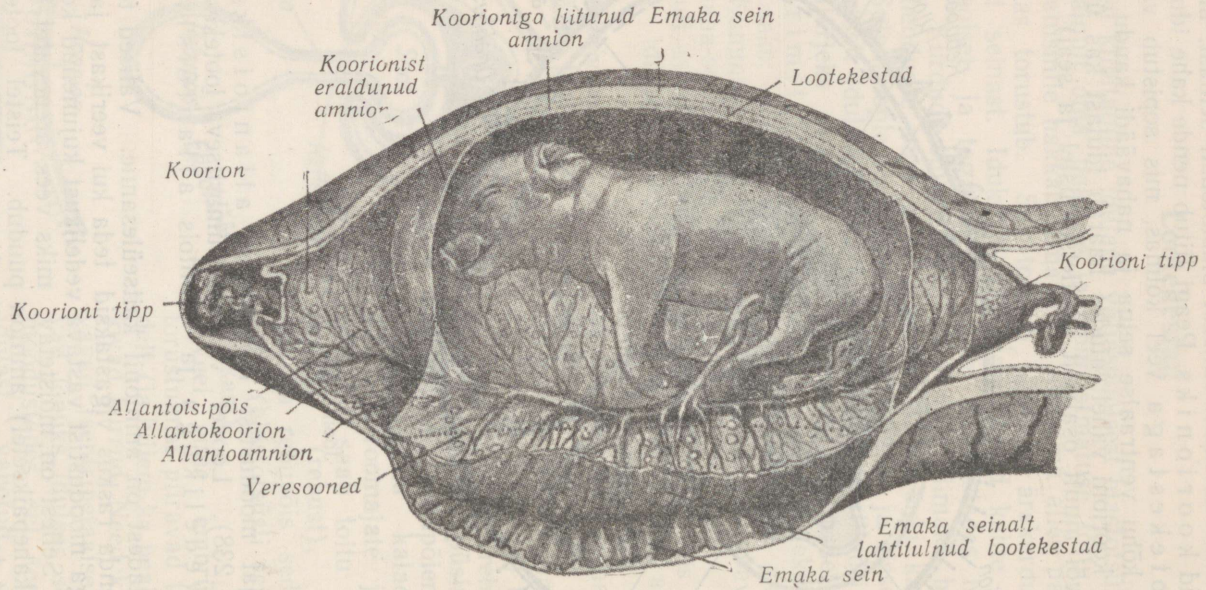
kohal püsib lühikest aega amnioni blastotsüsti välisseinaga (koorioniga) ühendav koeväät — amnioninaba. Selle katkedes eraldub amnion täielikult välisest blastotsüsti seinast, mida nimetatakse nüüd koorioniks. Peagi liitub nende kahe idulast ümbritseva lootekestaga veel kolmas, mis sopistub välja loote tagasoolest kõhu ventraalse seina ja nabaväädi kaudu ning siis amnioni ja koorioni vahel laiudes haarab idulast kas ümberringi (hobusel) või ainult osaliselt (mäletsejalistel ja seal). Kõne all



Joonis 237. Allantoisi teke.

olevat põisjat moodustist nimetatakse allantoisiks (joonised 237 ja 238). Loodet vahetult ümbritsev lootekest täitub amnionivedelikuga ja allantois allantoisivedelikuga.

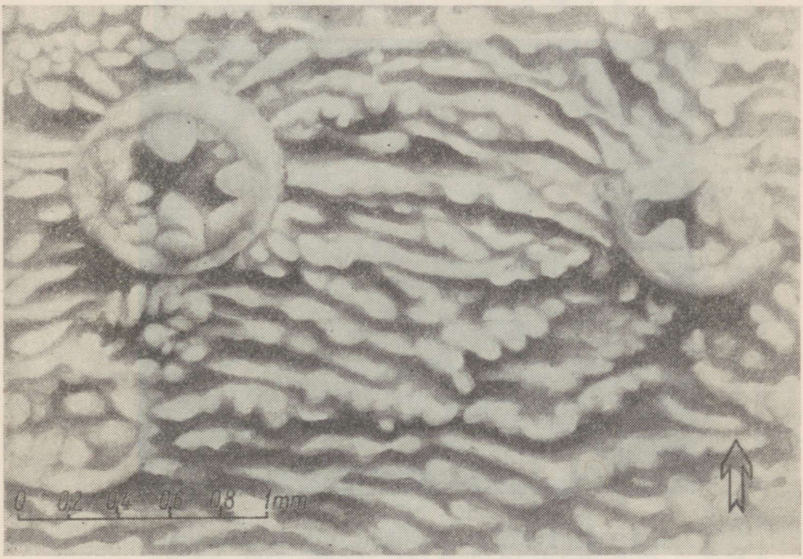
Lootekestadest on amnionil kaitseülesanne. Välised tõuked ja isegi loote enda raskus vigastaksid teda kui veerikast ja väikese konsistentsiga moodustist vastava vedelikust kujunenud keskkonna puudumisel. Sellest on mõistetav, miks vees arenevatel loomadel (kaladel ja kahepaiksetel) amnion puudub. Teistel lootekestadel on peamiselt toiteülesanne ja mitmekesise talitlusega organi — platsenta moodustamine.



Joonis 238. Sea lootekestad. Emakas ja lootepõis on avatud põikilõikega.

Platsenta

Lootekestade ja emaka limaskesta vahelise ulatuslikuma kontakti saavutamiseks, s. o. loote toite- ja gaasivahetuse pinna suurendamiseks kattub koorion mitmekujuliste hattudega, millede kogumik koos emaka limaskesta muutunud väliskihiga moodustab platsenta. Lootekestade ja emaka limaskesta vahelise seose iseloomule vastavalt eristatakse kontakt- ja pärisplatsentat. Kontaktplatsentas on kõne all olev seos nõrk, nii et



Joonis 239. Sea koorioni reljeef. (Orig.) Reljeefi elementideks on kurrud, kurdude servalt või iseseisvalt algavad hatud ja rõngasjad areoolid. Nool näitab lootepõie ja emakasarve pikitelge.

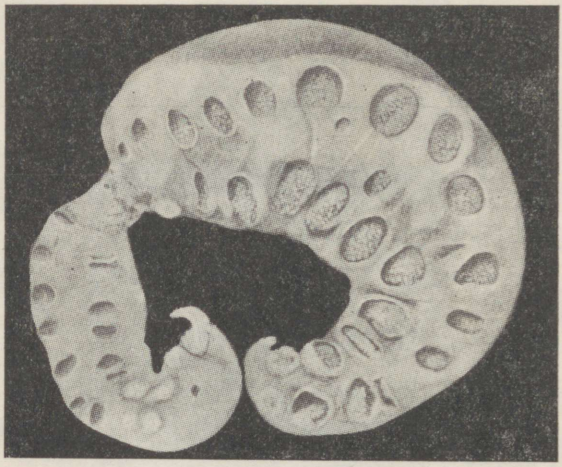
lootekestad vabanevad sünnituse ajal emaka seinalt ilma seda vigastamata (sünnitus toimub veritsuseta). Pärisplatsentas on mainitud seos väga tihe, mille tõttu lootekestade eraldumisel ka osa emaka limaskestast varikihina ehk detsiiduana kaasa tuleb. Pärisplatsentat omavaid loomi nimetatakse detsiduaatideks. Nende hulka kuuluvad koduloomadest koer ja kass. Põllumajandusloomad (hobune, veis, lammas ja siga) on adetsiduaadid.

Loomi, kelle koorion on kaetud hattudega (kõik kõrgemad imetajad), nimetatakse platsentaalideks. Aplatsentaalide (kukkurloomaliste) koorion on hattudevaba.

Koorioni hattude paigutuse, nendega kaetud alade kuju jm. alusel eristatakse hajutatud (difuusset), hulgihatiku-

list (multipleksset), vööde- ehk tsonaar- ja ketasplatsentat.

Hajutatud kontaktplatsentas katavad tihedasti ja ühtlaselt paiknevad hatud koorioni pinda üleni. Põllumajandusloomadest on hajutatud kontaktplatsenta omane hobusele ja seale (joonis 239). Kontaktplatsenta teises alavormis, hulgihatikulises platsentas, mis esineb mäletsejalistel, on koorioni hatud rühmitunud üksteisest eraldunud põõsakesteks — hatikuteks ehk kotüledoonideks (joonis 240). Asendilt ja arvult (lehmal 80—100 ja utel 60—120) vastavad nad emaka karunkulitele, moodus-



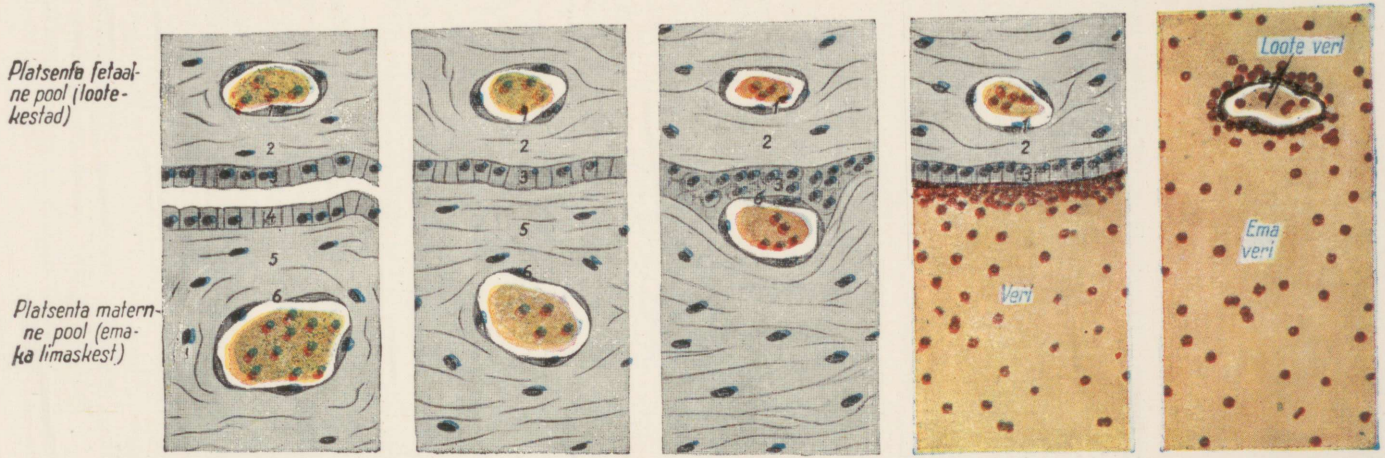
Joonis 240. Reastunud hatikute ehk kotüledoonide poolt kaetud veise lootepõis. Loode nähtub lootepõies heledamana.

tades viimastega seostunult (lehmal käbideks nimetatavaid) platsentoome. Detsiduaatidel esineva vööde- ja ketasplatsenta kuju nähtub nimetusest. Koorioni ja emaka vaheline tihe seos ei esine siin mitte nende pindade kogu ulatuses, vaid üksnes ketta- või vöökujulisel alal. Vöödeplatsenta esineb koeral ja kassil, ketasplatsenta inimesel, närilistel ja teistel.

Lootekestadest (detsiduaatidel ka varikihist) moodustuvad sünnituse ajal või pärast sünnitust emakast eemalduvad päramised.

Vastavalt koekihtide arvule, mis jäävad püsima koorioni epiteeli ja ema vere vahele, eristatakse: 1) epiteliokoriaalset, 2) sündesmokoriaalset, 3) endoteliokoriaalset ja 4) hemokoriaalset platsentat (tahvel XII).

Epiteliokoriaalses platsentas (hobusel, sea! ja veisel) on säilinud kõik emapoolsed platsenta ehk emaka koekihid, mistõttu koorioni epiteel on kontaktis emaka pinnaepiteeliga.



Platsenta jaotus loote ja ema vere vahel asetsevate koekihtide alusel. Numbritega on märgitud erinevad koekihid: *1* — koorioni veresoone endoteel, *2* — koorioni sidekude, *3* — koorioni epiteel, *4* — emaka epiteel, *5* — emaka strooma, *6* — emaka veresoone endoteel.

TAHVEL XII.

Sündesmokoriaalses platsentas (lambal) puudub emaka epiteel (vähemalt osaliselt), mistõttu koorioni hatud asetsevad vastu emaka sidekude.

Endoteliokoriaalses platsentas (kiskjalistel) ulatub koorioni epiteel emaka veresoonte epiteelini. Näriliste, putuktoiduliste ja esikloomaliste (ka inimese) hemokoriaalses platsentas puudub ka emaka verekapillaaride endoteelkate ja koorioni epiteeli vastas asetseb vahetult ema veri.

Seega väheneb loote ja ema vere vaheliste koekihtide arv kord-korralt koorioni epiteeli poolt produtseeritud proteolüütiliste fermentide toimel. Maksimaalselt koosneb platsentaarbarjäär järgmistest koekihtidest: 1) emapoolne veresoonte endoteel, 2) emapoolne sidekude, 3) emaka epiteel, 4) koorioni epiteel, 5) koorioni sidekude ja 6) lootekestade veresoonte endoteel.

Loetletud kihtidest jäävad koorionile kuuluvad alati püsima, vaatamata platsenta vormile ja tiinusperioodile. Seevastu aga vähenevad platsentatsiooni täienedes barjääri emapoolsed kihid sel teel, et koorioni epiteel tungib kord-korralt toitumisallikale (ema verele) üha lähemale, hävitades lõpuks ka emapoolsete veresoonte seinad.

Platsenta ühegi vormi puhul ei puutu loote ja ema veri kunagi otseselt kokku, s. o. ema veri ei satu loote vereringesse. Isegi hemokoriaalses platsentas jääb kummagi vahele kolmekihiline koriaalne barjäär.

Platsenta ülesanded. Platsenta toimib lootel: 1) toitumis- ja hingamisorganina, 2) eritusorganina, 3) endokriinorganina ja 4) ema ja loote vahelise kaitsebarjäärina.

Toidu hankijaks on lootel trofoblast, mis hiljem kujuneb koorioni epiteeliks. Loote verega varustub koorion algul rebupõie veresoonestiku kaudu (vitelliinringe), hiljem aga allantoisi kaudu kulgevate nabaarterite ja -veenide abil (allantoidne ehk umbilikaalne ringe).

Loode toitub kas emaka näärmete nõrest ja verest nõrgunud ning koe lagunemise tagajärjel vabanenud produktidest (histiotroofne toitumine) või verest (hemotroofne toitumine). Arengu algul kasutab loode esimest, hiljem aga mõlemaid toitumisviise.

Nagu seedeorganid, nii püsivad ka hingamisorganid lootel soikeseisundis; nende talitlust kannab emakasiseses arenemisfaasis samuti platsenta. Ema verest hangib loode endale vajalikku hapnikku ja suunab ema verre oma kehas toimunud ainevahetuse tagajärjel tekkinud süsihappegaasi. Ka teised ainevahetusprodukti, mis sünnijärgses eas neerude, naha ja teiste eritusorganite kaudu kõrvaldatakse, suunatakse ema verre.

Endokriinorganina valmistab platsenta östrogeeni, progesterooni ja gonadotroopset hormooni. Nende vahendusel tagatakse suguorganite normaalne areng tiinuse kestel.

Platsentaarbarjäär võimaldab loote arengus teatavamääralist

iseseisvust, kuid samas osutub ta mõnes suhtes lootele kahjulikuks. Eriti kehtib see ema veres leiduvate immuunkehade kohta: valkainetena nad läbi platsenta loote verre ei pääse. Nii on lugu põllumajandusloomadel esinevate platsentavormide puhul. Siin pole võimalik vastsündinuid immuniseerida platsentaarsel teel, s. o. ema kaudu. Antikehad võivad emast imikusse pääseda üksnes kolostrumiga.

SÜNNITUS

Sünnituseks nimetatakse järglase või järglaste ja nende lootekestade (päramiste) väljutamist emakast sünnitusteede kaudu. Sünnitus on loote sünnimomendiks.

Tiinuse kestuse ja loote arenemisastme seisukohalt eristatakse normaalset ehk ajalist sünnitust, üleaegset ehk hilissünnitust, enneaegset sünnitust ja aborti.

Normaalne sünnitus toimub tiinuse normaalse kestuse lõppedes, üleaegne aga märgatavalt hiljem. Enneaegseks sünnituseks nimetatakse sellist, mis toimub enne tiinuse normaalset lõppu niivõrd, et sünnitatav loode jääb ellu või vähemalt võiks ellu jääda tema arengu kestust arvestades. Liigse nooruse tõttu mitteelujõulise (surnud või sureva) loote sünnitamist nimetatakse abordiks. Abordi ja enneaegse sünnituse piiriks on põllumajandusloomadel tiinuse aste, millal looted üleni kattuvad tiheda karvastikuga (märal tiinuse kaheksas kuu). Tavaliselt kasutatakse abordi mõistet igasuguste sünnituste kohta, milledega kaasub surnud loote väljutamine.

Sünnituse kulus eristatakse nelja järku: 1) eelstaadiumi, 2) sünnitusteede laienemise staadiumi, 3) loote väljutamise staadiumi ja 4) päramiste väljutamise staadiumi.

1) Eelstaadiumi ajal, mille kestus ulatub tundidest päevadeni, udar pundub, muutub tundlikuks ja täitub kolostrumiga. Samal ajal tursub ning suureneb häbe, kõht langeb alla, vaagna sidemed ja lihased lõtvuvad, loom eraldub kaaslastest ning muutub lõpuks rahutuks. Siga valmistab sünnitamiseks pesa.

2) Laienemis- ehk emakakaela avanemise staadium järgneb eelnevale, kuid tema täpset algust on sageli raske määrata. Selles faasis algavad väitused (emaka tugevad kontraktsioonid) põhjustavad looma suuremat rahutust. Peale liigiti ja indiviiditi varieeruva aja (lehmal poolest tunnist mitme tunnini) ilmub häbemest nähtavale lootekestadest moodustunud põis, mis ongi sünnitusteede loomulikuks kiilutaoliseks avajaks.

3) Väljutamisstaadium nõuab emaloomalt suurimat pingutust. Sageli korduvaid emaka väitusi abistavad samaaegselt toimuvad kõhulihaste kontraktsioonid. Maksimaalset pingutust nõuab seejuures pea ja õlgade väljutamine; tagakeha järgneb neile kiiremini. Korraga ainsat järglast kandvate (ainupoegijate) põllumajandusloomade (hobuse, veise, lamba) looted väljuvad

sündides peaaegu eranditult (kuni 99%) peaga ees. Seal väljub keskmiselt 45%-l põrsastest tagakeha esimesena.

Päramiste väljutamine toimub kas vahetult pärast sünnitust (seal, hobusel) või mõni aeg hiljem (mäletsejalistel). Lootekestade kui hingamis- ja toitumisorganite varajane lahtitulek emaka seinast põhjustab hobusel vähegi pikemat aega kestva sünnituse raskuse puhul peaaegu eranditult varsa lämbumise. Lehmal seevastu võib loote väljutamine kesta mitu tundi, sest lootekestad vabanevad siin alles mõnda aega pärast sünnitust.

Mõningaid ajalisi andmeid sünnituse kestuse kohta esitab järgmine tabel:

Liik	Loote või pesakonna väljutamise keskmine kestus	Loote väljutamise vaheaegade kestus kahe või rohkema loote puhul	Loote või loodete ja lootekestade (päramiste) väljutamise vaheaja pikkus
Mära	5—30 minutit	1—2 tundi	Mõni minut kuni ½ tundi
Lehm	½—4 tundi	½—2 tundi	3—8 tundi, harvemini 1—2 päeva
Utt	5—30 minutit	½—1 tund	Keskmiselt 2 tundi
Emis	2—6 tundi	Mõned minutid kuni 1 tund	Päramised väljuvad sünnituse ajal või sünnitusjärgselt

Üksikjärglase väljutamine kestab seal 5—30 minutit.

Kontaktplatsentaga loomadel (märal, lehmal, utel, emisel) kulgeb päramiste eraldumine märgatava veritsuseta, sest lootekestade irdumine emaka limaskestalt toimub siin kumbagi vigastamata.

Sünnitus langeb eriti märal, aga ka seal enamasti ööle või varahommikule, harvemini päevaajale. Üksnes lehm sünnitab sagedamini päeval.

Sünnitus on reflektoorne protsess ja seda reguleeriv tsentrum asetseb nimmeajus. Sünnitust algatavalt toimib ühest küljest emaka seinas asetsevate retseptorite erutatavuse kasv ja teisest küljest loote ja lootevedelike poolt põhjustatud emakasisese ärrituse suurenemine. Emaka kontraktsioone vältiva progesterooni produktsioon väheneb sünnituse ajaks ning ühes sellega muutub lihaskest tundlikuks tema kontraktsioone tingiva oksütotsiini (hüpofüüsi tagasagara hormooni) ja teatavatest närvilõpmetest vabaneva atsetüülkoliini suhtes. Kollaskeha hormooni progesterooni süstimistega võib pikendada tiinuse kestust katseloomadel. Samuti langeb sünnituse eel ajukoore reflektoorne erutatavus ja sellest sõltuvalt tõuseb seljaaju tsentrumite reageerimisvõime. Viimati mainitud asjaoluga on seletatav ka sünnitusjuhtude sattumine öisele ajale, sest looma puhkeperioodil on ajukoore erutusseisund langenud, seljaaju reflektoorne talitlus aga ühes sellega tõusnud.

Sünnitust kergendab looma liikumisvõimalus kogu tiinusaja kestel. Sünnitusaegne puhtus tagab nii ema kui ka järglase tervise.

VILJAKUS

Viljakus on loomade olulisema produktsioonivormi — sigimise — kriteeriumiks ja tema hindamine toimub sünnitatud (ja üleskasvatatud) järglaste arvu võrdlemise teel sama loomaliigi või -rühma sigimismäära keskmisega.

Eristatakse *primaarset viljakust*, looma võimet produtseerida teatavat hulka valminud (emas-) sugurakke, ja *sekundaarset viljakust*, looma võimet produtseerida teatavat hulka järglasi. Sekundaarne viljakus ei küüni tavaliselt primaarse viljakuse tasemeni, sest mitte kõik valminud munarakud ei viljastu seemenduse korral ja mitte kõiki idulasi ei kanta välja tiinuse lõpuni. Primaarne ehk potentsiaalne viljakus näitab ainult millisel määral võiks järglasi tekkida emassugurakkude produktsiooni alusel. Eriti oluline on primaarse ja sekundaarse viljakuse erinevus põllumajandusloomadest sea puhul.

Tavaliselt arvestatakse viljakusest kõneldes sekundaarset viljakust ja mõõdetakse seda järglaste arvu kaudu, keda saadakse ühelt emasloomalt ühekordse sünnituse ajal või teatava ajaühiku (tavaliselt aasta) kestel. Viljakuse nagu igasuguse teise produktsioonivormi tõeline hindamine peaks aga toimuma looma kogu individuaalse elu kestel, esiteks seetõttu, et sigimisea pikkus on juba ise oluliseks viljakuse määrajaks, ja teiseks seepärast, et vanemas eas sünnitatud järglaste puhul on võimalik nende arvu kõrval hinnata ka (eelnenud järglaste kohta olemasolevate kontrollandmete varal) nende edaspidist arenemis- ja produktsioonivõimet. Noorte loomade puhul saame järglaste üle otsustada vaid vanemloomade tõuomaduste kaudu; hiljem sündinud järglaste korral aga lisanduvad sellele kriteeriumile ka varem sünnitatud järglaste viljakus- ja produktsiooniandmed, ja kui need on väga hinnatavad, siis loomulikult peame püüdma nende kaudu vanemate sigimisiga võimalikult pikendada. Muidugi tuleb seejuures arvestada seda, et vanadelt vanematelt sündinud järglased on sageli vähema väärtusega kui keskealiste loomade järglased (joonis 43). Üldu põhjal võiksime emasloomade puhul eristada *sünnitus-* ehk *pesakonnaviljakust*, kusjuures selle kõrval tuleb arvestada veel *võõrutusviljakust*, s. o. järglaste hulka, keda ema on suutnud oma piimaga pärissöödale üleminekuks üles kasvatada. Kuna kirjanduses kõikide nende viljakusastmete kohta on vähe andmeid ja sigimisviljakuse kohta need peaaegu üldse puuduvad, siis nõuaksid need sotsialistlikus ühisloomakasvatuses kõik süstemaatilist arvestamist, kusjuures, välja arvatud võõrutusviljakus, tuleks arvestada niihästi elusaid kui ka surnult sündinud järglasi.

Niihästi primaarse kui ka sekundaarse viljakuse määrajaks on sööda ja pärilikkuse kõrval vanemloomade iga, nende pidamistingimused, valgus ja temperatuur ning mõnede emasloomade puhul ka laktatsiooniaeg.

Sigimisviljakus sõltub esiteks ühekordselt sünnitatavate ja üleskasvatatavate järglaste arvust, teiseks poegimise sagedusest ja kolmandaks sigimisperioodi pikkusest.

Loomad jaotatakse *ainupoegijateks* (*unipaarseteks*) ja *hulgipoegijateks* (*pluri-* ehk *multipaarseteks*) vastavalt sellele, kas nad sünnitavad korraga ühe või mitu järglast. Põllumajandusloomadest kuuluvad ainupoegijate hulka hobune ja veis, kuna siga on tüüpiline hulgipoegija. Lammas paikneb kummagi rühma vahepeal, olles sagedamini kaksikuid sünnitav loom.

Kaksikute sünnitust esineb *hobusel* 1—2,3%-lise sagedusega. Järglaste vähese elulisuse ja sageda surma tõttu polegi see soovitav.

Veisel kõigub kaksikute protsent samuti 1 ja 2 vahel, olles piimatõugudel pisut kõrgem kui lihaloomadel. Eesti punases tõukarjas võrdub kaksikute protsent 1,48-ga. Kaksikuist aborteerub veisel umbes 10%. Kolmikuid esineb lehmal umbes 0,02%. Ebarahuldavates kasvutingimustes jäävad kaksikud üksikutena sündinuist arengus maha, kuid piisava söötmise korral jõuavad nad 6-kuuses vanuses üksikutele järele.

Veise kaksikute sugulise erinevuse korral jäävad emasjärglastel enamikul juhtudel (umbes 95%) suguorganid ja sekundaarsed sugutunnused puudulikult arenenuks, mistõttu selline *ebalehm* (friimartin) on kogu eluea sigimatu. Mainitud nähtust seletatakse kaksikute lootekestades paikneva veresoonestiku anastomoseerumisega (liitumisega), millest tingituna emassuguorganite arengut tõkestav munandite hormoon (testosteroon) pääseb ka emasloote verre ning avaldab oma pidurdavat mõju suguorganite arengule.

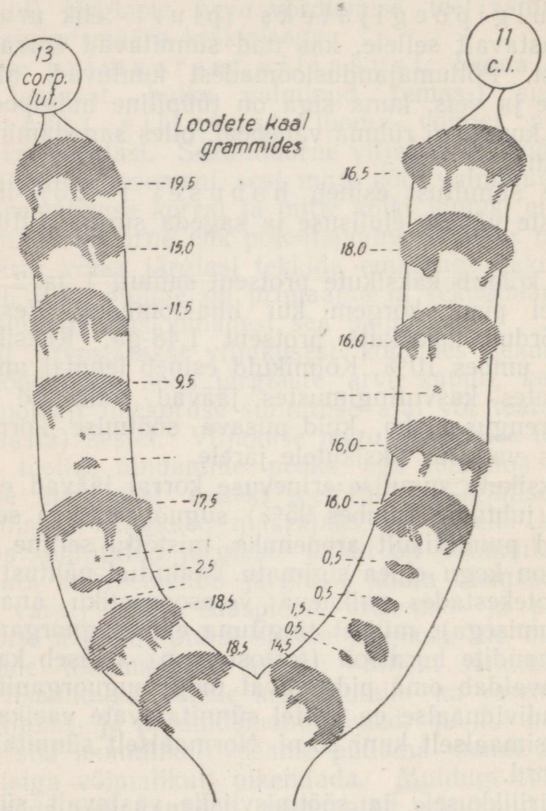
Lehma individuaalse ea kestel sünnitatavate vasikate arv võib ulatuda maksimaalselt kuni 20-ni. Normaalselt sünnitab lehm igal aastal üks kord.

Tõule, pärilikkusele ja söötmisviisile vastavalt sünnitab *utt.* ühekordselt 1 või 2, harvemini 3—4 või isegi rohkem talle. Kõige suurema viljakusega on romaanovi tõug ja lühisabalised põhjalambad (viimaste hulka kuulub ka eesti maalammas); kõige väiksema viljakusega seevastu on rasvaõnnar- ja karakulli lambad. Teised tõud paiknevad viljakuselt mainitud tõugude vahepeal. Eesti NSV-s peetavatel tumeda- ja valgepealistel uttedel sünnib kaksikuid 36—56% ja kolmikuid 2—5%.

Paljupoegsus on pärilik omadus, mis kandub edasi niihästi emas- kui ka isaslooma kaudu: kaksikutena sündinud lambail on järglaste hulgas rohkem kaksikuid kui üksikutena sündinud lambail. Ka sõltub uttede viljakus nende paaritamise ajast:

sesooni algul (septembris ja oktoobris) paaritatud uttedel sünnib rohkem kaksikuid ja kolmikuid kui hiljem paaritatuil.

S i g a on põllumajandusloomadest kõige viljakam; tema pesakonna keskmiseks suuruseks on 10—12 põrsast ja aasta kestel sünnitatud põrsaste arv võib tal ulatuda kuni 30-ni (siga sünnitab aastas kaks kuni kolm korda). Rohkem kui teistel loomadel laseb end sigade viljakus tõsta söötmis- ja pidamistingimuste kaudu.



Joonis 241. Fetaalne atroofia seal. Tiinuskollaskehasid sisaldab üks munasari 13 ja teine 11, seega kokku 24. Nendele vastavatest on üks juba hoopis hävinud ja 10 on erinevas hävinguastmes.

Sündinud põrsaste arv moodustab emise munasarjadest vabanenud munarakkude arvust tavaliselt vaid 60—80% (joonis 241). Seda järeldatakse asjaolust, et seal on emakas leiduvate loodete arv tiinuskollaskehade arvust vastavate protsentide ulatuses väiksem (loodete surm ei põhjusta temale kuuluva kollaskeha samaaegset taandarenemist). Sellist loodete suremist (f e t a a l n e

atroofia) seale omasel määral teistel põllumajandusloomadel ei esine. Õigeaegse paaritamise ning ratsionaalse söötmise ja pidamise kaudu on fetaalse atroofia määr vähendatav.

Teed loomade viljakuse tõstmiseks

Loomade viljakust tõstvateks teedeks on: 1) suguloomade sigimisea pikendamine, 2) emassuguloomade seksuaaltsüklite tihendamine, 3) üheaegselt kantavate järglaste arvu (pesakonna) suurendamine, 4) noorloomade kaotusteta üleskasvatamine ja 5) suguloomade valik viljakuse alusel. Teoreetiliselt võiksime kuuenda teena arvestada veel emasjärglaste arvu suurendamist isasjärglaste arvel, s. o. seksuaalproportsiooni tahtlikku reguleerimist, kuid alused selleks on veel välja selgitamata.

Nendest teedest on esimesena ja teisena mainitud üldised ja sellistena rakendatavad kõikide põllumajandusloomade puhul. Sama kehtib ka neljanda tee, s. o. noorloomade kaotusteta üleskasvatamise kohta. Seevastu on üheaegselt kantavate või sünnitatavate järglaste arvu suurendamine viljakuse tõstmise teena rakendatav vaieldamatult vaid lamba ja sea puhul.

Abinõusid või vahendeid, mis võimaldavad mainitud teid kaudu saavutada viljakuse kasvu, on väga mitmesuguseid. Olulisemad neist on piisav ja ratsionaalne emas- ja isasloomade söötmine nende nooreast alates, optimaalsete pidamistingimuste loomine suguloomadele, nende mõõdukas ekspluatatsioon ja pidev treening, suguloomade teadlik hooldamine kohusetruude talitajate poolt, paarituskampaania plaanikohane läbiviimine, kunstliku seemenduse laialdane kasutamine, tiinuse varajane diagnoosimine, loomade, eriti nende suguorganite haiguste vältimine ja kiire ning tõhus ravi ja lõpuks farmijuhatajate, karjabrigadiiride ja -talitajate teoreetilised teadmised ning praktilised kogemused loomade sigimisbioloogia alal. Viimasena mainitud abinõu osatähtsust tuleb eriti rõhutada; eesrindlasteks võivad loomakasvatuses, nagu teistelgi aladel, kujuneda vaid isikud, kes oma praktikas otstarbekalt oskavad ära kasutada teaduse saavutusi.

UDAR (*UBER*)

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Udaraks nimetatakse imetajatel (mammaalidel) esinevat piimanäärmete kogumikku, mis päritolult ehk arengult (geneesilt) kuulub nahatekiste, talitluslikult aga suguorganite hulka. Talitlusvõimelisena esineb ta vaid emasindiviididel. Loomade sigimise seisukohalt vältimatu organina võiksime udarat nimetada emaslooma lisasuguorganiks. Üleminek emakasiseselt ehk uteriinselt toitumiselt looduslikule ehk harilikule — alimentaarsele toitumisviisile — toimub kõikidel imetajatel piima kaudu. Noore indiviidi toitumise seisukohalt jätkab udar varem emaka poolt täidetud ülesannet. Emakas kasutab idulane toiduks algul emakanäärmete nõret ehk «emakapiima» (histiotroofne toitumine), hiljem lootekestade (platsenta) arenedes ema verest hangitavaid aineid (hemotroofne toitumine), kuid imikuperioodis on toiduks veres leiduvast lähtematerjalist udaras valmistuv piim (laktotroofne toitumine).

Nagu teiste sigimise teenistuses seisvate organite puhul, nii algab ka udara märgatav kasv puberteedi ajal ning tema talitlus ja areng on tsüklilised: igakordse tiinuse ajal toimub tema lõplik väljakujunemine, talitlusvõime ilmub tal igakordse sünnituse järel ja laktatsiooni langus on tingitud udara taandarengust. Väiksemad ehituslikud muutused toimuvad ka paralleelselt inna- ehk östraaltsüklitega.

Oma arengu ja talitluse osas on udar tihedasti seotud teiste organitega. Tema areng ja talitlus lakkavad pärast looma kastreerimist (munasarjade kõrvaldamist), hüpofüüsi eessagara eemaldamist, looma nälgides jne. Samuti lakkab udara talitlus lüpsmise või imemise ärajäämisel. Omakorda mõjustab udara talitlus ja eriti tema ärritus teiste organite (eeskätt suguorganite) arengut ja talitlust.

Olles fülogeneetiliselt noorim (üksnes imetajatel esinev) organ, on udar teistest organitest ulatuslikumalt säilitanud oma plastilisuse ehk ümberkujunemis- (kohanemis-) võime. On ju udar organ, mis kõige suuremal määral eristab kõrgetoodangulist

lüpsilehma tema ulukeellastest. Milliseid tulemusi võib saavutada mainitud plastilisuse ärakasutamisega, seda näitavad tõukarjade rekordilised saavutused (aastane piimatoodang üle 10 000 kg).

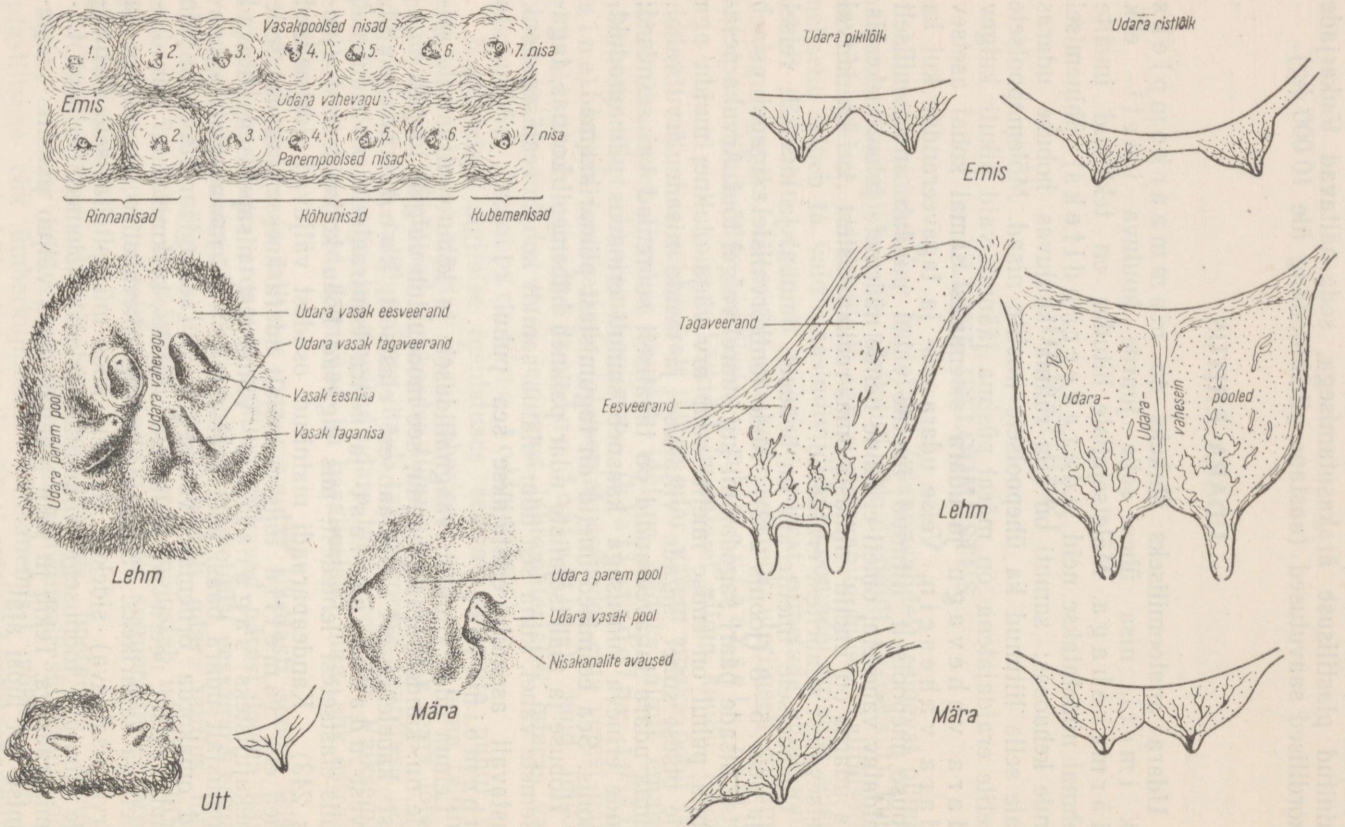
UDARA EHITUS

Udara anatoomiliseks ühikuks on mammaarkompleks ehk imeti, nisa ühes selle juurde kuuluva imeti- ehk näärmekehaga. Mäletsejaliste liitudar on tekkinud imetite (lehmal nimetatakse neid udaraveeranditeks) ühinemisel nende kehaosas; samuti on siia rühma kuuluvas hobuse udaras peale selle liitunud ka ühepoolsete imetite nisad. Mõlemapoolsete imetite eraldajatena on märal püsima jäänud vaid pikuti kulgev udara vahevagu ja udara sisemuses samal kohal asetsev udara vahesein. Veise udara ees- ja tagaveerandite kui ka hobuse ühepoolselt liitunud imetite vahel puudub anatoomiliselt eraldatav vahesein, ometi ei ühine nende näärmete juhad isekeskis. Sea udaras on imetid niihästi oma reakaaslastest kui ka kõrval asetsevatest naabritest eraldatud.

Ühepoolsete imetite arv on hobusel, lambal ja kitsel 1, veisel 2 ja seal 5—8 (joonis 242). Meie lontkõrvalistel sigadel esineb seitse nisade paari sagedamini kui suurel valgel tõul. Arvuka pesakonna puhul on emise imetite suur arv väga oluline; muidu aga pole otsest suhet sigade viljakuse ja nende nisade arvu vahel. Lehma udara tagaveerandid on tavaliselt suuremad kui eesmised; nende erineva suurusega kaasneb samuti erinevus piimaprodukt-sioonis. Sea eesmised imetid on tagumistest piimarikkamad.

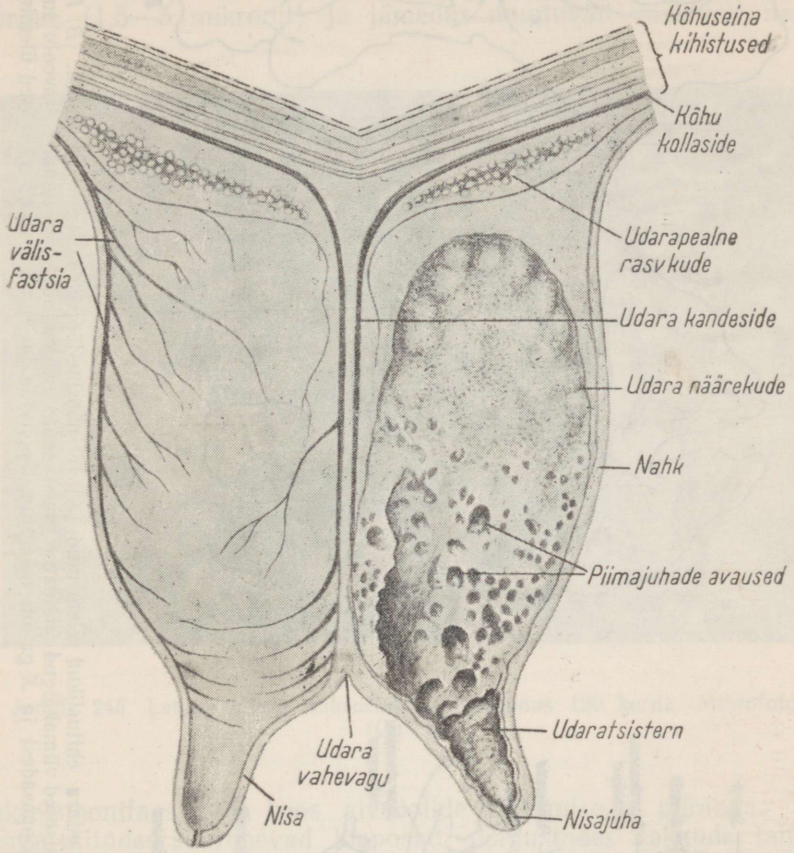
Hobuse ja mäletsejaliste udar paikneb häbemepiirkonnas, tagajäsemete vahel, kuna sea udar ulatub samalt kohalt eesjäsemeteni. Vastavalt asendile eristatakse sea puhul rinna-, kõhu- ja kubemeimeteid.

Lehma udar kinnitub vaagnaliidusele ja kõhu ventraalsele seinale nn. kandeaparaadi kaudu; see moodustub valgelt joonelt algavast kahelehelisest mediaansest elastsest kandesidemest, süvast udarafastsiast ja udara tsentraalseid osi siduvaist kiulis-elastsetest lehtedest, mis algavad kõhu kollasidemest (joonis 243). Kandeaparaadi mainitud osadest väljuvad sidekoelised lehed ehk lamellid tungivad ülalt udara koesse, jagades selle lehekujulisteks sagarateks. Viimastest nisapoolsed katavad soomusjalt udara baasi pool asetsevaid. Näärmesagarad jagunevad omakorda õrnemate vaheseinte ja sekundaarsete lamellide kaudu läätse-, neeru- või südamekujulisteks, keskmiselt 0,7 mm diameetriga sagarikeks. Sagarate ja sagarikevahelise (veresooni ja närve sisaldava) sidekoe elastsus koos müoepiteliaalsete elementide muutuva toonusega võimaldab udaral kohaneda erineva täitumiskraadiga. Tekib ju piim pidevalt, kuid väljub pausiti — imetamise või lüpsi ajal.



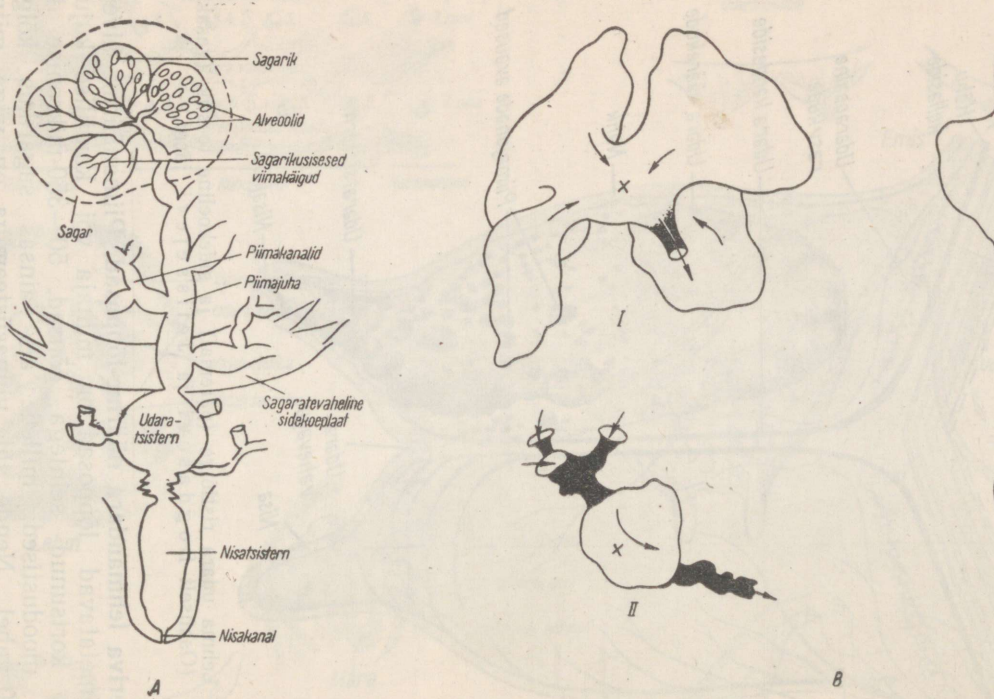
Joonis 242. Põllumajandusloomade udar väljastpoolt (alt) vaadatuna ja piki- ning ristlõikes. (Orig.)

Piimanäärmed kitsamas mõttes moodustuvad viimasüsteemist ja näärme-lõpposadest ehk alveoolidest. Mõlemad toimivad piima varupaigana ja näärme-lõpposad on selle kõrval peamisteks sekretsioonipaikadeks. Teataval määral on aga sekretoorne talitlus ka viimasüsteemi epiteelil.



Joonis 243. Lehma udara ristlõige (paremal) ja sidekoeline toestik (vasakul). (Osaliselt Bogdašovi ja Jelissejevi järgi.)

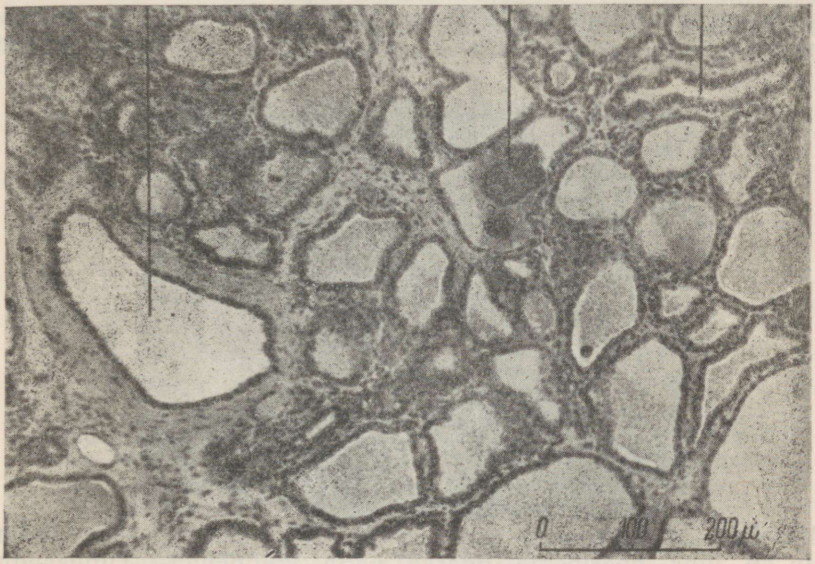
Lakteeriva lehmaudara näärme-lõpposad. Piimanäärme alveoolideks nimetatavad lõpposad on munaja või kandilise kujuga ja sageli kortsunud seintega õõnsad, 50—350-mikronise diameetriga moodustised, millede arv ainsas sagarikus kõigub 150 ja 250 vahel. Nende side viimasüsteemiga on väga mitmekesine. Enamik alveoolidest avaneb igaüks iseseisvalt sagarikusisestesse kitsastesse (diameeter 5—15 mikronit) viimakäikudesse, kuid oluline osa (umbes $^1/_4$) alveoolidest seostub enne ise-



Joonis 244. Lehma udara ehituslikud elemendid (*A*) ja näärme-lõpposade kuju variandid. (*B, I, II, III*). *B* osas on sagarikesisesed viimakäigud näidatud mustadena; nooled näitavad piima väljavoolu suunda alveoolidest ehk näärme-lõpposadest ja *X*-ga on märgitud lõpposade ja viimasüsteemi vahelised üleminekualad.

keskis kahe- või kolmekaupa paunakujulise vahe- (kogumis-) ruumi kaudu või, mis veel erandlikum, kitsaste vaheosade varal eraldatud alveoolid on lülitunud üksteise järele, kusjuures ühendus viimakäiguga teostub vaid ühe alveooli kaudu. Mõningaid alveoolide ja viimakäikude vahelisi seostumisvorme näitab joonis 244.

Lakteeriva udara näärme-lõpposad moodustuvad epiteelirakkude ainsast kihist ja rakkude ainsast liigist (joonis 245). Rakkude kõrgus (1,5—5 mikronit) ja jämedus muutuvad vastavalt nende



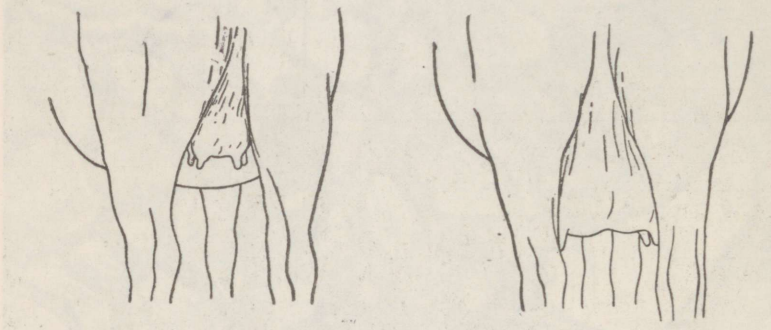
Joonis 245. Lehma udara mikroehitus. Suurendus 120 korda. Mikrofoto. (Orig.)

sekretsioonifaasile ja koos alveoolide täitumisega piimaga. Piimaga täitudes suurenevad lõpposad, põhjustades rakkude lamestumist ja alveoolide vahel asetsevate verekapillaaride kokkusurumist väga pikkade lüpsivaheaegade puhul. Udarasisese rõhu moodustumist põhjustab koguneva piima ja udara elastse koe kõrval nisakanalit pidevalt sulgev sfinkterlihas.

Epiteelirakkude ja basaalmembraani vahel paiknevad isekeskis seostuvad tähekujulised või käävjad kontraktsioonivõimelised müoepiteelirakud. Need epiteelist arenenud, kuid talitluslikult lihaskiududega sarnanevad elemendid kontraheeruvad hüpofüüsi tagasagara poolt produtseeritud hormooni oksütotsiini mõjul, aidates sel teel kaasa udara siserõhu tõusule ja piima väljutamisele lüpsmise (sõõrutamise) ajal. Oksütotsiin omakorda

eritub vastusena (reflektoorsel teel) udara lüpsiaegsele mehaanilisele ärritusele. Udara näärme-lõpposade müoepiteelirakkudele vastupidise toimega on adrenaliin, mis verre eritub looma ärrituse puhul: müoepiteelirakkude lõtvumise tõttu puudub siin piima väljutamiseks vajalik udarasisese rõhu tõus, mis avaldub lehma puhul «piima mittekätteandmises».

Noorlooma udar moodustub rasvkoest koos selles saarekestena esinevate näärmesagarikega. Viiendast tiinuskuust alates on lehma udaras rasvkude peaaegu kadunud ja interstitsiaalne sidekude esineb vaid õhukeste kihtidena. Näärme-epiteel, mis enne oli kaherealine, on muutunud ühekihiliseks ja näärmevalendikud täituvad homogeense sekreediga. Sagarike areng tiinuse ajal seisab peami-



Joonis 246. Stilböstrooli toime udara kasvusse. Vasakpoolne joonis näitab mullika udarat stilböstroolitablettide implantatsiooni ajal, parempoolne sama looma 25 päeva hiljem.

selt selles, et alveoolide arv kasvab. Näärme-lõpposade üldine kuju on juba noorlooma udaras välja kujunenud. Tiinusaegne udara näärmekoe areng toimub juba enne udara märgatavat suurenemist (tiinuse teisel poolel).

Õhval on udar anatoomiliselt välja kujunenud juba umbes seitsmendal tiinuskuul ning siis algab rakkudes sekreedi moodustumine.

Udara arengut soodustab looma rikkalik söötmine tiinuse teisel poolel, eriti koos samaaegselt algava udara mõõduka masseerimisega.

Väga kiiret udara arengut ja kasvu saavutatakse õhvadel östrogeensete preparaatide (stilböstrooli, sünöstrooli) korduvate süstetega või nende preparaatide tablettide implanteerimisega naha alla (joonis 246). Viimast moodust on kasutatud mõnikord mittetiinestuvate noorte loomade puhul, sest udara kiirele kasvule järgneb ka mõnda kuud kestev laktatsioon. Kuid arvestades asjaolu, et hormonaalsel teel esilekutsutud laktatsiooniga kaasnevad mitmed ebasoovitavad kõrvalnähtused (piima vähene hulk, loomade püsiv tiirasus jne.), on sel meetodil vaevalt mingit rakenduslikku tähtsust.

Udara involutsioon. Udarasiseseid ehituslikke muutusi, mille tagajärjel udara suurus ja sekretsioonivõime vähenevad, nimetatakse involutsiooniks ehk taandarenguks.

Involutsioon, mis avaldub näärme-lõpposade vähenemises ja nende osalises kaos, algab igakordse laktatsiooniperioodi lõppedes ja kestab järgneva sünnitamiseni. Selle tagajärjel suureneb uuesti interstitsiaalkoe osatähtsus parenhüümkoe arvel. Involutsioon ei haara mitte kogu udarat korraga, vaid sagarike viisi (joonis 247). Mida suurem arv sagarikke kaotab oma sekretsioonivõime, seda väiksemaks muutub kogu laktatsioonivõime. Udarat, milles kõik sagarikud oleksid täielikult välja kujunenud ja sekretsioonivõimelised, ei esine.



Joonis 247. Lehma udara lakteeriv sagarik (ülal) ja soikuv sagarik (all). Mikrofoto. Suurendus 90 korda. (Orig.)

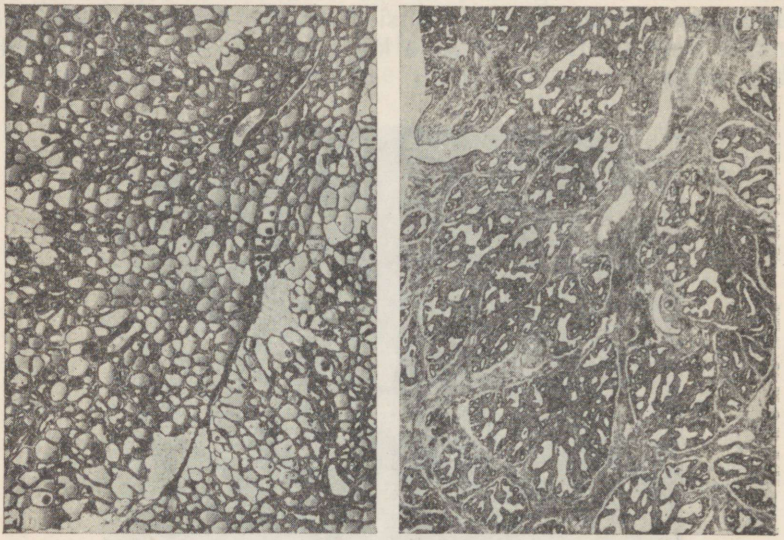
Seega pole sekretsiooni langus põhjustatud mitte kogu udara ühetaolisest talitluse langusest, vaid sellest, et teatavais sagarikes juba varakult sekretsioon lakkab, samal ajal kui teistes sagarikes sekretsioon muutumatult edasi kestab. Soikuvate sagarike arvu suurenedes langeb aegamööda ka piima hulk. Sagarike taandareng toimub osaliselt alveoolide arvu kahanedes, osaliselt nende suuruse vähenemise ja alveoolide kokkulangemise teel. Seejuures esmakordselt lüpsmisperioodi lõpetanud lehmadel läheneb udara pilt noorlooma udara seisundile: mahuliselt domineerib rasvkude, näärme-epiteel muutub kaherealiseks silindriliseks. Teise ja mõnikord ka kolmanda laktatsiooni järel leidub taandarenevas udaras rasvkude vaid saarekestena, kuid vanematel loomadel esinevad parenhüümisaarekesed taandarenenud udaras sidekoelisest interstitsiaalkoest piiratuina (joonis 248).

Hoopis väiksemad on involutsiooniprotsessid sel juhul, kui

loom taastiinestub juba laktatsiooni alguskuudel. Involutsioon asendub siin laktatsiooniperioodi lõpul uue arengulainega.

Üks ja sama sagarik asetseb tavaliselt ühtlaselt ühesuguses arenemisastmes, kuid kahest naabersagarikust võib üks esineda täielikult väljakujunenuna, teine aga täielikult taandarenenuna.

Kirjeldatud udara arengu ja involutsiooni regulatsioonist võtavad närvisüsteemi kõrval osa hüpofüüsi eessagara ja munasarjade või platsenta poolt produtseeritud hormoonid. Seksuaal-



Joonis 248. Lakteeriva (vasakul) ja puhkava (paremal) lehma udara mikropilt. Suurendus 16 korda. (Orig.)

hormoonidest näib östroon ehk folliikulihormoon tingivat eeskätt viimasüsteemi ja progesteroon näärmekoe (lõpposade) moodustumist.

Udara viimasüsteem. Udara viimasüsteem moodustub: 1) sagarikesisestest (lõpposade vahel paiknevatest) viimakäikudest, 2) sagarikevahelistest piimakanalitest, 3) udara pinnal kulgevatest ja tsisterni avanevatest (igas udaraveerandis 9—12) suurtest piimajuhadest, 4) limaskesta ringkurru kaudu näärme- ja nisaosaks jagunenud udaratsisternist ja 5) nisa tipul asetsevast peenest nisakanalist (joonis 243). Udarasisese viimasüsteemi teel asetsevad ampullaarsed laiendid ja ahenenud osad.

Vastavalt udaraparenhüümi lehtjale ehitusele on analoogilise ehitusega ka viimasüsteem. Hargused, mis lühikesest peatüvest (piimajuhast) väljuvad, asetsevad peaaegu kõik ainsal, veidi kummunud tasapinnal. Teise paralleelpinda üle minnes väljuvad väik-

semad harud suuremaist peaaegu täisnurkselt, kulgevad sellises asendis 2—3 mm ulatuses ja pöörduvad siis uuesti täisnurkselt üles, et hargneda uues paralleeltasapinnas. Mõnikord väljuvad ainsast ampullaarsest laiendist 4—5 haru.

Piimajuhad on tühjadena pilujad, kusjuures nende pikitelg on udara ristlõikes paralleelne udara lehekujulise sagara või udara välispinnaga.

Lõpposade üleminekul peenteks viimakäikudeks epiteelirakud madalduvad, kuid karakteerset ehituslikku erinevust lõpposade ja viimakäikude rakkude vahel ei ole, seda enam, et laktatsiooni haripunktil ka viimakäigud võivad osa võtta piima moodustamisest. Viimakäikude suurenedes (piimakanalites) muutub epiteel kõrgeprismaliseks ja lõpuks viimajuhades kui ka tsisternis kahekihiliseks silindriliseks. Väiksemate viimakäikude müoepiteelirakud asenduvad piimakanalites silelihaskiudude tsirkulaarse kihiga, millele hiljem lisandub väljastpoolt veel longitudinaalne lihaskiht. Piimajuhade suudmeid piirab paksenenud tsirkulaarne lihaskiht sfinkteritaoliselt. Lisaks mainitud koelistele elementidele sisaldab tsisterni nisaosa sein ka väikesi piimanäärmeid. Vastavalt viimaste arenemisastmele muutub tsisterni suurus ehk mahutavus: tsistern osutub kõige suuremaks taandarenenud udaras ja kõige väiksemaks laktatsiooni kõrgseisul.

Longitudinaalselt kurrustunud nisakanal (lehmal 0,5—1,5 sm pikk) on kaetud kihistunud, tugevasti arenenud papillaarkihile kinnituva, sarvestunud katet omava lame-epiteeliga.

Nisa sisaldab kiulises sidekoes kolmesuunalisi (piki, viltu ja radiaalselt kulgevaid) lihaskiude. Nisa tipul (nisakanali piirkonnas) moodustub silelihaskiududest tsirkulaarne sfinkter. Sfinkteri poolt suletud nisakanal avaneb lehmal vaid 6—30 mm Hg udarasisese rõhu puhul. Paljukanalilises nisas on igal kanalil iseseisev sfinkter ja peale selle on nisa haaratud veel üldsfinkterist. Suuremad veresooned paiknevad samuti nisa keskkihis.

Lehma ja sea nisad on karvatud ja neis puuduvad nahanäärmed.

Nisad ja udara välispind (nahk) on rikkad sensiiblite närvilõpmete poolest. Rikkaliku aferentse innervatsiooni tõttu on nisad ja udara nahk oluliseks retseptoorseks väljaks. Siit mehaanilise ärrituse (lüpsmise, massaaži, imemise) tagajärjel väljuvad impulsid on olulised udara sekretoorse talitluse säilitamiseks ja piima väljutamiseks udarast. Emisel intensiivistab udara pinna massaaž inna tunnuseid ja noorloomadel suguorganite ning udara arengut. Udara ärritamisel kiireneb ka südame ja hingamisorganite talitlus ning vererõhk tõuseb. Mäletsejalistel põhjustab udara lüpsmisaegne ärritus (5—12 sekundi pärast) sageli mäletsemisrefleksi. Imemisakt ongi kujundanud nahanäärmed udaraks. Lüpsitehnika on söötmis- ja pidamistingimuste kõrval olulisemaid tegureid piimaproduktsiooni tõstmisel.

Udara vere- ja lümfisooned ning närvid. Udara parem ja vasak pool on kumbki iseseisva ja enam-vähem sümmeetrilise soonestiku ja innervatsiooniga. Veri suundub udarasse *välimise häbemearteri* kaudu; udaras kannab viimane *mammaararteri* nimetust. Mammaararter jaguneb kaheks suuremaks haruks — udara eesveerandit varustavaks kraniaalseks ja udara tagaveerandisse kulgevaks kaudaalseks *udaraarteriks*. Kõik arteriaalsed sooned asetsevad sügaval udara koes, mille tõttu nende suurust ja nende kaudu voolava vere hulka on elava looma puhul raske määrata. Paljuimetiline (sea) udar varustub ka roietevaheliste arterite kaudu. Näärme-lõpposi ja viimasüsteemi tihedalt ümbritsevast kapillaaristikust läbikäinud venoosne veri lahkub udarast kahe erineva tee — *välimise häbemeveeni* ja nahaaluse *kõhuveeni* kaudu. Udaraveenidest on üksnes subkutaanne kõhuveen ehk nn. «piimasoon» kõhunaha all kulgevana kergesti kättesaadav ja tema suurus määratav. Rinnakulehe kohal kõhuseina läbides moodustab «piimasoon» väljastpoolt palpeeritava lohu — «piimakaevu». Piimakaevu ja piimasoone suurust on peetud laktatsioonivõime tunnuseks, kuid et venoosne veri udarast välja voolab ka teisi teid kaudu, millede omavaheline suurus pole alati ühtlane, siis ei tarvitse nahaalune udaraveen oma arengus paratamatult sammu pidada looma piimaanniga. Udaraveenid anastomoseeruvad (seostuvad) tihedasti isekeskis, milline asjaolu väldib venoosse vere paisu tekkimist looma lamades või loote rõhudes udara teatavatele veenidele: venoosne veri pääseb sel puhul edasi udara teise, vähem kokkusurutud poole kaudu.

Rikkaliku lümfisoonestiku kaudu udarast väljavoolav lümf filtreerub lehma puhul udaraülistes ehk *supramammaarlümfisõlmedes* ja teistkordselt süvades *kubeme-lümfisõlmedes*. Supramammaar-lümfisõlmede kaudu tõkestatakse või lokaliseeritakse udara nakkusprotsesse.

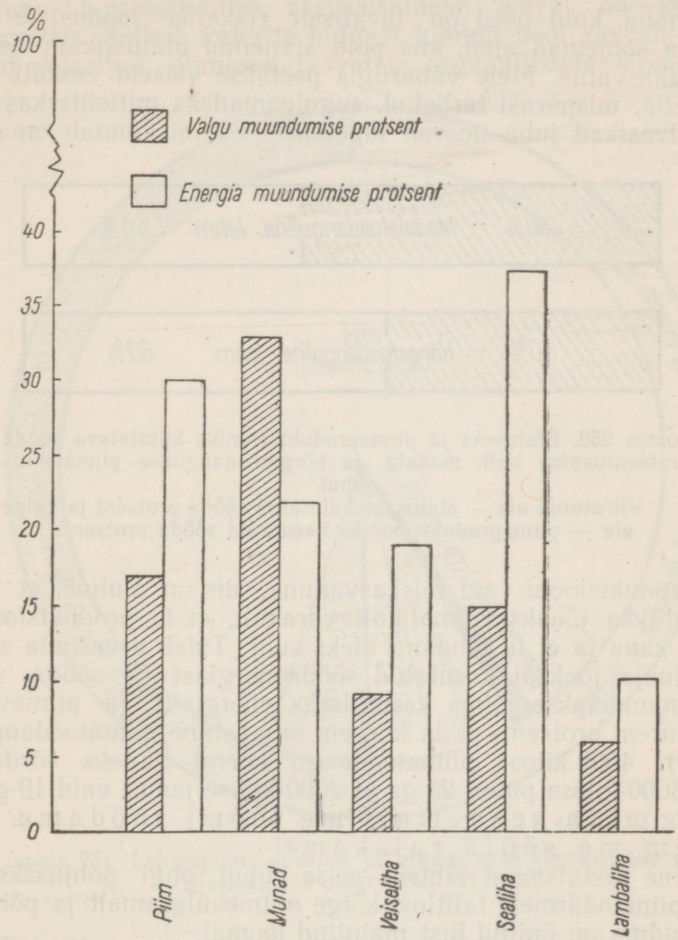
Aferentsed ehk sensiiblid närvikiud suunduvad udarasse ja udarat katvasse nahasse nimme- ja ristluuajust väljuvate närvide (I ja II lumbaalnärvi, ingvinaalnärvi, perineaalnärvi) kaudu. Samade närvide kaudu suunduvad udarasse ka sümpaatilised närvikiud, mis udaras innerveerivad eferentselt veresooni ning piimanäärmeis esinevaid silelihaskoelisi ja müoepiteliaalseid elemente ning oletatavasti ka näärmerakke. Nagu naha päsmasnäärmeis, nii pole ka piimanäärmeis leitud parasümpaatilisi närvikiude.

Eriti rikas on sensiiblite lõpmete poolest nisa nahk.

UDARA TALITLUS

Udar on imiku toiteorgan. Siit on mõistetav, et ta hakkab talitlema vaid koos sünnitusega ja et ajal, mil noor loom üle läheb täiskasvanule omase toidu tarvitamisele, udara talitlus uuesti vaibub. Nii on lugu ka enamiku põllumajandusloomadega. Üksnes

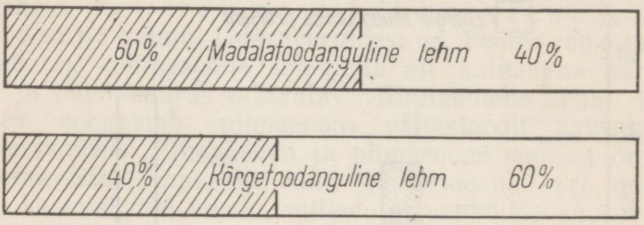
lehmaga on teisiti, sest udara laktatsioonivõime on siin arenenud märgatavalt suuremaks, kui seda järglane suudab ära kasutada, ja laktatsioon kestab edasi ka siis, kui vasikas on noorloomana juba piimatoidust loobunud. See on veise kodustamise ja pikaajalise aretamise tulemus, sest piim inimese väärtusliku toitevahendina on



Joonis 249. Sööda valgu ja energia muundumine loomsete produktide valguks ja energiaks (kaloriteks).

veise puhul peamiseks produktsioonivormiks. Vastab ju 1 liiter lehmapiima oma valgusisalduselt umbes 5 suurele kanamunale ja energiasisalduselt 8 kanamunale või 300 grammile loomalihale, rahuldades samas inimese päevast tarvet valgu osas keskmiselt 50-protsendiliselt ja energia osas 20-protsendiliselt. Aga piima kasutame lehma puhul peamise produktsioonivormina veel selle

tõttu, et piima näol lehm söödas leiduvat (orgaaniliste ainete) energiat paremini ära kasutab kui lihaproduktide näol (joonis 249). Sööda valgust muudab veis lihavalguks vaid 7—9%, piimavalguks aga keskmiselt 17%, ja kui veis toiduenergiast muudab liha keemiliseks energiaks 15—19%, siis piimas võrdub vastav protsent umbes 30-ga. On tõsi, et veist on teatavates paikades aretatud ka lihaloomana, kuid need on tavaliselt rikkalike looduslike karjamaadega soojemad alad, kus pole arenenud ulatuslikum tera- ja juurviljakasvatus. Meie vabariigis peetakse veiseid eeskätt piimaloomadena, mispärast tarbetud, suguloomadeks mitteüleskasvatatavad pullvasikad juba noorelt tapetakse. Et veis annab oma oluli-



Joonis 250. Elatuseks ja piimaproduktsiooniks kulutatava sööda protsentuaalne hulk madala- ja kõrgetoodangulise piimalehma puhul.
Viirutatud ala — elatuseks kulutatud sööda protsent ja valge ala — piimaproduktsiooniks kasutatud sööda protsent.

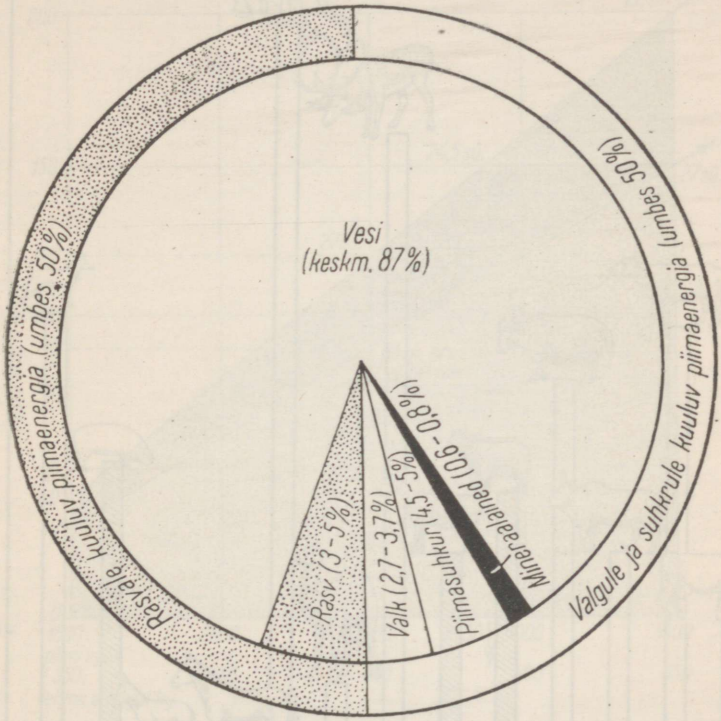
sema produktsiooni vaid täiskasvanuna, siis on oluline, et ta laktatsiooni-ikka jõuaks võimalikult varakult, et ta produktsiooni-iga kestaks kaua ja et ta toodang oleks suur. Tuleb arvestada seda, et kogu eluaja jooksul kasutatud söödaenergiast ja sööda valgust ümber muudetakse piima keemiliseks energiaks ja piimavalguks seda suurem protsent, mida kõrgem on aastane piimatoodang (joonis 250). 4000-kilose piimatoodangu korral näiteks võrdub see 30-ga, 3000-kilose puhul 25-ga ja 2000-kilose puhul vaid 19-ga. Siit järeldub: m i d a k e h v e m a l t m e l o o m i s ö ö d a m e, s e d a r o h k e m m e s ö ö t a r a i s k a m e!

Selline laktatsiooni tähtsus veise puhul ongi põhjuseks, mispärast piimanäärmete talitlust kõige mitmekülgsemalt ja põhjalikumalt tundma on õpitud just mainitud loomal.

Udara talitlus seisab piima moodustamise kõrval selle mahutamises lüpsivaheaegadel ja piima väljutamises imemise või lüpsmise ajal. Lehma puhul on nendest protsessidest kõige paremini tundma õpitud viimast.

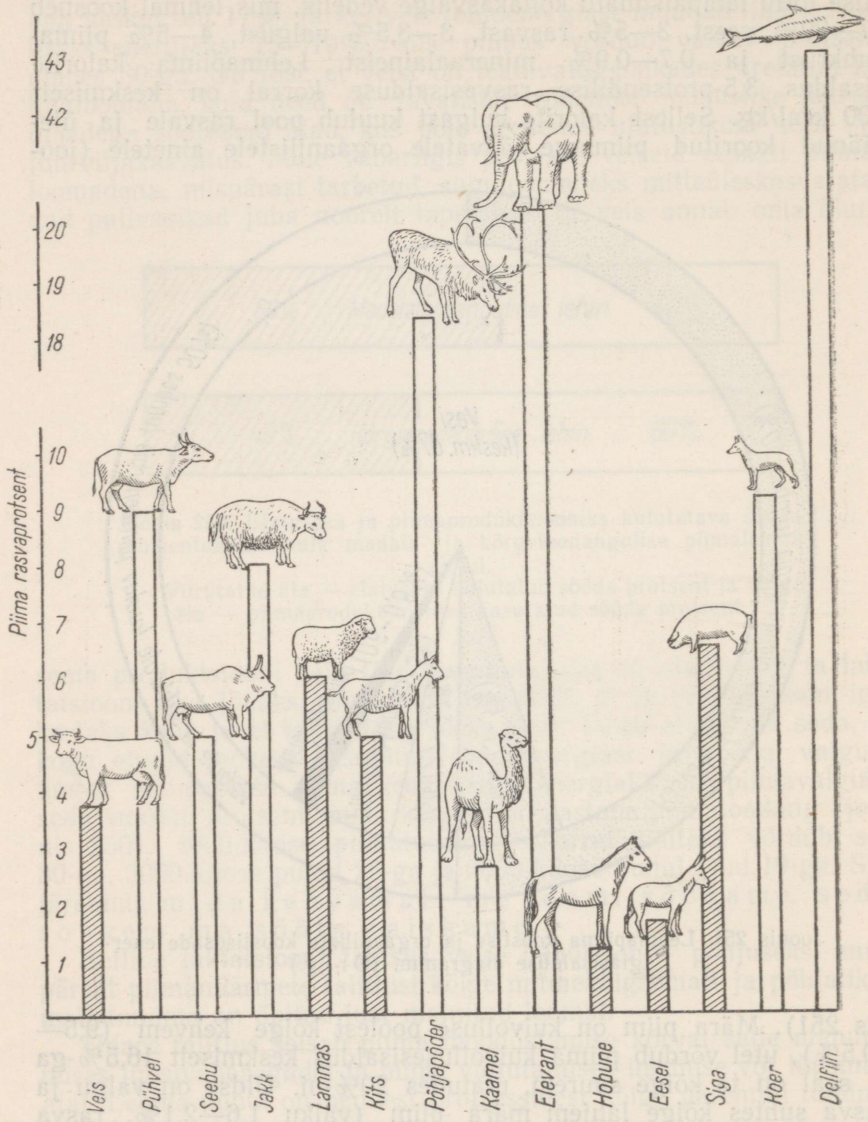
Udara sekreet kannab p i i m a nimetust. Sünnituse järel eritatav piim on tuntud t e r n e s p i i m a n a ehk k o l o s t r u m i n a. Piima moodustumist udaras ja tema eritumist nimetatakse l a k t a t s i o o n i k s. Udara talitluse pidev kestus moodustab l a k t a t s i o o n i p e r i o o d i.

Piim on emulgeerunud rasvakerakeste ja valkainete sisalduse tõttu läbipaistmatu kollakasvalge vedelik, mis lehmal koosneb 87—89% veest, 3—5% rasvast, 3—3,5% valgust, 4—5% piimasuhkrust ja 0,7—0,9% mineraalaineist. Lehmapiima kalorite sisaldus 3,5-protsendilise rasvasisalduse korral on keskmiselt 700 kcal/kg. Sellest kalorite hulgast kuulub pool rasvale ja ülejäänud kooritud piimasse jäävatele orgaanilistele ainetele (joo-



Joonis 251. Lehmapiima koostise ja orgaaniliste koostisosade energiasisalduse diagramm. (O r i g.)

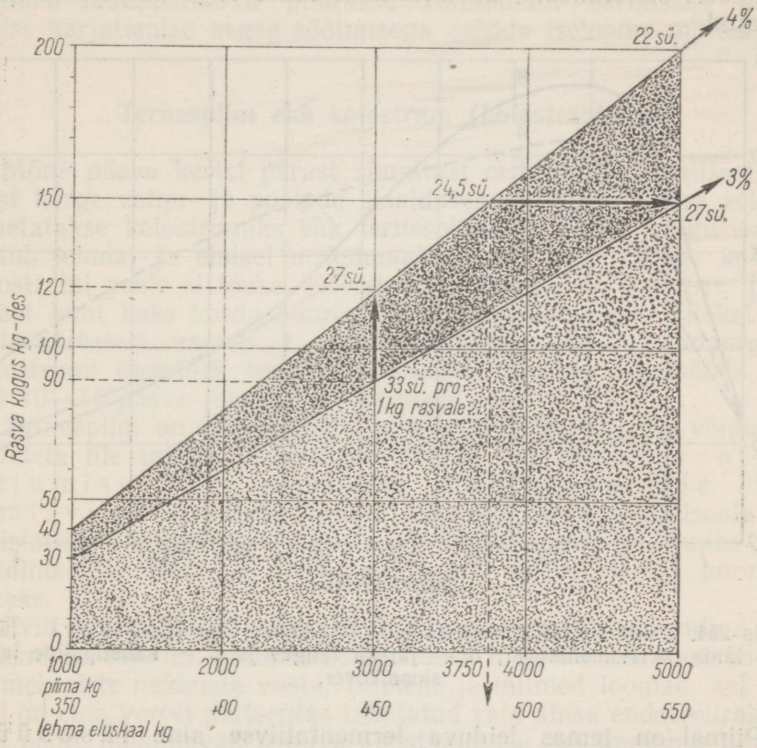
nis 251). Mära piim on kuivolluse poolest kõige kehvem (9,5—10,5%), utel võrdub piima kuivollusesisaldus keskmiselt 16,5%-ga ja seal on ta kõige suurem, ulatudes 20%-ni. Üldse on valgu ja rasva suhtes kõige lahjem mära piim (valku 1,6—2,1%, rasva 0,4—1,1%) ja kõige kontsentreeritum emise piim (valku 6—7% ja rasva 7—8%). Sellist koostise erinevust peab arvestama noorte loomade toitmisel lehmapiimaga; varsale andmisel tuleb teda veega lahjendada ja samal ajal suhkruga rikastada. Rasvasisaldust erinevate loomade piimas näitab joonis 252 ja kõrge rasvasisalduse



Joonis 252. Piima rasvasisaldus imetajate klassi erinevatel esindajatel. (N. Raudsepa poolt koostatud diagramm.)

olulisust toidu ratsionaalsema ärakasutamise seisukohalt joonis 253. Lisaks nimetatud ainetele leidub lehmapiimas veel hulgaliselt vitamiine (B_1, B_2, PP, C, A, D, E jt.). Piima selline koostis ja tema hõlpus seeditavus teevad piima ja ta mitmekesised produktid kõrgeväärtuslikeks ja vältimatuiks toiduaineteks.

Piima koostis muutub teataval määral vastavalt tõule, indiviidile, laktatsiooniperioodi faasidele, sööda iseloomule, lüpsitehnikale jne. Seejuures on piima kontsentratsiooni tõstmine palju raskepära-

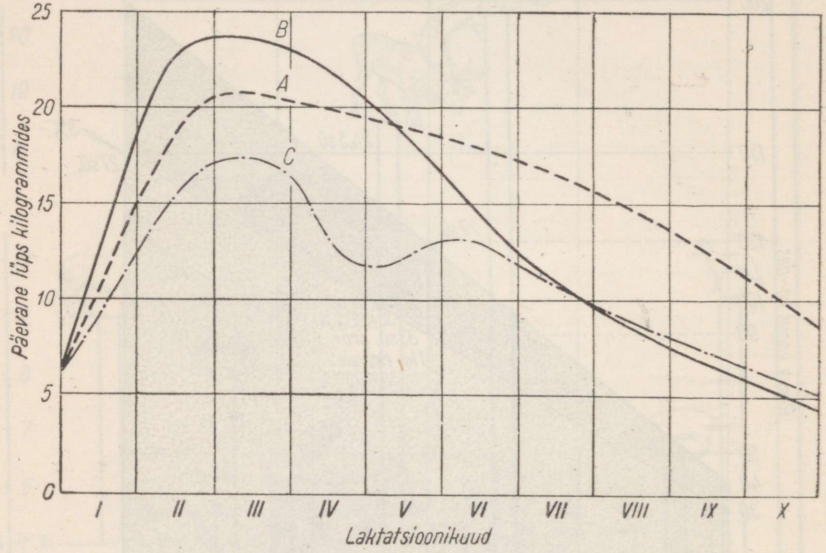


Joonis 253. Rasva koguse ja rasva 1 kg moodustamiseks vajalikkude söötühikute hulga sõltuvus piima rasvaprotsendist, piimahulgast ja looma eluskaalust. (G a r k a v i järgi.)

Kolmeprotsendilise rasvasisalduse korral on 3000 kilogrammis piimas 90 kg rasva, neljaprotsendilise rasvasisalduse korral aga 120 kg rasva. Sama piimahulga korral vajab 450-kilone loom 1 kg rasva moodustamiseks 3%-lise rasvasisalduse korral 33 söötühikut, 4%-lise rasvasisalduse korral aga ainult 27 söötühikut. Võrdse rasvahulga moodustamise korral vajab lahjema piimaga loom jällegi suuremat söötühikute hulka.

sem ja aeganõudvam kui piimakoguse suurendamine. Enamik meie lehmadest võib söödabaasi piisavuse ja mitmekesisuse korral ühe laktatsiooniperioodi kestel hõlpsasti 4000—5000 kg piima anda, kuid rasvaprotsendi tõstmine mõne kümnendiku protsendi võrra

nõuab tavaliselt pikemaajalist sihikindlat aretustööd. Rasvaprotsendi tõstmist lehmapiimas söötmise teel raskendab tänini asjaolu, et üksikasjaliselt pole teada rasva moodustumise protsess ja need lähteained, millest piimarasv moodustub. Senised kogemused näitavad, et sööda ühekülgsuse (eriti valgu vähesuse) korral piima rasvasisaldus hõlpsasti langeb, kuid olles piisava ja otstarbeka söötmise puhul tõusnud optimaalsele (keskmisele) tasemele, on teda raske veel kõrgemale tõsta. Rasvasisalduse tõstmise võimaluste uurimisele on viimastel aastatel meie maal väga suurt tähelepanu osutatud.



Joonis 254. Laktatsioonikõverate tüübid. (Tomme ja Novikovi järgi.) *A* — lame laktatsioonikõver, *B* — järsku langev ja *C* — kahetipuline laktatsioonikõver.

Piimal on temas leiduva fermentatiivse aine lüsosüümi tõttu bakteritsiidne (baktereid surmav) toime. Selle omaduse kestus sõltub piima säilitamise temperatuurist. Nii säilib piima bakteritsiidsus 10-kraadise temperatuuri korral üle ööpäeva, 30-kraadises temperatuuris aga ainult 3 tundi. Siit on mõistetav piima kiire jahutamise nõue, seda enam, et madalas temperatuuris säilitatud piimast saadakse ka paremaid (maitsvamaid ja kauem säilivaid) produkte.

Päevane piimakogus muutub laktatsiooniperioodi kestel, tõustes algul ja langedes hiljem uuesti. Graafiliselt kujutab sellist muutust laktatsioonikõver (joonis 254). Hinnatav on nn. lame kõver, milles puudub järsk langus. Päevase piimatoodangu langust maksimumi möödumisel peetakse normaalseks siis, kui see ei ületa kuu jooksul 5—6 protsenti.

Ühepäevane piimakogus võib lehmal laktatsiooni haripunktil ulatuda kaugelt üle 30 kg; märal kõigub piima päevane hulk 10—20, emisel 3—10 ja utel 1—3 kg piirides. Laktatsiooniperioodi rekordistiks on «Karavajevo» lehm Groza, kes 1951. a. lüpsis 300 päeva jooksul 14 203 kg 3,7%-lise rasvasisaldusega piima ja kogu 372 päeva kestnud laktatsiooniperioodi kestel 16 502 kg. Eriti märgatavat piimaproduktsiooni tõusu saavutatakse lehmadel rikkaliku juurvilja ja silosööda tarvitamise puhul ja sel teel, et loomade söötmist laudaperioodil püütakse võimalikult sarnaseks muuta suvise karjatamise aegse söötmisega (sööda iseloomu mõttes).

Ternespiim ehk kolostrum (kolostraalpiim)

Mõne päeva kestel pärast sünnitust eritatavat, tavalisest piimast kõrge valgu- ja soolade sisaldusega erinevat udara sekreeti nimetatakse kolostrumiks ehk ternespiimaks. Tema valgusisaldus ulatub lehmal ja emisel maksimaalselt üle 15%. Rasv koorena kolostrumi peale ei tõuse. Kolostrumi kalorsus on tavalise piima omast kuni kaks korda suurem (1 liiter umbes 1500 kilokalorit). Toiteväärtuselt vastab 1 kg ternespiima 15—20 kanamunale. Kolostrumi üleminek tavaliseks piimaks toimub aegamööda, lehmal 10—11 päeva jooksul pärast poegimist.

Ternespiim on noorloomale vajalik toitevahend, mis võimaldab häireteta üle minna platsentaarselt ehk nn. hemotroofselt toitumisviisilt piimtoidule (laktotroofsele toitumisviisile). Ternespiimas esinevad magneesiumisoolad on peristaltikat kiirendava (lahtistava) toimega, mis on oluline vastsündinu sitke rooja — mekooniumi ehk soolepigi kõrvaldamiseks.

Eriti suur tähtsus on kolostrumil immuniseeriva vahendina, s. o. vahendina, mis nn. antikehade sisalduse tõttu kaitseb vastsündinut mitmekesiste nakkuste vastu. Inimene ja mitmed loomad, kel loote veri on ema verest platsentas lahutatud vaid ainsa endoteelirakkude kihi poolt, omandavad teatava ohustumatuse ehk immuunsuse juba looteeas, kuid põllumajandusloomadega on lugu teisiti: nendel on loote ja ema vere vahel platsentas mitmekordne koeline vahesein, mis tõkestab valgulise iseloomuga immuun- ehk antikehade üleminekut ema verest loote verre; selline üleminek toimub siin vaid kolostrumist läbi soole epiteeli, mis on mainitud loomadel esimestel sünnitusjärgsetel päevadel valgu suhtes läbilaskev. Selle asjaoluga seletub, miks noorloomi, eriti põrsaid, on peaaegu võimatu üles kasvatada ilma kolostrumita. Oluliseks dieetiliseks vahendiks on ternespiima kõrval ka lehma kolostrumist valmistatud «pasta».

Piima moodustumine

Piima moodustavad udara näärmerakud nendele verega juurdekantud lähteainetest. Iga liitri piima moodustumise kestel voolab udarast läbi keskmiselt 400—500 liitrit verd, jättes endast udarasse umbes 145 g orgaanilist ainet. Viimasest kasutab udar osa oma ainevahetuse katteks, ülejäänust aga moodustab ta 120 g piima orgaanilisi aineid (valku, rasva, piimasuhkrut). Lehma 20-liitrise päevase piimatoodangu puhul voolab udarast ööpäeva jooksul läbi umbes 10 tonni verd.

Udara iga näärmerakk on suuteline valmistama kõiki piima koostisosi. Seejuures on näärmeraku sünteesivõime erakordselt suur. Üks kilogramm udarakoest eritab iga 3 tunni jooksul keskmiselt liitri piima. Arvestades lehmapiima keskmist keemilist koostist, selgub, et 1 kg udarakoest produtseerib tunnis 15 g rasva, 15 g piimasuhkrut ja 10 g valke, mis moodustavad 4% arvestatava näärmekoe kaalust. Ööpäeva jooksul aga moodustab udara näärmekude tahkeid orgaanilisi aineid oma kaaluga võrdses koguses. On mõistetav, et esitatud arvud on vaid ligikaudsed ja et üksikasjus udara näärmerakkude sünteesivõime individiiditi erineb. Sellele osutab muuhulgas liitri piima moodustumiseks vajalik hapniku kogus, mis individiiditi kõigub 115 ja 185 liitri piirides.

Kaseiini ja albumiini lähteaineteks on veres leiduvad amiinhapped (trüptofaan, histidiin, lüsiin jt.), aga ka polüpeptiidid ja verevalgud. Lehmapiimas vähesel määral esinevad globuliinid satuvad verest siia (eriti kolostrumis) difusiooni teel.

Piimarasva peamisteks lähteaineteks on vereplasma neutraalrasvad ja rasvhapped. Lisaks sellele aga moodustub taimtoidulistel piimarasv olulisel määral ka süsivesikutest ja osaliselt ka söödavalkudest. Nagu vastavad katsed näitavad, võib piimalehm normaalse rasvasisaldusega piima valmistada ka sellisest söödast, millest rasv on varem hoopis kõrvaldatud. Ometi ei näi selline võimalus kehtivat kõikide lehmade ja eriti nende kohta, kelle toodang on väga kõrge. Viimaste puhul soodustab sööda rasvasisaldus niihästi piima rasvasisalduse kui ka piima hulga tõusu.

Piimasuhkru ehk laktoosi lähteaineks on veresuhkur.

Piima moodustumine udaras toimub enam-vähem ühesuguse intensiivsusega niihästi lüpsivaheaegade kui ka ööpäeva jooksul. Üksnes väga pikkade lüpsivaheaegade puhul, kui piimaga liigselt täitunud udar juba hakkab tõkestama vere vaba läbivoolu näärmelõpposi ümbritsevates kapillaarides, langeb piima moodustumise intensiivsus. Seepärast tuleb päevane lüpsisagedus kohandada looma piimatoodanguga ja udara mahutavusega; viimast määratakse piima hulga kaudu, mida saadakse loomalt siis, kui tema lüpsiaeg on mõne tunni võrra tavalisest hiljemaks jäetud, või sel juhul, kui üks lüpsikord hoopis vahele jäetakse. Oletatakse, et piim tekib vabalt senikaua, kuni umbes 80% udara maksimaalsest mahutavusest on täidetud.

Teiselt poolt aga väidetakse, et isegi ühe lüpsikorra vahelejätmisel ei tõuse udarasisene rõhk sellisele kõrgusele, mis piimasekretsiooni takistaks, ja et piima hulga kasv sagedama lüpsi puhul teostub vaid neurotroofilisel teel — lüpsiaegse ärrituse kasvu tagajärjel.

Udara näärmekude vajab oma tööks mitte üksnes küllaldaselt toitaineid, vaid selle kõrval ka süstemaatilist udara ärritust kas imemise või lüpsi näol. Selline ärritus, nagu allpool näeme, on vajalik piima väljutamiseks udarast, kuid samavõrra on see vajalik ka piima moodustumiseks. Kui lüpsmine mõneks ajaks katkestada, lakkab piima moodustumine ja udar taandareneb. Vastupidi, kui süstemaatiliselt masseerida ja lüpsta esmastiinet mullikat, siis hakkab ta lõpuks lakteerima. Udara ärritamine lüpsi kaudu on lehmade intensiivse söötmise kõrval peamisi tegureid, mille toimel on välja arenenud nende mahukas udar ja suur laktatsioonivõime. Seepärast tuleb lüpsitehnikale suurt tähelepanu osutada. Lüpsmisviisist sõltuvad mitte üksnes lüpsmise ajal saadava piima kogus ja rasvasisaldus, vaid ka järgnevatel lüpsidel saadava piima kogus ja koostis. On selgunud, et lehma udara ärrituse (pigistuse) optimaalseks minutisageduseks on 84—132 korda.

Lüpsmisaegne ärritus ei puuduta üksnes udarat, vaid haarab kogu organismi. Lüpsmise ajal suureneb südame kontraktsioonide jõud, hingamine muutub sügavamaks ja ühtlasemaks, vere hapniku kasutamine suureneb, kogu ainevahetuse tase tõuseb ja loom hakkab mäletsema.

Koos mainitud tingimustega on normaalseks laktatsiooniks vajalik udara talitluse reguleerimine närvisüsteemi ja endokriinorganite poolt. Viimastest on udara talitluse suhtes kõige suurem tähtsus hüpofüüsil. Selle kõrvaldamise korral lakkab laktatsioon. Udara talitlust võimaldavaks ja stimuleerivaks hüpofüüsi hormooniks on p r o l a k t i i n ehk l a k t o g e e n n e h o r m o o n. Oluline tähtsus piima moodustumise seisukohalt on ka kilpnäärmel ja neerupealistel. Närvisüsteemi osatähtsus on põhjalikult uuritud piima väljutamise seisukohalt, kuid närvisüsteemi poolt udara sekretoorsele talitlusele avaldatava toime moodus on veel lõplikult selgitamata.

Piima varumine udaras

Et piim väljub vaid imemise või lüpsmise ajal ja et teiselt poolt ta tekib enam-vähem ühtlase intensiivsusega kogu lüpsivaheaja kestel, siis on mõistetav, et udar peab suutma endas mahutada kogu lüpsi ajal eritatava piimakoguse. Sellise varupaigana toimib udar tervikuna, niihästi tema viimasüsteem koos tsisterniga kui ka näärme alveolaarsed lõpposad. Udara mahutavus suureneb koos lüpsilehma eaga. Laktatsiooni esimesel poolel püsib ta enam-vähem ühtlasel kõrgusel, kuid väheneb laktatsiooni teisel poolel, eriti ahtrate loomade puhul. Eristatakse udara a n a t o o m i l i s t m a h u-

tavust, mis on mõõdetav tapetud loomal, ja elaval loomal mõõdetavat füsioloogilist mahutavust. Viimane sõltub udara kontraktiilsete elementide (müoepiteeli ehk korvrakkude ja silelihaskiudude) toonilise kontraktsiooni ehk pinge seisundist. Tema määramise viisist oleme kõnelnud eespool.

Piima tekkides udaras täitub algul alveolaarne süsteem, seejärel valgub piim juhadesse ja alles siit ka aegamööda tsisterni. Udara täitumisel toimub udarasisese rõhu tõus algul väga aegamööda, sest rööbiti udara täitumisega langeb kontraktiilsete elementide toonus. Sel teel välditakse siserõhu kiire tõus, mis takistaks piima moodustumist. Alles udara tugeva täitumise korral lõpeb toonuse edasine langus ja algab udarakoe füüsikaline väljavenitamine; sellega kaasnevad udarasisese rõhu kiire tõus ja verening lümfikapillaaride osaline sulgumine, millele järgneb piimaproduktsiooni järkjärguline langus. Selline udara ületäitumise aeg saabub eri loomadel erinevatel aegadel ja seda välditakse tavaliselt varajasema lüpsiajaga.

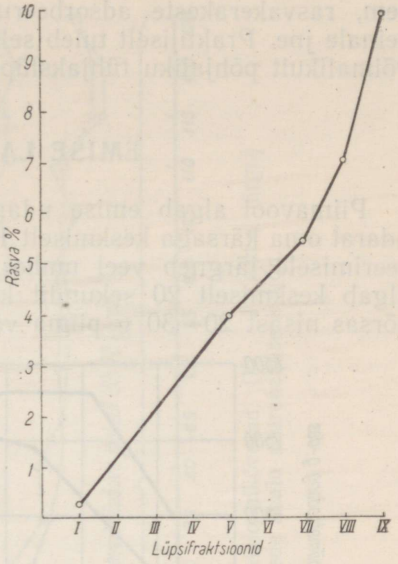
Piima väljutamine udarast

Loom ei suuda piima udarast väljutada iseseisvalt nisakanali pideva sulgemise tõttu sfinkterlihase poolt. Viimane avaneb vaid 6—30 mm Hg rõhu korral, milleni udarasisene rõhk tavaliselt ise ei küüni. Üksnes vähestel lehmadel, kel mainitud sulgur on nõrk, võib piim osaliselt udarast välja voolata ka otseselt udara liigse täitumise korral. Sulguri avab vasikas või lüpsimasin negatiivse (imeva) rõhu varal, lüpsja aga tsisternis asetsevale piimale avaldatava surve kaudu.

Udaras varutud piima asukoha ja väljumise mooduse alusel eristatakse piima tsisternaalset ehk mehaaniliselt erituvat osa ja alveolaarset osa. Tsisternaalne piim täidab udaraastikut ja suuremaid juhasid alles 5. või 6. lüpsijärgsest tunnist alates ja voolab udarast nisasulgurite avatuse korral (läbi kateetrite) välja ilma udara kaasabita. Sel viisil udarast eralduv piim moodustab kogu piimast $^1/_5$ kuni $^1/_2$.

Alveolaarne piim seevastu udarast ise välja ei voola, vaid selleks on vaja udara aktiivset kaasabi tema siserõhu märgatava tõusu näol, mis tekib eeskätt alveoole ümbritsevate müoepiteelirakkude kontraktsiooni tagajärjel. See protsess (piima ejektsioon) on reflektoorne ja järgneb üksnes udara lüpsmiseelsele ärritusele (sõõrutamisele). Piima ejektsiooni refleks on neurohormonaalne: udara ärritamisest tekkinud erutus kandub aferentsete närvide kaudu läbi seljaaju peaaju vastavatesse närvikeskustesse ja siit hüpofüüsi tagasagarasse, kust sel puhul verre suunatakse oksütotsiiniks nimetatav hormoon. Udarasse jõudes tingibki viimane siin kontraktiilsete elementide toonuse järsu tõusu nii lehmadel kui ka teistel loomadel. Põhjalikumalgi lüpsmisel jääb ikka teatav kogus piima nn. jääkpiimana udarasse. Sellest on

võimalik suurt osa (kuni mitusada milliliitrit) oksütotsiini süstimise varal veel udarast eemaldada. Tavalise lüpsi korral avaldub oksütotsiini toime udarasse vaid lühemat aega; umbes 3—4 minuti pärast hakkab tema toime uuesti vaibuma. Siit järeldub kiire lüpsi vajadus. Väga aeglase, üle veerand tunni kestva lüpsi korral väheneb niihästi piima hulk kui ka rasvasisaldus. Udarasisese rõhu kiiret mööduvust tõestab ka see, et udaraveerandeid üksteise järel tühjaks lüpstes saadakse esimesest suhteliselt rohkem piima kui sellest, mille lüpsmisele asutakse viimasena. Selles mõttes on masinalüpsil käsitsilüpsi kõrval olulisi eeliseid, sest siin kasutatakse udara pundumist üheaegselt kõiki nisasid lüpstes.



Joonis 255. Rasvaprotsendi erinevus ühekordselt lüpstava piima eri fraktsioonides.

Looma erutusseisundi puhul, mil veres tõuseb adrenaliini kontsentratsioon, udarasisene rõhk lüpsmise ajal ei tõuse; sel puhul saadakse udarast kätte peamiselt vaid tsisternaalne piim, mispärast kõneldakse, et lehm ei andvat piima kätte. Tõeliselt aga ei pidurda loom sel puhul piima väljavoolu, vaid ta üksnes ei suuda siis kaasa aidata piima väljapressimisele alveoolidest.

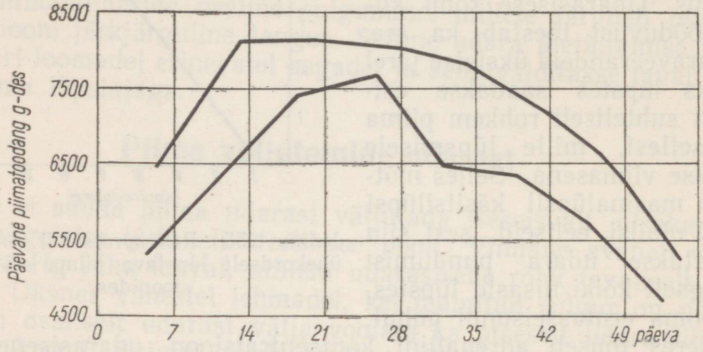
Piima väljutamise ehk ejektsiooni refleks on difuusne, s. t. alveolaarse piima väljutamine algab üheaegselt kõikides udaraveerandites, vaatamata sellele, mitut või milliseid nisasid ärritatakse. Refleks avaldub isegi selles veerandis, millesse kulgevad närvid on läbi lõigatud, sest refleksi lõpplüli on hormonaalne, vere kaudu edasiantav. Muidugi ei saa aga denerveeritud veerandi ärritamisega välja kutsuda ejektsioonirefleksi. Ejektsioonirefleksi peiteaeg kestab 8 sekundist kuni mitmekümne sekundini.

On märkimisväärne, et piima koostis muutub lüpsmisaegse erutumise kestel, eriti rasvasisalduse osas. Kõige ilmekamalt esineb see kõrgetoodangulistel loomadel ja siis, kui lüpsikordadel on väga pikk vaheaeg. Samal ajal kui tsisternaalse piima rasvaprotsent ei küüni 2-ni, võib see lüpsi lõpetamisel erituvas piimas ulatuda ligi 10-ni (joonis 255). Selle nähtuse põhjustena on oletatud rasvakerakeste omavahelist kleepumist lehmapiimas esinevate aglutineerivate ainete toimel, mistõttu nende väljapääs muutub raskeks, rasvakerakeste üleskerkimist udara kõrgematesse osadesse (alveolaarkoesse) selle tõttu, et nende erikaal on vee omast väik-

sem, rasvakerakeste adsorbeerumist alveoolide ja viimasüsteemi seinale jne. Praktiliselt tuleb sellist nähtust arvestada lehma udara võimalikult põhjaliku tühjakslüpsmise näol.

EMISE LAKTATSIOON

Piimavool algab emise udarast alles pärast seda, kui põrsad udarat oma kärsaga keskmiselt 1,5 minutit on «masseerinud»; masseerimisele järgneb veel umbes 20-sekundiline paus ja alles siis algab keskmiselt 20 sekundit kestev piimavool, mille jooksul iga põrsas nisast 20—30 g piima välja imeb. Et põrsad tavaliselt iga

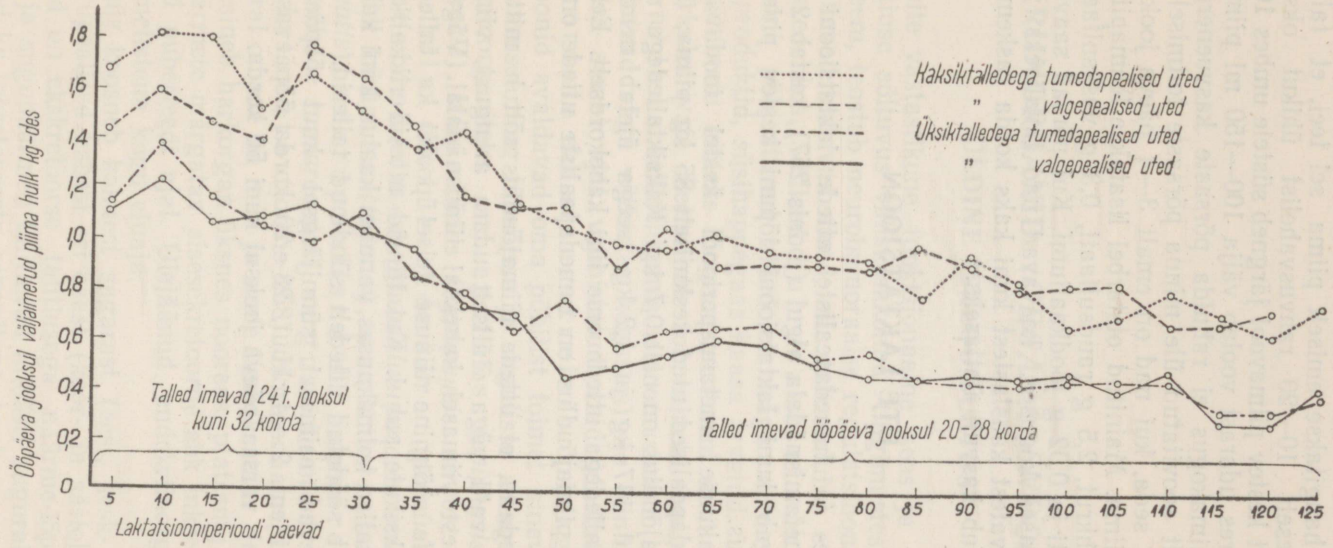


Joonis 256. Emise laktatsioonikõverad kahelt laktatsiooniperioodilt.

tunni tagant imevad (nii päeval kui ka öösel), siis saab iga põrsas emalt päeva kohta laktatsiooni kõrgseisu ajal (imetamise 2.—4. nädalal) 500—700 g piima; emise päevane piimatoodang võrdub 10-põrsalise pesakonna puhul 6—8 liitriga (joonis 256). Kogu laktatsiooni kestel valmistab emis piima 300—400 kg, millest iga põrsas saab 30—40 kg. Põrsa iga kilogrammi eluskaalu juurdekasvuks kulub keskmiselt 4 kg piima.

Udara parem ja vasak pool on piimaanni suhtes võrdsed, kuid eesmised nisad on tagumistest piimarikkamad. Neid kasutavad tavaliselt tugevamad (sündimisel suuremad) põrsad. Osalt sellest sõltuvalt on suurema sünnikaaluga põrsad ka võõrutamise ajal teistest raskemad. Alates kolmandast või neljandast sünnijärgsest päevast harjuvad põrsad kasutama enam-vähem ühte ja sama emanisa.

Nõrgemate põrsaste säilitamiseks ja pesakonna ühtluse saavutamiseks harjutatakse kohe sünnijärgselt nõrgemaid põrsaid arenenumate nisadega. Juhul kui emis imetab põrsaid alati ühel küljel lamades, jäävad nõrgemaks need põrsad, kes imevad alumisi, põranda vastas asetsevaid nisasid; selle vältimiseks tuleb emist sundida aeg-ajalt oma lamamiskülge muutma.



Joonis 257. Eesti tumeda- ja valgepealiste lammaste laktatsioonikõverad. (K. Jaama järgi.) Piima hulk on määratud imemisaegse tallede kaalu suurenemise kaudu.

Kunstlikult hangitakse emiselt piima sel teel, et talle süstitakse veenisiseselt 10—20 rahvusvahelist ühikut oksütotsiini. 4 kuni 5 minutit kestev piimavool järgneb süstele umbes 10 sekundi jooksul, kusjuures udarast voolab välja 100—150 ml piima.

Et emise piimakogus ei rahulda põrsaste kasvuenergiat, siis on mõnelt poolt soovitatud üle minna põrsaste toitmisele lehmapiimaga pärast seda, kui nad on emalt 3—4 päeva jooksul kätte saanud ternespiima. Mainitud otstarbel lisatakse lehmapiima igale liitrile 60 g suhkrut, 2,5 g raudsulfaati, 0,3 g vasksulfaati, 0,2 g mangaansulfaati ja 0,02 g joodkaaliumi. Kui põrsad saavad sellist piima soovikohases koguses, kasvavad nad tavaliseks võõrutusajaks oma imevatest kaaslastest kuni kaks korda raskemaks ning pesakond muutub kasvult ühtlaseks.

UTE LAKTATSIOON

Eesti valge- ja tumedapealiste uttede laktatsiooni kõrgseis saabub teise imetamisnädala algul (joonis 257), kestab 2—3 nädalat ja siis algab kuni laktatsiooni lõpuni kestev pidev piimatoodangu langus.

Kogu neljakuuse imetamisperioodi kestel toodavad üksiktalledega tumedapealised uted keskmiselt 85 kg piima; ööpäevane keskmine piimajõudlus on neil 0,7 kg. Kaksiktalledega uttedel on vastavad arvud 147 kg ja 1,2 kg; seega ületab nende piimatoodang üksiktalledega uttede oma ligi kahekordselt. Eesti valgepealiste uttede piimajõudlus on tumedapealiste uttede omaga peaaegu võrdne.

Tuleb tähendada, et uttede piimajõudlus sõltub mitte üksnes tallede arvust, vaid väga oluliselt udara arengust, viimane aga uttede söötmisest viimasel kaheksal tiinusnädalal. Väga oluliselt mõjustab uttede söötmine tiinuse teisel poolel ka tallede sünnikaalu, eriti kaksikute puhul. Kui tiineid uttesid rikkalikult sööta, võivad nende talled kolmekuuses vanuses kaalus kuni kahekordselt ületada nõrgalt söödetud uttedelt sündinud tallesid.

Talled imevad esimesel sünnijärgsel kuul ööpäevas kuni 32 korda ja hiljem, 2.—4. kuul, 28—20 korda ööpäevas.

Mära imetab varssa päeva jooksul kuni 50 korda.

ENDOKRIINORGANID (*ORGANA ENDOCRINONTA*)

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

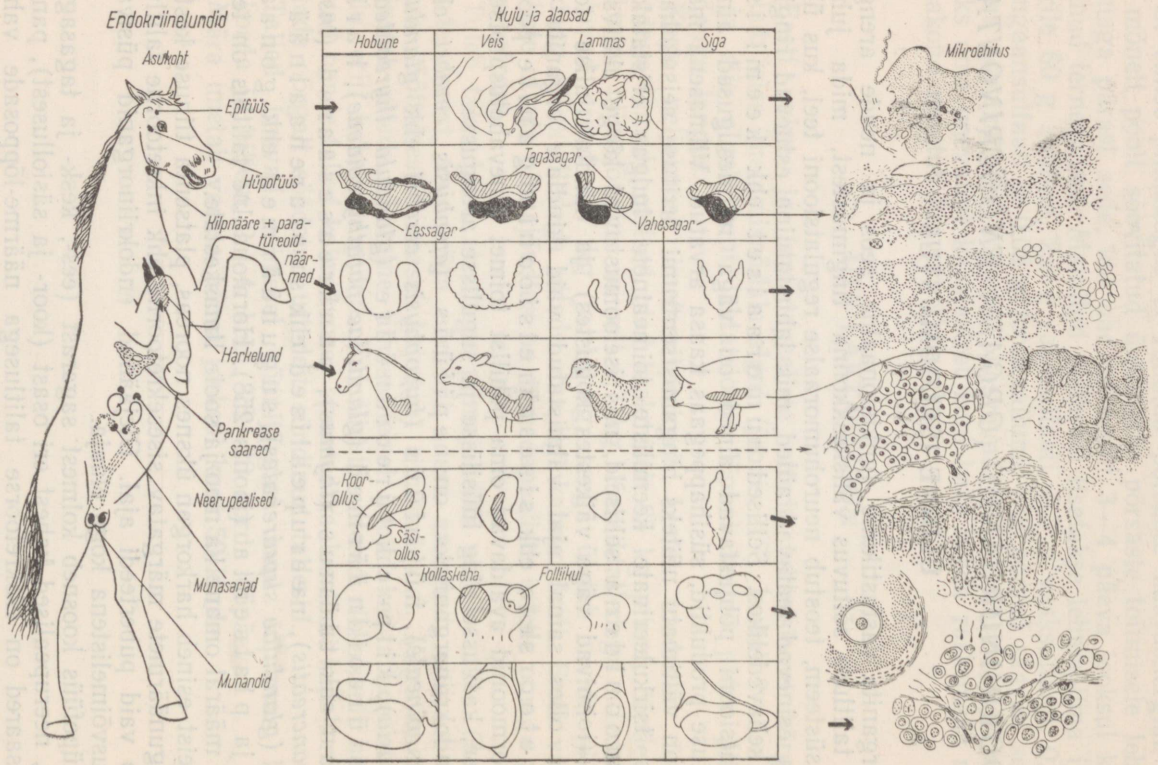
Organite vastastikune funktsionaalne seos ja nende arengu ning talitluse sõltuvus väliskeskkonna tingimustest, mida juhib närvisüsteem, teostub neurohumoraalse regulatsiooni teel, kus ühe lülina esinevad teatavad ained, mis lahustatuina esinevad ringlevais kehavedelikes. Sellised humoraalset ehk keemilist regulatsiooni põhjustavad ained on väga mitmesugused ainevahetuse produktid, süsihappegaas kaasa arvatud. Viimasena mainitu on vältimatu näiteks hingamistsentrumi ärrituse seisukohalt. Veres tsirkuleerivate keemiliste toimeainete hulgas eristatakse hormoonidena selliseid, mis iseloomustuvad kõrge aktiivsusega (toimivad väga väikestes kogustes) ja kindlakujulise toimega, olles samal ajal valmistatud vaid kindlate organite — inkretoorsete ehk sisesekretsiooniorganite poolt.

Hormoonid avaldavad oma põhilist toimet ainevahetusprotsessidesse, kasvusse ning füüsilisse ja sugulisse arengusse.

Endokriinorganiteks on: epifüüs (*epiphysis cerebri* ehk *corpus pineale*), hüpofüüs (*hypophysis cerebri* ehk *glandula pituitaria*), kilp- ehk türeoidnääre (*glandula thyreoidea*), paratüreoidnäärmed (*glandulae parathyreoideae*), harkorgan ehk tüümus (*thymus*), pankreasesaared (*insulae pancreatis*), neerupealised ehk suprarenaalnäärmed (*glandulae suprarenales*), sugunäärmed ehk gonaadid ja platsenta (joonis 258). Hormonaalne talitlus on teataval määral omane ka mao ja soole limaskestale.

Neist esineb harkorgan üksnes nooreas, platsenta tiinuse kestel ja sugunäärmete märgatav sisesekretoorne ehk inkretoorne talitlus algab vaid puberteedi ajal. Ülejäänud endokriinorganid püsivad talitlusvõimelistena kogu eluaja.

Hüpofüüs koosneb kolmest sagarast (ees-, kesk- ja tagasagarast), neerupealised kahest eri osast (koor- ja säsiollusest), pankreasesaared on ekskretoorse talitlusega näärme-lõpposade vahel hajutatud ja sugunäärmed talitlevad niihästi sugurakkude valmistajatena kui ka inkretoorsete organitena, kusjuures sisesekretoorne



Joonis 258. Endokriinorganid, nende asukoht, kuju ja mikroehitus. (Orig.)

talitlus on neile (nagu pankreaselegi) lisandunud fülogeneetilises arengus hiljem.

Morfoloogiliselt on kõikidele endokriinorganitele ühine viimasüsteemi puudumine. Hormoonid väljuvad neist otseselt verre või lümfi ja kanduvad seega kiiresti laiali üle kogu organismi. Tavaliste (eksokriinsete) näärmete sekreet seevastu väljub limaskesta või naha pinnale ja vastavalt sellele avaldab oma toimet üksnes väljumispaiga läheduses (paikselt).

Arengult ehk päritolult on endokriinorganid väga erinevad. Nii on epifüüs ja hüpofüüsi tagasagar arenenud lootelisest peaajust ja hüpofüüsi ees- ning vahesagar suukoopa epiteelist. Kilpnääre, paratüreoidnäärmed ja harkorgan moodustuvad ürgsoole lõpusosast. Pankreasesaared on välja kujunenud pankrease viimasüsteemi epiteelist; neerupealiste koorollus pärineb paiksest mesodermist ja säsiollus sümpaatilise närvisüsteemiga ühisest algmest. Seejuures on nad kõikjal kaotanud seose oma väljakasvukohaga; selline seos säilib aga tavalistel näärmetel viimakäigu (juha) näol.

Ka endokriinorganite ehituses puudub ühtlane printsiip. Enamikus neist asetsevad rakud korrapäratult või väikestesse rühmadesse koondunult (epifüüs, hüpofüüsi eessagar, paratüreoidnäärmed, pankreasesaared, neerupealise säsiollus, kollaskeha), harvemini rakuväätidena (neerupealise koorollus). Kilpnäärmes ja munasarjades, harvemini ka mujal, moodustavad epiteelirakud umbseid põiekesi. Hoopis erilaadne on harkorgani ehitus. Kõikidele endokriinorganitele ühine on vaid nende rakkude tihe seos verekapillaaristikuga.

Näärmete ulatuslik kontaktipind verekapillaaristikuga võimaldab hormoonidele, milledest enamik on kas suure molekulkaaluga (valgulised hormoonid) või steroolide rühma kuuluvatena raskesti lahustuvad, hõlpsamat siirdumist verre.

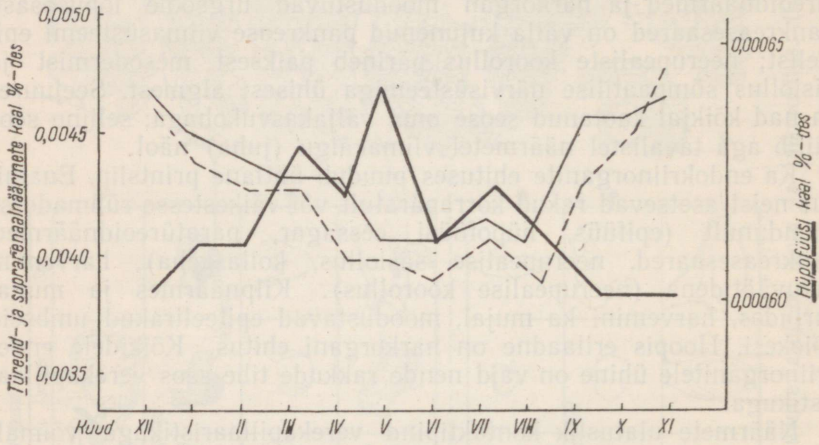
Mitmete endokriinorganite talitlus kulgeb tsükliliselt ja vastavalt sellele muutuvad ka nende ehitus ja suurus (kaal). Ulatuslikumad tsüklid langevad kokku aastaaegadega (*sesoonsed tsüklid*). Nii on kilpnäärmel ja neerupealistel suvel (soojal aastaajal) suhteliselt väiksem kaal kui külmal ajal, kuid vastupidine on lugu pankrease ja hüpofüüsiga (joonis 259). Sesoonsete tsüklite kõrval esinevad ka lühemad tsüklid, mis on kas korrapärase või juhusliku iseloomuga.

Teadust endokriinorganite ehitusest ja eriti nende nõristusproduktide, hormoonide toimest nimetatakse *endokrinoloogiaks*.

Endokriinorganite lähem talitlus seisab hormoonide produtseerimises. Viimaste moodustumine allub kesknärvisüsteemi poolt teostatavale kontrollile ja oma toimet ainevahetusprotsessidesse avaldavad hormoonid samuti koos närvisüsteemiga. Kogu endokriinorganite süsteem talitleb organismis tihedas vastastikuses sõltuvuses närvisüsteemist kui ühtne terviklik regulatsioonisüsteem. Hormoonid avaldavad oma toimet kas otseselt närvikeskustesse või

üksikutes organites asetsevatesse retseptoritesse või motoorsetesse ja sekretoorsetesse närvilõpmetesse.

Hormoonid toimivad ainevahetus- ja kasvuprotsessidesse suunavalt, kuid energeetilist või plastilise materjali tähtsust neil seejuures ei ole. Keemiliselt kuuluvad need hormoonid, mida moodustavad mesodermist arenenud endokriinorganid (sugunäärmete ja neerupealiste koorolluse hormoonid), steroolide hulka (östroon, progesteroon, testosteroon, kortikosteroon) ja nad on keemiliselt koostiselt üksteisega lähedalt sarnased. Ektodermse päritoluga endokriinnäärmed (hüpofüüs, kilpnääre ja pankreasesaared) see-



Joonis 259. Veise endokriinorganite (kilpnäärme, neerupealiste ja hüpofüüsi) suhtelise kaalu (kehakaalust arvestatud kaaluprotsendi) sesoonsed muutused. (Kirsti järgi.)

vastu valmistavad valgulise iseloomuga hormoone või selliseid, mis sisaldavad vähemalt lämmastikku (neerupealiste säsiolluse hormoon adrenaliin). Et valgulised hormoonid suu kaudu manustatuina seedefermentide (proteaaside) poolt lõhustatakse, siis on mõistetav nende kasutamine süstimise teel (naha alla, lihastesse, kõhuõõnde).

Hormoonid on funktsiooni-, mitte aga liigispetsiifilised ained, see tähendab, et erinevate loomade teatava endokriinnäärme hormoon on ühesuguse bioloogilise toimega. Põllumajandusloomadelt pärinevad endokriinorganite ekstraktid või hormoonipreparaadid on seetõttu kasutatavad niihästi teiste loomade kui ka inimese puhul.

Hormoonide toime ilmumise aeg ja kestus on väga erinevad. Kuigi reaktsioon ei toimu siin sellise kiirusega nagu neuraalse ärrituse puhul, avaldub ta sageli (näiteks adrenaliini ja insuliini puhul) siiski juba väheste minutite jooksul. Orgaanilised muutused looma kasvus või teatavate organite arengus ilmuvad pärast pikemat vaheaega. Hormooni kiire hävimise tõttu veres või eritumise

tõttu tuleb tema süsteid efekti saavutamiseks sageli kasutada korduvalt.

Hormoonide hulga määramine toimub enamasti bioloogilisel teel, neist põhjustatud karakteersete, kindla aja kestel ilmuvate reaktsioonide kaudu laboratoorsetel katseloomadel. Seda menetlust nimetatakse hormoonide hulga bioloogiliseks standardiseerimiseks ehk teimimiseks. Karakteerset reaktsiooni põhjustava toimeaine minimaalne hulk moodustab *hormooni* ühe *ühiku*.

Endokriinorganite hormoonide sisaldus ja produktsioon on väga varieeruvad, sõltudes looma east, soost, toitumusest, aastaajast, kliimast jne. Suguhormoonide produktsioon algab puberteedi ajal ja toimub munasarjas tsükliliselt.

Hormoonipreparaate valmistatakse kas endokriinorganitest (*organipreparaadid*) või vedelikest (veri, uriin), milles hormoonid leiduvad suuremas kontsentratsioonis. Üksikuid mittevalgulise iseloomuga hormoone (näiteks neerupealiste säsiolluse hormooni) valmistatakse ka sünteetilisel teel.

Endokriinorganite talitluse uurimiseks kasutatakse: 1) nende patoloogiliste muutustega kaasneva kliinilise pildi uurimist, 2) organi kõrvaldamisele ehk ekstirpatsioonile järgnevate (väljalangemis-) nähtude jälgimist ja 3) endokriinorgani siirdistutamist ehk transplanteerimist (või tema ekstraktide süstimist) kas normaalsetele loomadele või sellistele, kellelt uuritav endokriinorgan on varem kõrvaldatud. Samaks otstarbeks kasutatakse ka kahe erineva looma vahel ristuvat vereringet või kahe looma kunstlikku kokkukasvatamist naha kaudu (*parabioos*).

Endokriinorganite poolt produtseeritavate hormoonide loetelu koos mõningate andmetega nende toime kohta on esitatud tabelis lk. 530 ja 531.

Endokriinorganite verevarustus ja innervatsioon. Endokriinorganid on teistest organitest tugevamini verega varustatud. Neisse suunduvad arterid on märgatavalt avaramad, kui seda võiks oletada vastava näärme suurusest. Rikkalik verevarustus tagab ühest küljest endokriinorgani normaalset metaboolset (ainevahetuslikku) sünteetilist talitlust ja teiselt poolt hõlbustab hormonaalsete produktide kui suuremolekuliliste või raskesti lahustuvate ühendite pääsemist verre.

Endokriinorganid on varustatud vasomotoorsete ja otseselt näärmerakkudesse toimivate eferentsete närvidega, mis kuuluvad vegetatiivsesse süsteemi. Kilpnääret innerveerivad kraniaalsest kaelaganglionist väljuvad sümpaatilised kiud kui ka uitnärvist väljuvad parasümpaatilised kiud; hüpofüüsi tungivad sümpaatilised kiud samuti kraniaalsest kaelaganglionist, kusjuures parasümpaatilised kiud kulgevad siia nägemiskühmualuse piirkonna tuumadest. Neerupealiste säsiollusesse kulgevad sümpaatilised kiud sisuse- ehk splanhnikusnärvis jne. Vegetatiivsete närvide kaudu allub endokriinorganite talitlus kesknärvisüsteemi kontrollile.

Tabelandmeid endokriinorganite poolt produtseeritavate hormoonide kohta

Organi nimetus	Hormoon	Hormooni peamine toime
Hüpofüüsi eessagar	Folliikuli kasvu stimuleeriv hormoon	Tagab ovariaalfolliikulite ja seemnetorukeste arengut
	Luteiniseeriv hormoon	Tingib ovulatsiooni ja kollaskeha arengut; pidurdab östrooni ja testosterooni moodustumist
	Mammotroopne hormoon ehk prolaktiin	Põhjustab piima sekretsiooni varem arenenud udaras
	Türeotroopne hormoon	Tõhustab kilpnäärme hormooni moodustumist
	Kortikotroopne hormoon	Tõhustab neerupealiste koorolluse hormooni moodustumist
	Kasvuhormoon	Kiirendab keha kasvu; suurendab valgu hulka kehas
Hüpofüüsi vahesagar	Intermediin	Hajutab pigmenditerad madalamate selgroogsete naha pigmendirakkudes, muutes selle kaudu naha tumedaks
Hüpofüüsi tagasagar	Antidiureetiline hormoon	Suurendab vee tagasiimendumist kusetorukestes
	Oksütotsiin	Tõhustab emaka kontraktsioone
	Vasopressiin	Tõstab vererõhku arterioolide kontraktsiooni tagajärjel
Neerupealiste koorollus	Kortikosteroon	Mõjustab vee ja elektrolüütide tasakaalu kehas, toimib süsivesikute ainevahetusse ja lümfoidkoe arengusse
Neerupealiste säsiollus	Adrenaliin	Toimib võrdselt sümpaatilise närvisüsteemi ärritusega
Pankreasesaared	Insuliin	Võimaldab süsivesikute salvestumist ja kasutamist kehas
Kilpnääre	Türoksiin	Kiirendab ainevahetust
Paratüreoidnäärmed	Parathormoon	Mõjustab kaltsiumi ja fosfori ainevahetust
Mao limaskest	Gastriin	Tõhustab mao sekretsiooni
Duodenaallimaskest	Sekretiin	Vallandab pankrease sekretsiooni
	Pankreosümiin	Vallandab pankrease sekretsiooni
	Enterogastroon	Pidurdab mao sekretsiooni ja motoorikat
	Koletsüstokiin	Tõhustab sapipõie kontraktsioone
	Villikiniin	Tõhustab soolehattude liikumist
	Enterokriniin	Tõhustab soolemahla sekretsiooni
Munasarjad	Östrogeen (folliikuli hormoon ehk östradiool)	Tagab torujate emassuguorganite ja sekundaarsete sugutunnuste arengut
	Progesteroon ehk rasedushormoon	Tagab emassuguorganite ettevalmistumist tiinuseks ja tiinusaegsete muutuste säilimist; mõjustab udara arengut ning tõkestab tsükliliste muutuste kordumist munasarjades (ovulatsiooni) tiinuse ajal

Organi nimetus	Hormoon	Hormooni peamine toime
Munandid	Testosteroon ehk isassuguhormoon	Tagab torujate suguorganite, lisasugunäärmete ja peenise arengut ning nende talitlusliku seisundi säilimist. Põhjustab sekundaarsete sugutunnuste väljakujunemist
Platsenta	Östrogeen	Toime nagu munasarjade folliikuli hormoonil
	Progesteroon	Toime nagu kollaskeha hormoonil
	Koorioni gonadotroopne hormoon	Täiendab hüpofüüsi gonadotroopse hormooni toimet

EPIFÜÜS

Epifüüs asetseb liigiti erineva suurusega (veisel kuni 2 sm pikkuse ja 6—7 mm jämeduse) paaritu käbi- (veisel, seal) või pirnikujulise (hobusel, lambal) pruuni moodustisena (kolmanda ajuvatsakese väljasopistisena) nelikküngastiku ees ajupoolkerade vahel. Sidekoeliste põrkade või septide vaheline ruum on siin täidetud gliarakkudega, närvikiududega ja epiteelitaoliste, vanadel loomadel arvuliselt vähenevate *pineaalrakkudega*. Vanemate loomade epifüüsis leiduvad *ajuliiva* moodustavad *lubjakonkremendid*. Pigmendirakkude ja juhuslike vöötlihaskiudude leid epifüüsis seletub tema arenguga kunagisest parietaal- ehk kiirusilmast. Epifüüs kaalub hobusel 0,4—1,3 g, veisel 0,3—1,5 g, lambal 0,3—0,5 g ja seal 0,1—0,2 g.

Epifüüsi hormonaalne talitlus on tänini tundmata.

HÜPOFÜÜS

Hüpofüüs (joonis 258) paikneb paaritu piklik-ovaalse dorsoventraalselt lamestunud organina ajupõhimikul vaheaju kohal (nägemisnärvi ristmiku taga), seostudes aju halli kõbruga õõnsa *lehtri* kaudu. Olles ümbritsetud aju kõvakesta sopistisest, mis hüpofüüsi lehtri kohal vaid kitsa mulgu näol ajukoopasse avaneb, kaotab hüpofüüs seose peaajuga peaaju eemaldamisel koljust. Hobusel ja veisel on ta ligikaudu oa- ja seal ning lambal hernesuurune. Ehituselt ja tekkelt koosneb hüpofüüs ventronasaalsest (mäletsejalistel ja seal) või väljaspoolsest (hobusel) pruunist, konsistentsilt pehmemast, primitiivse (embrüonaalse) suukoopa epiteelist sopistunud *sooleosast* ja dorsokaudaalsest või seespoolsest heledamast ja sitkemast, vaheaju põhjast arenenud *ajuosast* ehk *tagasagarast*. Sooleosas eristatakse omakorda

eessagarat ja tagasagara piiril paiknevat õhukest vahesagarat. Esimene neist koosneb tiheda kapillaaristiku silmades mitmeti reastunud või grupeerunud ja erinevalt värvustuvatest (nõrgalt tingeeruvatest kromofoobsetest ja baso- või eosinofiilselt värvustuvatest kromofiilsetest) rakkudest. Ka vahesagar on epiteliaalne, basofiilselt värvustuvatest rakkudest koosnev moodustis, aga peamiselt neurogliast ja närvikiududest koosnevas tagasagaras puuduvad näärmelised elemendid.

Ees- ja vahesagara vahele jääb (peale hobuse) lõhetaoline hüpofüüsi õõs. Kolmas ajuvatsake ulatub infundibulaar- ehk lehtriõõnena hüpofüüsi sisse vaid hobusel ja osaliselt ka seal.

Hüpofüüs kaalub hobusel 1,85—2,8 g, veisel 2—4 g, lambal 0,3—1,0 g ja seal 0,1—0,2 g. Tema, nagu kilpnäärmegi kaal muutub sesooniti (joonis 259).

Kogu hüpofüüsi kõrvaldamise ehk ekstirpatsiooni tagajärjeks on: 1) kasvu pidurdumine noortel loomadel, 2) suguline ala-areng noortel ja suguorganite talitluse lõpp täiskasvanud loomadel, 3) kilpnäärme ja eriti neerupealiste taandareng, 4) tugev kõhnumine ja 5) kuse-erituse kasv (polüuuria).

Hüpofüüsi ekstirpatsiooni tagajärgedest selgub, et kuigi ta (nagu kilpnääre ja sugunäärmed) ei ole elu säilitamiseks otseselt vältimatu, on tema talitlus ometi äärmiselt oluline ja mitmekesine.

Hormoonide produtseerimise seisukohalt on kõige olulisem hüpofüüsi eessagar. Siin moodustuvad kasvuhormoon, gonadotroopsed hormoonid, türeotroopne hormoon, adrenokortikotroopne hormoon ja mammotroopne hormoon ehk prolaktiin. Kõik loetletud hormoonid on valgulise iseloomuga, mis seetõttu kunstliku kasutamise puhul oma toimet avaldavad üksnes süstimise teel.

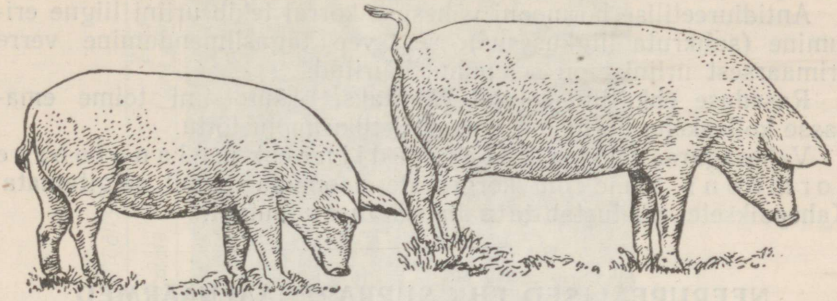
Kasvuhormooni kestvate süstimiste tagajärjel normaalsele kasvavale loomale jõuab see kasvus kontroll-loomast märgatavalt ette (joonis 260). Selle hormooni vähesuse korral tekib kasvaval loomal hüpofüsaarne kääbuskasv ja kasvuhormooni liigsuse puhul gigantism (hiidsus).

Gonadotroopsed hormoonid ei erine sugupoolte järgi: nad toimivad ühtlaselt niihästi emas- kui ka isasloomalt pärinedes ja niihästi emas- kui ka isasloomadesse. Gonadotroopsed hormoonid avaldavad otsest toimet vaid sugunäärmetesse ehk gonaadidesse (munasarjadesse ja munanditesse); kastreeritud loomadel nende mõju ei avaldu. Üks gonadotroopsetest hormoonidest stimuleerib ovariaalfolliikulite lõplikku kasvu emastel ja spermiogeneesi isastel (folliikuleid stimuleeriv hormoon) ning teine (luteiniseeriv hormoon) tingib ovulatsiooni ja kollaskeha arenemist emastel ning interstitsiaalkoe kasvu isastel.

Gonadotroopsete hormoonide või hüpofüüsi eessagara ekstrakti süstimisega on võimalik kiirendada noortel loomadel suguküpsuse saabumist. Nende ovariaalfolliikulid kasvavad väheste päevade jooksul suureks ja lõhkevad. Samal ajal hakkavad sugunäärmed ka

ise valmistama suguhormoone, millede vahendusel alustavad kiiret kasvu ka torujad suguorganid (suguteed). Täiskasvanud emasloomal põhjustab gonadotroopsete hormoonide süstimine tavalisest suurema arvu ovariaalfolliikulite lõhkemist ja seega ka suurema arvu munarakkude vabanemist munasarjadest, millist asjaolu on püütud ära kasutada viljakuse tõstmisel.

Hüpofüüsi eessagara kõrval valmistab gonadotroopseid hormoone ka koorion (koriaalsed gonadotroopsed hormoonid). Eriti rikkalikult leidub koriaalseid gonadotroopseid hormoone mära veres tiinuse 45. ja 90. päeva vahel. Sellistelt märadelt hangitud vereseerumil on gonadotroopsete hormoonide omaga ligikaudu võrdne toime ja teda kasutatakse ulatuslikult ravivahendina mitmekesiste sigimishäirete puhul. Rikkalikult leidub gonadotroopset toimeainet (prolaani) ka raseda naise uriinis.



Joonis 260. Kasvuhormoonide korduvate süstete tagajärg sea kasvule. (Robinsoni järgi.)
Parempoolsele pesakaaslasele süstiti 4,5 kuu jooksul iga päev hüpofüüsi eessagara ekstrakti.

Türeotroopse hormooni toimel aktiviseerub kilpnäärme talitlus; seetõttu saab türeotroopse hormooni süstetega ligikaudu samasuguseid resultaate nagu türoksiini manustamisega.

Adrenokortikotroopse hormooni puudumise korral (hüpofüüsi ekstirpatsiooni puhul) atrofeerub neerupealiste koorollus, kusjuures järele jääb vaid umbes $^1/_{10}$ tema tavalisest mahust. Adrenokortikotroopne hormoon tagab neerupealiste koorolluse normaalset arengut ja talitlust.

Türeo- ja kortikotroopse hormooni kõrval eristatakse mõnelt poolt veel teisi hüpofüüsi eessagara krinotroopseid (teistesse endokriinorganitesse toimivaid) hormoone.

Prolaktiini ehk mammotroopse hormooni toimel algab ovariaalhormoonide (östrooni ja progesterooni) poolt ettevalmistatud (väljaarenenud) udaras laktatsioon, mis kestab ka sugunäärmete kõrvaldamise (kastratsiooni) järel, s. o. kastreeritud loomadel. Prolaktiini vähesuse korral veres võivad tema süsted

piimaandi mõnevõrra tõsta. Prolaktiini produktsiooni allika (hüpofüüsi) kõrvaldamisega lõpeb laktatsioon.

Hüpofüüsi tagasagara hormoonideks on väikeste veresoonte toonust (ja seega ka vererõhku) tõstev vasopressiin, emaka ja kusepõie lihaskesta ning udara müoepiteeli kontraktsioone tugevdav oksütotsiin ja neerudes vee tagasiimendumist soodustav antidiureetiline hormoon. Hüpofüüsi tagasagarast valmistatud ekstrakt, milles esinevad kõik tähendatud hormoonid, kannab pituitriini nimetust.

Antidiureetilise hormooni vähesuse korral tekib uriini liigne eritumine (suhkruta liigkusesus), sest vee tagasiimendumine verre primaarsest uriinist on sel puhul häiritud.

Raseduse ehk tiinuse ajal välditakse oksütotsiini toime emakasse kollaskeha hormooni antagonistliku mõju tõttu.

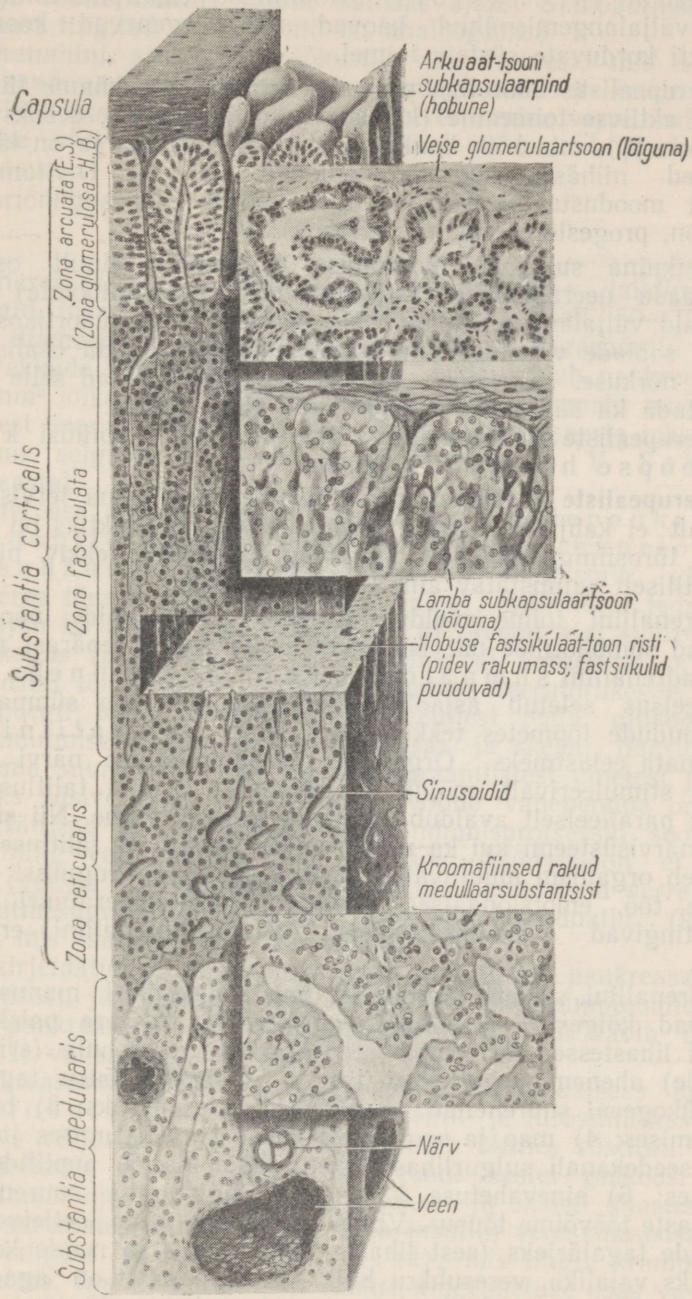
Vahesagaras tekkiva intermediini ehk melanofoorse hormooni toime on kõrgemate loomade puhul selgitamata. Kahepaiksetel põhjustab ta naha värvuse muutust.

NEERUPEALISED EHK SUPRARENAALNÄÄRMED

Neerupealised ehk suprarenaalnäärmed on punakaspruunid paarisorganid, mis paiknevad kõhukelmest väljaspool (retroperitoneaalselt) neerude kraniaalse otsa kohal. Hobusel on nad lamedad ja piklik-ovaalsed, teistel rohkem ümardunud. Tekkelt, ehituselt ja talitluselt koosnevad nad kahest erinevast osast: väljaspoolsest heledamast koor- ehk kortikaal- ja seespoolsest tumedamast säsi- ehk medullaarollusest (joonis 261). Viimane areneb sümpaatilise närvisüsteemiga ühisest algmest ja tema (adrenaliini valmistavad) rakud sisaldavad väikesi kroomisoolades kollaseks värvustuvaid terakesi (kromafiinsed rakud).

Mesodermaalse päritoluga koorollus koosneb (peale teda väljastpoolt katva sidekoelise, väheseid lihas- ja elastseid kiude omava kihnu) peentest, enamikus välispinnaga perpendikulaarselt kulgevatest, kandilistest epiteelirakkudest moodustunud väätidest, mida seovad vähesed sidekoelised elemendid ja millede vahel paikneb tihe verekapillaaristik. Epiteelväätide kuju ja kulu alusel eristatakse koorolluses väljastpoolt sissepoole kaarjat ehk arkuaat-, kimpjat ehk fastsikulaat- ja võrkjat ehk retikulaattsooni.

Neerupealiste koorolluse talitlus. Elutähtsaks osutub neerupealiste alaosadest üksnes koorollus. Selle mõlemapoolsele kõrvaldamisele järgneb vereplasma vaesumine naatriumi ja rikastumine kaaliumi poolest, mis tingib kord-korralt süvenevat üldist lihaste nõrkust, isutust, vererõhu ja kehatemperatuuri langust ning imendumisprotsesside häiritust sooles. Koorolluse talitluse osalise väljalangemise puhul, mis esineb inimesel erandlikult tuberkuloossete protsesside korral, tekib katmata kehaosadel naha tugev pig-



Joonis 261. Neerupealiste mikroehitus. (Orig.)

mentatsioon (p r o n k s t õ b i). Koorolluse ekstirpatsioonist tingitud väljalangemisnähud kaovad või nõrgenevad koorolluse ekstrakti korduvate süstete toimel.

Neerupealiste koorollus produtseerib üle kahekümne füsioloogiliselt aktiivse toimeaine (kortisoon, kortikosteroon, desoksükortikosteroon jt.), mis kõik kuuluvad steroolide rühma ja on lähedalt sarnased niihästi suguhormoonidega kui ka D-vitamiiniga. Samuti moodustuvad siin teataval määral ka suguhormoonid (östroon, progesteroon, adrenosteroon).

Üksikuina suudavad koorolluse hormoonid ainult osaliselt kõrvaldada neerupealiste ekstirpatsiooni (epinefrektoomia) puhul esinevaid väljalangemisnähte. Nii taastab desoksükortikosteroon vee ja soolade vahetuse ning kõrvaldab selle kaudu osaliselt ka lihaste nõrkuse. Kortisoon ja kortikosteroon aitavad selle kõrval korrastada ka süsivesikute ja valkude ainevahetust.

Neerupealiste hormonaalne talitlus tõhustub hüpofüüsi k o r t i k o t r o o p s e h o r m o o n i toimel.

Neerupealiste säsiolluse kõrvaldamine katselooma tervist märgatavalt ei kahjusta. Tema hormonaalseks produktiks on amiinhappe türosiiniga lähedalt sarnanev ja sellest tekkiv ning ka sünteetiliselt valmistatav aine a d r e n a l i i n.

Adrenaliini toime avaldub samade reaktsioonide näol, mis ilmuvad sümpaatilise närvisüsteemi ärritamisel; seepärast nimetatakse adrenaliini s ü m p a t o m i m e e t i l i s e k s a i n e k s. Toime paralleelsus seletub asjaoluga, et adrenaliin on sümpaatiliste närvikiudude lõpmetes tekkiva mediaatori s ü m p a t i i n i oksüdeerumata eelastmeks. Organeis, kus sümpaatilise närvi ärritus toimib stimuleerivalt, mõjub ka adrenaliin organi talitlust elustavalt; paralleelselt avaldub ka nende pärssiv toime. Nii sümpaatilise närvisüsteemi kui ka neerupealiste koorolluse talitluse kaudu kohaneb organism muutuvate välistingimustega. Pingutust nõudev lihaste töö, emotsionaalsed ärritused, kehatemperatuuri langus jne. tingivad kesknärvisüsteemi kaudu adrenaliini eritamise kasvu.

Adrenaliini süstete tagajärjed, mis ühekordsel manustamisel kestavad kõigest 1—3 minutit, avalduvad: 1) vere paiskumises skeleti lihastesse; see toimub seedeorganite veresoonte (eriti arterioolide) ahenemise ja sellest tingitud vererõhu tõusu tagajärjel; 2) glükogeeni suurenenud muutumises veresuhkruks; 3) bronhide laienemises; 4) mao ja soolkanali lihaskesta lõtvumises ja põrna ning seedekanali sulgurlihaste kontraktsioonis; 5) pupillide avardumises; 6) ainevahetuse kasvus; 7) higistamise suurenemises; 8) lihaste töövõime tõusus. Viimane on osalt teiste loetletud reaktsioonide tagajärjeks (sest lihaste verevarustus ja nende kontraktsiooniks vajaliku veresuhkru hulk tõuseb), osalt on aga lihaste töövõime kasv seotud lihaste enese ainevahetuse tõusuga. Kogu organism on siin rakendunud lihaste pingutuse abistamiseks.

Mao ja soolte talitlus vaibub samaks ajaks. Sümpaatilise närvi ärritusest tingitud reaktsioonid on analoogilised.

Adrenaliini sekretsioon tõhustub impulssidest, mis säsiollusesse kanduvad splanhnilise närvi (sümpaatikuse) kaudu. Selle närvi läbilõikamisel katkeb adrenaliini eritumine verre, kuid sümpaatilise närvi ärritamise puhul tõuseb hormooni produktsioon märgatavalt.

PANKREASESAARED

Pankreasesaarteks nimetatakse kõhunäärmes laialipaisatult esinevaid inkretoorse toimega väikesi (keskmiselt 50—100-mikronise diameetriga) nõrgalt värvustuvate ja korrapäratu asetusega rakkude kogumeid (joonis 111), mida leidub pankrease iga 1—4 mm² lõikepinnal vaid üks ning millede kogumaht moodustab näärmest enesest ainult $^1/_{100}$—$^1/_{33}$ osa. Pankreasesaarte inkretoorse iseloomu selgitas esimesena vene õpetlane L. V. Sobolev 1901. aastal.

Pankrease operatiivsele kõrvaldamisele ehk *depankreatisatsioonile* järgneb mõne tunni pärast *suhkurtõvega* ehk *suhkurdiabeediga* sarnanev haiguspilt: glükoosi hulk veres tõuseb (*hüperglükeemia*), mille tõttu teda püsivalt eritub ka uriinis (*glükosuuria*); samal ajal suureneb ka uriini kogus (*polüuuria*), sest glükoosi sattumine primaarsesse uriini tõkestab vee tagasiimendumist neerutorukestes. Veresuhkrupeegli tõusu põhjustab ühest küljest tema glükogeeniks ümbermuutmise võime kadumine maksas ja skeleti lihastes, teiseks tema suurenenud teke teistest orgaanilistest ainetest ja kolmandaks süsivesikute oksüdeerimise võime vähenemine organismis. Häiritud on sel puhul ka imendumisprotsessid sooles ja rasva- ning valgu-ainevahetus; rasvade oksüdatsioon ei kulge lõpuni (vee ja süsihappegaasi moodustumiseni), vaid verre ilmuvad mitmesugused vahepealsed hapendumisproduktid (ketoonkehad), mis osaliselt uriini kaudu erituvad.

Et kirjeldatud väljalangemisnähud on tingitud pankreasesaarte puudumisest, järgneb asjaolust, et ülalloetletud sümptoomid puuduvad pankreasejuhade kinnisidumise puhul, kus hävib üksnes pankrease välissekretoorne näärmekude.

Pankreasesaarte poolt produtseeritud hormonaalseks produktiks on *insuliin* — tsüstiini-, tsüsteiini- ja türosiinirikas valkaine, mis väljastpoolt manustatuna toimib üksnes süstitult. Insuliini süstimise puhul langeb 6—8 tunni kestel glükoosi hulk veres; samal ajal glükogeeni hulk maksas ja skeleti lihastes kasvab. Suuremates annustes põhjustab insuliin veresuhkrusisalduse liigset langust (*hüpoglükeemiat*), mis tingib krampe või isegi surma. Insuliini toime on suhkru-ainevahetuse osas vastandlik adrenaliini omale. Pankrease poolt valmistatav insuliin on vältimatu ravivahend suhkurtõve puhul.

On selgunud, et suhkurdiabeet esineb mõnikord koos maksa rasvväärastusega ja ketoonkehade hulgalise eritumisega uriini kaudu. Sellise diabeedivormi põhjuseks peetakse pankrease viimajuhade epiteelis moodustuva lipokaiiniks nimetatava hormooni puudumist. Lipokaiin aktiviseerib rasvhapete oksüdeerimist ja stimuleerib fosfatiidide ainevahetust.

Insuliini ja lipokaiini kõrval valmistab pankreas perifeersete veresoonte laienemise kaudu vererõhku vähendavat hormooni kallikreiini.

Insuliini moodustumise tase sõltub hüpofüüsi pankreotroopsest hormoonist, glükoosisisaldusest veres ja eriti uitnärvide kaudu pankreasesse kulgevatest impulssidest. Uitnärvide läbilõikamisel langeb insuliini ja lipokaiini sekretsioon.

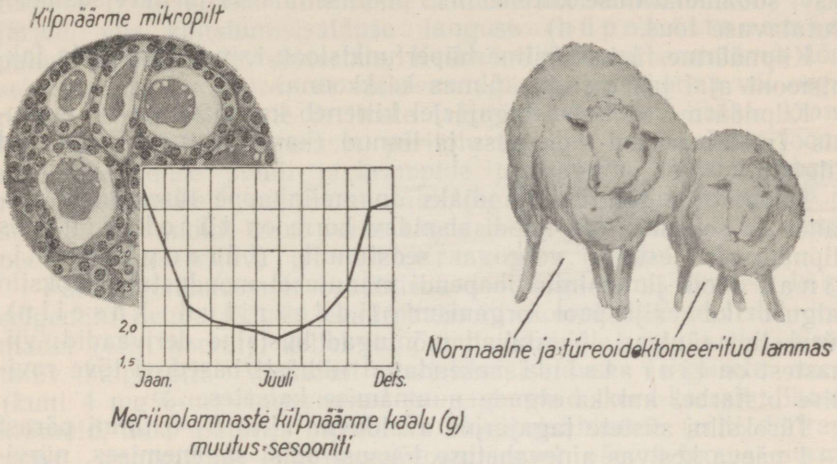
KILPNÄÄRE

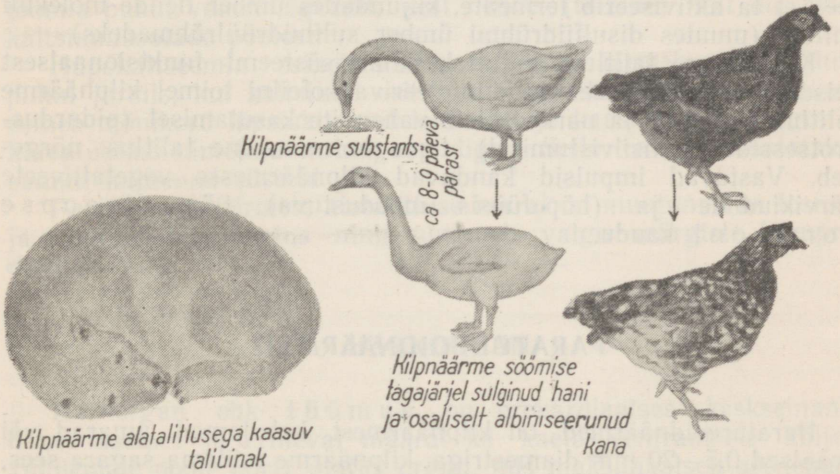
Kilpnääre on täiskasvanu endokriinorganitest suurim; ta asetseb punakaspruuni organina kõrisõlme taga, haarates kõri näärmelise (seal ja veisel) või sidekoelise (täiskasvanud hobusel ja lambal) kitsusega ventraalselt ning kahe (parema ja vasaku) sagaraga külgedelt. Kilpnäärme parenhüüm koosneb erineva suurusega (diameeter kuni 600 mikronit) ümaratest, ovaalsetest või mitmekujulistest kihistumata epiteelist piiratud folliikulitest ehk põiekestest, mida väljastpoolt ümbritseb tihe verekapillaaristik ja millede sees leidub enamasti atsidofiilselt (happelembeselt) värvustuv (kilpnäärme hormooni türoksiini sisaldav) tihe homogeenne mass — kilpnäärme kolloid (joonis 262).

Kilpnäärme operatiivse kõrvaldamise (türeoidektoomia) tagajärjed erinevad vastavalt looma eale. Kasvaval loomal pidurdab ekstirpatsioon kehalist, sugulist ja vaimset (kõrgema närvitalitluse) arengut: pikkade luude kasv peatub epifüüskõhrede varajase luustumise tõttu, mille tagajärjel jäsemed püsivad lühikestena ja kõveratena, suguorganid jäävad arenematuks, põhiainevahetus langeb 30—40% võrra ja loom reageerib ümbrusele loiult. Kõrgem närvitalitlus on sellistel katseloomadel põhjalikult häiritud: tingelised refleksid moodustuvad väga raskesti ja pealegi vaid lühikeseks ajaks. Et loetletud nähud on põhjustatud just kilpnäärme puudumisest, järeldub sellest, et need nähud kaovad kilpnäärme värske või kuivatatud substantsi söötmise või kilpnäärmeekstrakti süstimise tagajärjel. Kilpnäärme ekstirpatsiooni tagajärjed täiskasvanud loomal avalduvad eeskätt ainevahetuse languses. Lüpsilehmadel langeb piimaand kilpnäärme kõrvaldamise korral 30—75% võrra. Noortel sigadel suureneb sel puhul mõnevõrra (umbes 15%) rasva ladestumine (nuumuvus), kuid samal ajal langeb söödakasutus veelgi olulisemal määral.

Kilpnäärme alatalitluse (hüpotüreoosi) korral areneb ini-

mesel (katsetingimustes ka loomadel) m ü k s ö d e e m: koos ainevahetuse langenud tasemega ilmuvad nahaturse, karvade väljalangemine, südamerütmi aeglustumine ja kehatemperatuuri alane-





Joonis 262. Kilpnäärme mikroehitus ja tema toime avaldused. (O r i g.)

mine. Kilpnäärme sünnipärase või lapseeas ilmunud alatalitluse korral tekivad füüsilise ja vaimse arengu häirituse tagajärjel värdjalikud kääbused — k r e t i i n i d. Niinimetatud «endeemilise hõõtsiku» puhul, mida esineb teatavates joodivaestes paikkondades (Šveitsis, Kesk-Aasias jm.), kaasneb kilpnäärme alatalitlusega näärme suurenemine.

Kilpnäärme hormooni liigsest produktsioonist põhjustatuna esineb inimesel ja koeral nn. basedovi tõbi, mille sümptoomideks on kilpnäärme suurenemine (struuma), ainevahetuse kasv, südametalitluse kiirenemine, punnissilmasus ja närvisüsteemi erutatavuse tõus.

Kilpnäärme füsioloogiline hüperfunktsioon esineb tiinuse ja laktatsiooni ajal ja ka liiga külmas keskkonnas.

Kilpnäärme söötmise tagajärjel kiireneb kahepaiksetel muundumis- (metamorfoosi-) protsess ja linnud (kanad, haned) hakkavad sulgima.

Kilpnäärme talitluse kandjaks on amiinhappe türosiiniga sarnanev ja sellest tekkiv joodi sisaldav hormoon türoksiin, mis kilpnäärmes esineb valguga seostunult (türeoglobuliinina). Joodi ja vesinikülihapendi manulusel moodustub türoksiin valgust ka väljaspool organismi (jodeeritud kaseiin). Türoksiini sünteesi tõkestavad mõningad kusiaine derivaadid: viimastest on tiuratsiili rakendatud niihästi basedovi tõve ravimise otstarbel kui ka sigade nuumamise katsetes.

Türoksiini süstete tagajärjed avalduvad alles 5—6 tunni pärast 3—4 päeva kestvas ainevahetuse tõusus, pulsi sagenemises, närvisüsteemi erutatavuse kõrgenemises ja veresuhkru hulga suurenemises. Seejuures avaldub türoksiini toime vaid närvisüsteemi kaudu (puudub narkoosi ajal ja denerveeritud organeis) ja sel teel, et ta aktiviseerib fermente, kujundades ümber nende molekuli ehitust (muutes disulfiidrühmi ümber sulfhüdrüülrühmadeks).

Kilpnäärme talitlus sõltub kesknärvisüsteemi funktsionaalsest seisundist: erutusprotsesse stimuleeriva kofeiini toimel kilpnäärme talitlus suureneb ja narkootiliste vahendite kasutamisel (pidurdusprotsesside intensiivistumisel) tema hormonaalne talitlus nõrgeneb. Vastavad impulsid kanduvad kilpnäärmesse vegetatiivsete närvikiudude ja (hüpofüüsis moodustuva) türeotroopse hormooni kaudu.

PARATÜREOIDNÄÄRMED

Paratüreoidnäärmed on kilpnäärmest heledamad ümarad või ovaalsed 0,5—20 mm diameetriga, kilpnäärme mõlema sagara sees, välis- ja sisepinna läheduses asetsevad organid (kokku 4), mis koosnevad kapillaaristiku silmades korrapäratult või lühikeste väätidena paiknevaist epiteelirakkudest. Hobusel ja mäletsejalistel asetsevad välimised paratüreoidnäärmed seostunult harkorganiga.

Paratüreoidnäärmete normaalne talitlus tagab kaltsiumi ühetaolist sisaldust veres: kui organite vajadus kaltsiumi järele suureneb, siis täienevad vere varud skeleti kaltsiumi arvel ja vastupidisel korral salvestatakse vere kaltsiumi liigne hulk luudes. Kuid vere

kaltsiumisisalduse kindel määr (10—13 mg%) on oluline mitte üksnes skeleti seisukohalt ja piima moodustumise puhul (piimaga väljub organismist hulgaliselt kaltsiumi), vaid kõikide organisüsteemide normaalseks talitluseks. Eriti silmatorkavad on need tagajärjed, mis kaltsiumisisalduse languse (hüpokaltseemia) puhul ilmuvad närvisüsteemis. Kesknärvisüsteemi erutatavus tõuseb sel korral niivõrd, et väiksemategi väliskeskkonna või organismis endas tekkivate ärrituste tagajärjel ilmuvad lihaste krambid. Krampide neurogeenset päritolu tõendab nende kadu looma narkotiseerimise puhul ja krampide puudumine sellistes lihaste rühmades, millede närvid on läbi lõigatud. Kaltsiumipeegli (Casisalduse) kindlat taset veres tagavad paratüreoidnäärmed nende poolt produtseeritava parathormooni kaudu.

Paratüreoidnäärmete osatähtsus loomorganismis ilmneb kõige selgemini nende jäägitu ekstirpatsiooni korral lihatoidulistel loomadel (eriti koeral), kellel sel puhul ilmub tetaaniaks nimetatav haiguspilt. Vastavalt kaltsiumisisalduse langusele veres (kuni 4 mg%-ni) tugevnevad ja sagenevad kord-korralt lihaste krambid, mis, ulatudes lõpuks ka hingamislihastele (eriti diafragmale), tingivad 4.—12. operatsioonijärgsel päeval looma surma lämbusse. Kaltsiumi, eriti aga parathormooni süstete kaudu on võimalik vere kaltsiumisisaldust tõsta ja selle kaudu looma elu pikendada. Taimtoidulistel loomadel esineb tetaania paratüreoidektoomia puhul vähem ägedalt, sest nende (taimne) toit on rikas kaltsiumisoolade poolest.

Hüpokaltseemia esineb ka paratüreoidnäärmete alatalitluse puhul ja siis, kui kaltsiumi eritus on liiga suur; viimane olukord esineb mõnikord lüpsmatulnud lehmadel ja kaasneb siin poegimishalvatuseks nimetatava haiguspildiga. Selle raviks kasutatakse samuti kaltsiumi süsteid.

Paratüreoidnäärmete alatalitluse korral on muutunud ka fosfori- ja kaaliumi-ainevahetus ning suureneb valgu mürgiste laguproduktide hulk.

HARKORGAN

Harkorgan ehk tüümus on prekardiaalses keskseinandi õõnes asetsev ja erineval määral ka kaela ventraalsele küljele (mõlemale poole kõri) ulatuv organ, mis maksimaalselt arenenuna esineb vaid noortel loomadel; puberteedieast alates väheneb tema suurus pidevalt, kuid ta püsib rasvkoega läbikasvanud saarekestena siiski veel üsna elatanud loomadel.

Harkorgan koosneb kandilistest mõnemillimeetrise läbimõõduga sagarikest (*lobuli*), milledes eristatakse väljaspoolset koor- ja seespoolset säsiollust (joonis 263). Mõlemais esinev epiteliaalse päritoluga rakuline võrgustik on täidetud lümfotsüütidega (siin nimetatakse neid sageli tümotsüütideks).

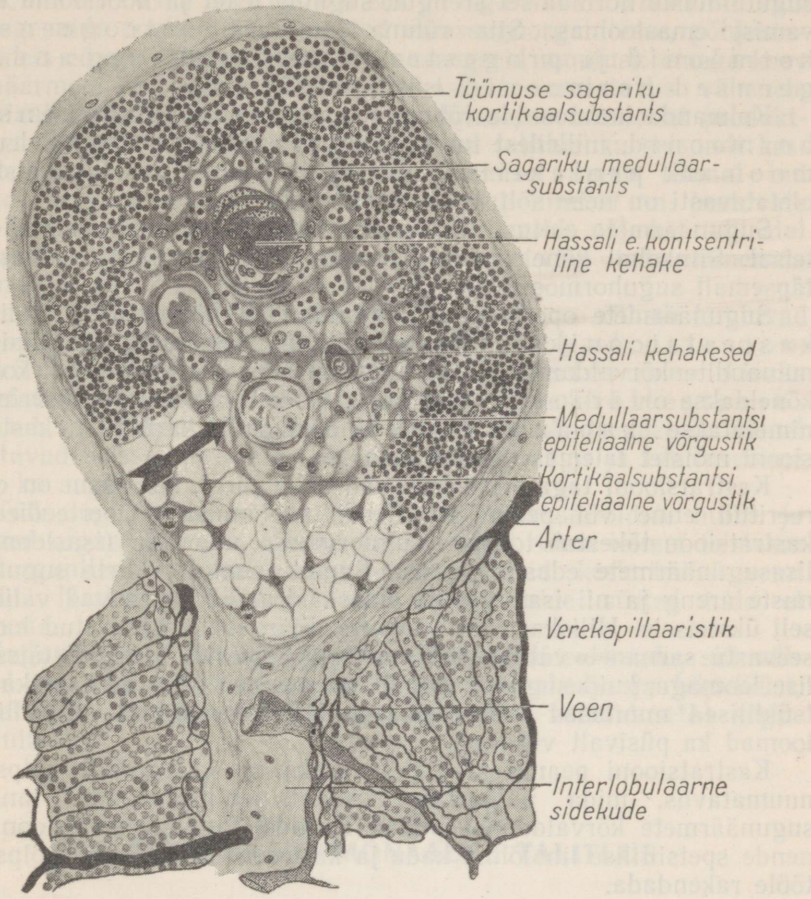
Väiksemasilmaline säsi retiikulum (rakuline võrgustik) võimaldab endas väiksema hulga lümfotsüütide koondumist ja värvustub seetõttu koorollusest heledamalt. Harkorganile on karakteersed tema säsis leiduvad erineva suurusega (15-mikronisest diameetrist alates kuni mitmesaja mikronini), kontsentriliselt kihistunud, degenereerunud rakkudest koosnevad ajutised moodustised — Hassali ehk kontsentrilised kehakesed (joonis 264).



Joonis 263. Harkorgani mikroehitus. Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (Orig.)

Harkorgani talitlus on puudulikult selgitatud ja mitmelt poolt eitatakse tema endokriinset (hormonaalset) talitlust üldse. Noorloomaeas toimib harkorgan lümfotsüütide moodustajana, kuid hiljem, organi taandarengu kestel, nende lammutajana. Viimasel juhul vabanevad nukleiinhapped, mida organism kasutab plastilise materjalina. Oletatavasti on harkorganil ka teatav osatähtsus humoraalses immuunsuses, sest tema ekstraktid vähendavad mikroobide mürgisust. Kasvavas organismis sõltub harkorgani talitlusest luude normaalne kasv; samal ajal pidurdab ta suguorganite enneaegset arengut. Vastupidi, sugunäärmete ja neerupealiste poolt produtseeritud steroolide rühma kuuluvate hormoonide toimel kiireneb harkorgani taandareng. Tagajärjed, mida on saadud harkorgani ekstraktide pikaajalise (valgete hiirte puhul mitme põlvkonna kestel toimetatud) süstimisega, on väga vasturääkivad: ühelt poolt väidetakse, et selliste katseloomade järglased sünnivad märgatavalt kaugemale arenenutena (karvastunult ning avatud silmade ja kõrvadega), kuid kontrollkatsetes pole selliseid resultaate saadud.

Lindude harkorganist on eraldatud tümovidiiniks nimetatavat ainet, mida peetakse oluliseks munavalge ja munakoore moodustumisel.



Joonis 264. Harkorgani sagariku skeem. (Nemilovi järgi.)

SUGUNÄÄRMED EHK GONAADID

Hormoonid, millede peamine toime kajastub ühel või teisel viisil loomade sigimises, jaotatakse kolme rühma.

Esimese rühma moodustavad gonadotroopsed hormoonid ehk gonadotropiinid; need valmistuvad hüpofüüsi eessagaras ja osal loomadel ka koorionis ning nende toime avaldub eeskätt sugunäärmete arengus ja talitluses.

Teise rühma moodustavad peamiselt sugunäärmetes (vähemal määral ka neerupealistes ja platsentas tekkivad suguhormoonid, mis võimaldavad torujate suguorganite ja sekundaarsete

sugutunnuste normaalset arengut, suguiha teket ja noorlooma kasvamist emasloomas. Siia rühma kuuluvad östrogeensed hormoonid ja progesteroon emasloomal ning androgeensed hormoonid isasloomal.

Kolmanda hormoonide rühma moodustavad laktogeensed hormoonid, milledest tuntuim on mammotroopne hormoon ehk prolaktiin. Need tagavad piima moodustumist ja oletatavasti on neist sõltuv ka emainstinkt.

Sugunäärmete ehitust kirjeldasime koos teiste suguorganitega teisal. Siinkohal kõneleme vaid nende hormonaalsest talitlusest, täpsemalt suguhormoonidest.

Sugunäärmete operatiivset kõrvaldamist nimetatakse üldiselt kastratsiooniks. Kitsamas mõttes tähendab kastratsioon munandite kõrvaldamist, kuna munasarjade ekstirpatsiooni korral kõneldakse ovarioektoomiast. Noorte kukkede kastreerimist nimetatakse kapaunimiseks. Siinkohal kasutame kastratsiooni mõistet laiemas tähenduses.

Kastratsiooni tagajärjed erinevad selle järgi, kas loom on opereeritud enne või peale puberteedi saabumist. Puberteedieelne kastratsioon tõkestab torujate suguorganite, udara ja (isasloomal) lisasugunäärmete edasiarenemist. Samuti peatub väliste sugutunnuste areng ja nii isas- kui ka emaskastraadid lähenevad välimuselt üksteisele. Hiliskastraat (puberteedijärgselt kastreeritud loom) seevastu sarnaneb välimuselt ja ka suguorganite arengult täissoolise loomaga, kuid suguiha vaibub tal peatselt ja samuti lakkavad tsüklilised muutused emassuguorganites. Loomulikult on sellised loomad ka püsivalt viljatud.

Kastratsiooni peamiseks näidustuseks on kastraatide hõlpsam nuumatavus, mida põhjustab oksüdatsiooniprotsesside langus sugunäärmete kõrvaldamise puhul. Kultidel tagab kastratsioon ka nende spetsiifilise lihalõhna kadu ja kastreeritud täkku on hõlpsam tööle rakendada.

Kastratsiooni puhul täheldatavad väljalangemisnähud on tingitud vastavate suguhormoonide puudumisest, sest suguhormoonide süstimise varal on võimalik neid nähte (välja arvatud looma sigimatust) kõrvaldada.

Ovariaalfolliikulites valmistatavad östrogeensed (inda tekitavad) ained — östroon, östriool ja östradiool — põhjustavad suguküpses emasloomas innaeelseid muutusi (suguteede limaskesta tursumine ja kasv ning verekülllus), suguiha ilmumist ja ainevahetuse tõusu. Eriti karakteerne on östrogeenide toime laboratoorsete näriliste (valgete rottide ja hiirte) tupe epiteelkattesse: see pakseneb östrogeenide toimel ja kattub innaajaks pealt sarvestunud rakkude kihiga. Seda asjaolu kasutatakse östrogeenide avastamiseks ja nende bioloogilisel standardiseerimisel. Östrogeenide hiire- või rotiühikuks nimetatakse nende sellist hulka, mis mittesuguküpsele emashiirele või -rotile süstitult põhjustab 96—100 tunni möödumisel tupe-epiteeli sarvestumist.

Kollaskeha hormoon ehk progesteroon toimib vaid östrogeenide poolt ettevalmistatud emassuguorganitesse, põhjustades neis edasisi tiinuseelseid ja tiinusaegseid muutusi: emaka kasv ja näärmete sekretsioon jätkuvad, lihaskesta erutatavus väheneb, ovariaalfolliikulite kasv lakkab, gonadotroopse hormooni produktsioon väheneb ja ind ei kordu kollaskeha talitlusliku seisundi kestel enam. Vastupidi, kollaskeha kõrvaldamisel ilmub lehmal ind mõne päeva pärast uuesti. Sellel asjaolul põhinebki nn. peetuvate ehk persisteeruvate kollaskehade kõrvaldamise vajadus ahtratel lehmadel. Progesterooni toimet arvestades võib teda nimetada tiinus- ehk rasedushormooniks.

Isassuguhormoonide — androgeenide — rühma kuuluvad munandites valmistatavad testosteroon, androsteroon, dehüdroandrosteroon ja adrenosteroon. Lisaks nimetatuile valmistatakse sünteetiliselt metüültestosteroon, mis toimib ka suu kaudu kasutatuna. Androgeenide toimel säilitavad isassuguorganid oma normaalse arengu ja talitlusvõime ning ka suguiha.

Kõik suguhormoonid kuuluvad keemiliselt steroidide hulka ja tekivad organismis oletatavasti kolesteriinist. Oma toimet teistesse suguorganitesse ei avalda nad otseselt, vaid kesknärvisüsteemi kaudu. Narkotiseeritud loomadel östrogeenide süsted inda ei põhjusta.

Sugunäärmete talitlust reguleeritakse ajukoore kaudu; siit väljuvad impulsid kulgevad gonaadidesse üle vaheaju ja hüpofüüsi, mõnel puhul aga ka otseselt (ilma hüpofüüsi vahenduseta) suguorganitesse.

PLATSENTA HORMONAALNE TALITLUS

Platsenta on loote toite-, hingamis- ja eritusorgan, kuid selle kõrval toimib ta ka olulise inkretoorse organina. Platsentas on peamisteks (koorioni epiteeli poolt valmistatavateks) hormonaalseteks produktideks gonadotroopsed hormoonid ja progesteroon; vähemal määral tekivad siin ka östrogeensed ained. Folliikuleid stimuleeriva ja luteiniseeriva gonadotroopse hormooni hulgalise produktsiooni tõttu tiinel märal jätkuvad temal folliikulite kasv ja lõhkemine ning uute kollaskehade moodustumine isegi veel tiinuse kestel, mistõttu tiinuse algupoolel märal munasarjades üheaegselt esineb mitu kollaskeha. Progesterooni piisav moodustumine koorionis algab märal tiinuse teisel poolel, mil tema kollaskehade talitlus lakkab. Teistel põllumajandusloomadel platsenta kollaskehade talitlust asendada ei suuda; kollaskehade kõrvaldamisele järgneb neil abort tiinuse igasuguses astmes.

Hormoonipreparaatidel on väga suur tähtsus meditsiinis ja veterinaarias; endokriinorganite häiritud talitluse (düsfunktsiooni) või alatalitluse (hüpofunktsiooni) korral püütakse puuduvaid hormoone asendada ja selle kaudu niihästi endokriinorganite kui ka kogu organismi talitlust uuesti normi tagasi juhtida. Et hormoonid isegi tervel loomal mitmesuguseid talitlusi tõhustavad ja organismi kasvu mõjustavad, siis on neid püütud rakendada ka loomakasvatuses. Ometi on siin nende rakendamise võimalused osutunud hoopis piiratumaks. Mainitud asjaolu põhjus näib seisvat selles, et vastavates katsetes pole arvestatud endokriinorganite süsteemi talitluslikku terviklikkust ja et ainsa hormonaalse produktiga organismi pikemat aega üle küllastades häirub ainevahetuse normaalne tasakaal samuti, nagu see toimub endokriinorganite haigusliku hüperfunktsiooni (ületalitluse) korral. Loomade kasvu kiirendamise ja produktsiooni tõstmise seisukohalt väljudes on aga katsetatud väga mitmesuguste hormonaalsete produktidega.

Kõige ulatuslikumalt on püütud loomakasvatuses rakendada hüpofüüsi ja platsenta poolt produtseeritud gonadotroopseid hormoone (suguorganite talitluse aktiviseerimiseks ja selle kaudu loomade viljakuse tõstmiseks). Kuid tänapäeval on nende (tiine mära vereseerumi, prolaani) ulatuslikumast kasutamisest loobutud põhjusel, et otstarbeka hooldamise ja söötmisega saadakse paremaid ja püsivamaid tulemusi, mis pealegi avalduvad kõikide organite talitluse tõhustumises. Väga olulist tähtsust aga omavad gonadotroopsed hormoonid koos suguhormoonidega endiselt mitmesuguste sigimishäirete puhul, s. o. veterinaartöötajate kätes. Analoogiline on lugu hüpofüüsi eessagara ekstraktide kasutamise osas piimaproduktsiooni tõstmise otstarbel, millest on samuti loobutud. Asjaolu, et kilpnäärme substantsi söötmine lindudele (kanadele, hanedele) põhjustab neil 7—9 päeva pärast sulgimist, on soovitatud mõnelt poolt kasutada suletoodangu suurendamiseks (hanede puhul) kui ka sulekitkumise kergendamiseks. Kuid kilpnäärme substantsi söötmine selles mõttes ei ole tasuv, sest sellega kaasub linnu lihakaalu märgatav langus, mis on põhjustatud suurenenud dissimilatsioonist. Isegi tiinuse hormonaalne diagnoos, mis seisis gonadotroopsete hormoonide või östrooni avastamises tiine looma veres või uriinis, on põllumajandusloomade puhul peaaegu täiel määral asendatud käsikaudse uurimisega, sest rektaalne tiinuse diagnoos teostub mitte üksnes kiiremini, vaid võimaldab samal ajal selgitada ka küsimust tiinuse astmest ja normaalsest või mittenormaalsest kulust kui ka ahtruse puhul ahtruse põhjustest.

Rakendatavana on seni püsinud vaid ainevahetusprotsesside aeglustamise püüded nuumatavate loomade (eriti sigade) puhul, milleks kasutatakse ühest küljest iidsetest aegadest teostatavat sugunäärmete kõrvaldamist (kastreerimist, ovarioektomeerimist, lindude puhul kapaunimist) ja teisest küljest ainevahetust kiiren-

dava türoksiini moodustumist tõkestava aine tiuratsiili lisamist igapäevaste annustena (1—2 g) nuumatavate sigade toidule. Üldiselt on aga ka tiuratsiili kasutamine veel katsejärgus, samuti nagu türoksiini asendava jodeeritud kaseiini kasutamine lehmadel piimaproduktsiooni tõstmise otstarbel.

Õeldust ei saa kuidagi järeldada, nagu oleks ka kogu endokrinoloogial loomakasvatuses üksnes väike tähtsus. Loomade arengu, kasvu ja produktsioonivõime eelduseks on organismi terviklik normaalne talitlus. Olulise lüli selles terviklikus talitluses moodustavad endokriinorganid nende poolt produtseeritud hormoonide kaudu.

Loodetavasti leitakse edaspidi seniste ja edasiste andmete taustal selliseid teid, mis lubavad endokriinorganite talitlust normi piirides suunata tavaliste zootehniliste menetluste (toitmise, pidamise, valgustuse, temperatuuri jne.) kaudu.

Loomulikkude hormoonide rakendamise tulemustest on resultatiivsemaks osutunud mõningate sünteetiliste östrogeenide (eeskätt stilböstrooli) kasutamine noorveiste (1—2 a.), noorlammaste, härgade ja lindude puhul. Stilböstrooli igapäevase lisamise teel toidule (veistele 10 mg) või ühekordse subkutaanse implantatsiooni või injektsiooni varal (noorveistele 24—60 mg, lammastele 6—12 mg) saavutatakse juurdekasvu märgatavat suurenemist (8—25%). Stilböstrooli manustamisel on väiksem efekt karjamaaperioodil põhjusel, et analoogilise toimega aineid (fütoöstrogeene) leidub ka värskes rohus. Sigade puhul stilböstrooli manustamine positiivseid tulemusi ei anna.

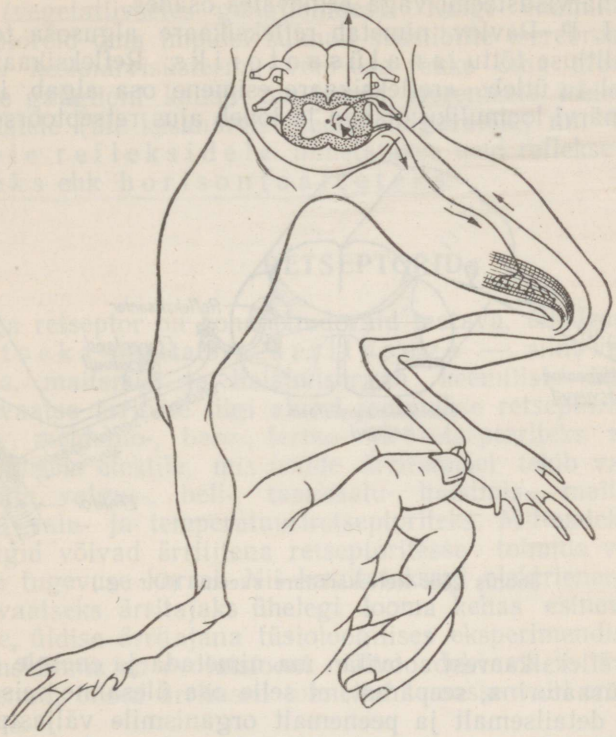
NÄRVISÜSTEEM

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Närvisüsteem reguleerib ja ühtlustab organitevahelist talitlust ja kohandab seda samal ajal sise- ja väliskeskkonna muutuvate tingimustega. Üksnes närvisüsteemi kaudu suudab kõrgem organism eristada (analüüsida) väliskeskkonna objekte, nähtusi ja protsesse. Mida arenenum on looma selline analüsatoorne talitlus, seda suurem on ka tema võime kohaneda välistingimustega. Närvisüsteemi vahendusel teostub organismi ja keskkonna ühtsus — organismi tasakaalustumine välistingimustega ja organismi talitluste suunamine. Akad. I. P. Pavlov ütleb, et «kogu elu, kõige lihtsamatest kuni kõige keerukamate organismideni (muidugi ka inimene kaasa arvatud) on pikk, kord-korralt kuni kõige kõrgema astmeni keerukaks muutuvate väliskeskkonnaga tasakaalustumise nähtuste ahel». Selline organismi talitluste kohanemine väliskeskkonna tingimustega teostubki kõrgematel loomadel närvisüsteemi vahendusel. Väide, et kõik organismisisesed protsessid kulgevad närvisüsteemi reguleerival toimel, on tuntud pavlovliku närvismi nimetuse all. Pavlovlik füsioloogia õpetab, et igasugune protsess terviklikus organismis, alates ainevahetusest ja lõpetades kõige keerukamate kõrgema närvitalitluse (psüühiliste protsesside) vormidega, kulgeb närvisüsteemi, eriti aga selle kõrgema osa — suuraju koore kontrolli all. Õeldust nähtub, mispärast närvisüsteemi ehituse ja talitluse uurimisele nõukogulikus bioloogias, eriti füsioloogias, nii suurt tähtsust omistatakse.

Närvisüsteemi põhiliseks omaduseks, mis võimaldab ärrituste vastuvõttu ja nendele reageerimist, on erutatavus ehk irritaablus. Kiiresti paigast teise liikuvat närvikoesisest ainevahetusprotsessi nimetatakse erutuslaineks ehk impulsiks. Organismis on tema suund kiudude kaupa erinev: nn. afe-rentsetes, sensiiblites ehk tsentripetaalsetes närvikiududes kulgeb impulss kesknärvisüsteemi suunas ja eferentsete ehk tsentrifugaalsete kiudude kaudu tsentrumist lõpporganitesse. Selline ärrituse vastuvõtt ehk retseptsioon, ärrituse, s. o. mehaanilise, termilise, valgus- jne. energia muutmine närvienergiaks, närviprotsessiks ehk impulsiks, selle

juhtimine kesknärvisüsteemi ja siit ümberkujundatuna edasi lõpporganisse toimub teed mööda, mida nimetatakse refleksikaareks. Refleks on närvisüsteemi vahendusel toimuv organismi vastus ärritusele (joonis 265). Reflektoorset vastust väljakutsuv erutus kulgeb refleksikaart mööda.

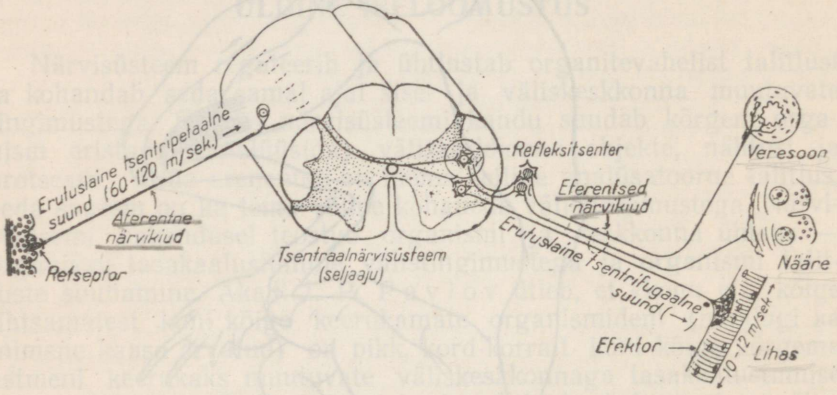


Joonis 265. Refleksi näide.
Jala pigistus (mehaaniline energia) muutub retseptoris ehk transformaatoris (aferentsete närvikiudude lõpmetes) seljaaju suunas (mööda aferentset teed) kulgevaks närviimpulsiks. Seljaajus (refleksitsentrumis) kandub impulss ehk erutuslaine eferentsele teele ja viimast mööda lihastesse, põhjustades jala painutamist. Seljaaju on joonisel kujutatud suurendatuna.

Refleksikaares eristatakse järgmist viit alaosa: 1) ärritust erutuseks ümbermuutvat ja seda aferentsele närvikiule edasiandvat retseptorit, 2) impulssi refleksitsentrumisse suunavat aferentset juhteteed, 3) erutuslainet analüüsivat ja seda ümbermuutvat, tavaliselt kesknärvisüsteemis asetsevat refleksi- ehk närvitsentrumit, 4) ümbertöötatud impulssi lõpporganisse (lihasesse, näärmesse ja igasugustesse teistesse organitesse) suunavat eferentset juhteteed ning 5) lõpporganit ehk efektorit (joonis 266).

Refleksikaar koosneb vähemalt kahest närvikoe ehituslikust ühikust — neuronist; tavaliselt aga on refleksikaares tegevad mitu isekeskis kontakti ehk sünaptilise seose teel liitunud neuronit. Neuronite tiheda ja mitmekülgse kontakti tõttu kesknärvisüsteemis võib erutuslaine ümberlülitumine eferentsele teele toimuda (vastavalt ärrituse tugevusele ja närvisüsteemi funktsionaalsele seisundile) kesknärvisüsteemi väga erinevates osades.

Akad. I. P. Pavlov nimetab refleksikaare algusosa tema analüüsiva talitluse tõttu analüsaatoriks. Refleksikaare iseloomustamisel ta ütleb: «refleksikaare esimene osa algab igasuguse aferentse närvi loomuliku otsaga ja lõpeb ajus retseptoorse rakuga;



Joonis 266. Refleksikaare skeem. (Orig.)

seda osa refleksikaarest soovitan ma nimetada ja enesele ette kujutada analüsaatorina, seepärast, et selle osa ülesanne seisab selles, et jagada detailsemalt ja peenemalt organismile väljastpoolt langevate mõjustuste maailma ja lahutada teda seda peenemalt ja üksikasjalisemalt, mida kõrgem on loom.»

Eferentsed impulsid sõltuvad alati aferentsetest impulssidest ja on mõistetav, et kõikidesse organitesse suunduvad aferentsed impulsid saavad otstarbekalt organite talitlust reguleerida vaid siis, kui samadest organitest ja kehapinnalt alaliselt saabub aferentsete teede kaudu tsentrumites teadetena analüüsitavaid impulsse. Siit on selge, miks refleksikaare retseptoorsed algusosad (retseptorid) asetsevad mitte üksnes keha välispinnal, vaid ka kõikjal organismi sisemuses, närvisüsteem kaasa arvatud. Retseptorite arv ulatub kõrgemate loomade organismis miljonitesse. Retseptorid moodustuvad aferentsete närvide mitmekujulistest lõpmetest. Niisama arvukad, kuid kujult vähem mitmekesised on eferentsete närvide lõpmed.

Närvilõpmed seostuvad tsentrumitega juhteteede kaudu; viimased on perifeerses närvisüsteemis koondunud suhteliselt ühe-

taolist struktuuri omavateks närvideks ja kesknärvisüsteemis kimpudeks ja traktideks ehk kulglateks.

Refleksi- ehk närvitsentrumite asukohaks on kesknärvisüsteemi hallollus. Siin teostub saabunud teadete analüüs ning süntees ja seejärel impulsi ülekandmine eferentsele teele. Viimase aja uurimised näitavad, et kesknärvisüsteemi kõrval võivad teatavate (peamiselt organisiseste) reflekside tsentrumid esineda ka perifeerselt (vegetatiivsetes ganglionides). Kuigi enamik siseorganite retseptoreid oma impulsi suunab sensiiblite tserebrospinaalnärvide kaudu kesknärvisüsteemi, võib osa rakke oma aferentse impulsi paikse ganglioni kaudu üle kanda eferentsele teele. Vastandina tavalistele (üle kesknärvisüsteemi kulgevatele) nn. vertikaalsetele refleksidele nimetatakse neid reflekse perifeerseteks ehk horisontaalseteks.

RETSEPTORID

Iga retseptor on kohanenud vaid teatava, tema suhtes adekvaatseks nimetatava ärritusega — silm valgusega, kõrv heliga, maitsmis- ja haistmisorgan keemiliste ärritustega jne. Adekvaatse ärrituse liigi alusel jaotatakse retseptorid foto-, fono-, kemo-, mehhano-, baro-, termo- jt. retseptoriteks ning vastavalt psüühilisele efektile, mis nende ärritamisel tekib vastavas analüsaatoris, valgus-, heli-, tasakaalu-, haistmis-, maitsmis-, puute-, rõhu-, valu- ja temperatuuriretseptoriteks. Mitteadekvaatsed energialiigid võivad ärrititena retseptoritesse toimida vaid suhteliselt suure tugevuse korral. Nii kasutataksegi elektrienergiat, mis pole adekvaatseks ärritajaks ühelegi looma kehas esinevale retseptori liigile, üldise ärritajana füsioloogilises eksperimendis. Retseptorite ärritustundlikkus on evolutsiooni vältel adekvaatsete ärrituste suhtes alanenud; teised ärritused toimivad temasse vaid erakordselt tugevatena.

Nägemis-, kuulmis- ja haistmisretseptor võimaldavad orienteerumist ka eemal seisvate esemete suhtes (tele- ehk distantsiretseptorid); teised nõuavad kontaktiretseptoritena vastava esemega tutvumise otstarbel temaga otsest kokkupuutumist. On mainimisväärne, et iga distantsiretseptor omab ka iseseisvat juhteteed (optilise, akustilise ja olfaktoorse närvi näol). Kontaktiretseptoritest seevastu kanduvad impulsid välja mitmete eri närvide kaudu.

Asukoha järgi organismis jaotatakse retseptorid välismaailma ärritusi vastuvõtvateks eksteroretseptoriteks ja kehas endas tekkivate ärrituste retsipeerijateks — interoretseptoriteks. Viimastest eristatakse proprioretseptoritena eri rühmaks need analüsaatorite algusosad, mis paiknevad lokomotoorsetes organites: lihastes, kõõlustes, sidemetes ja liigestes.

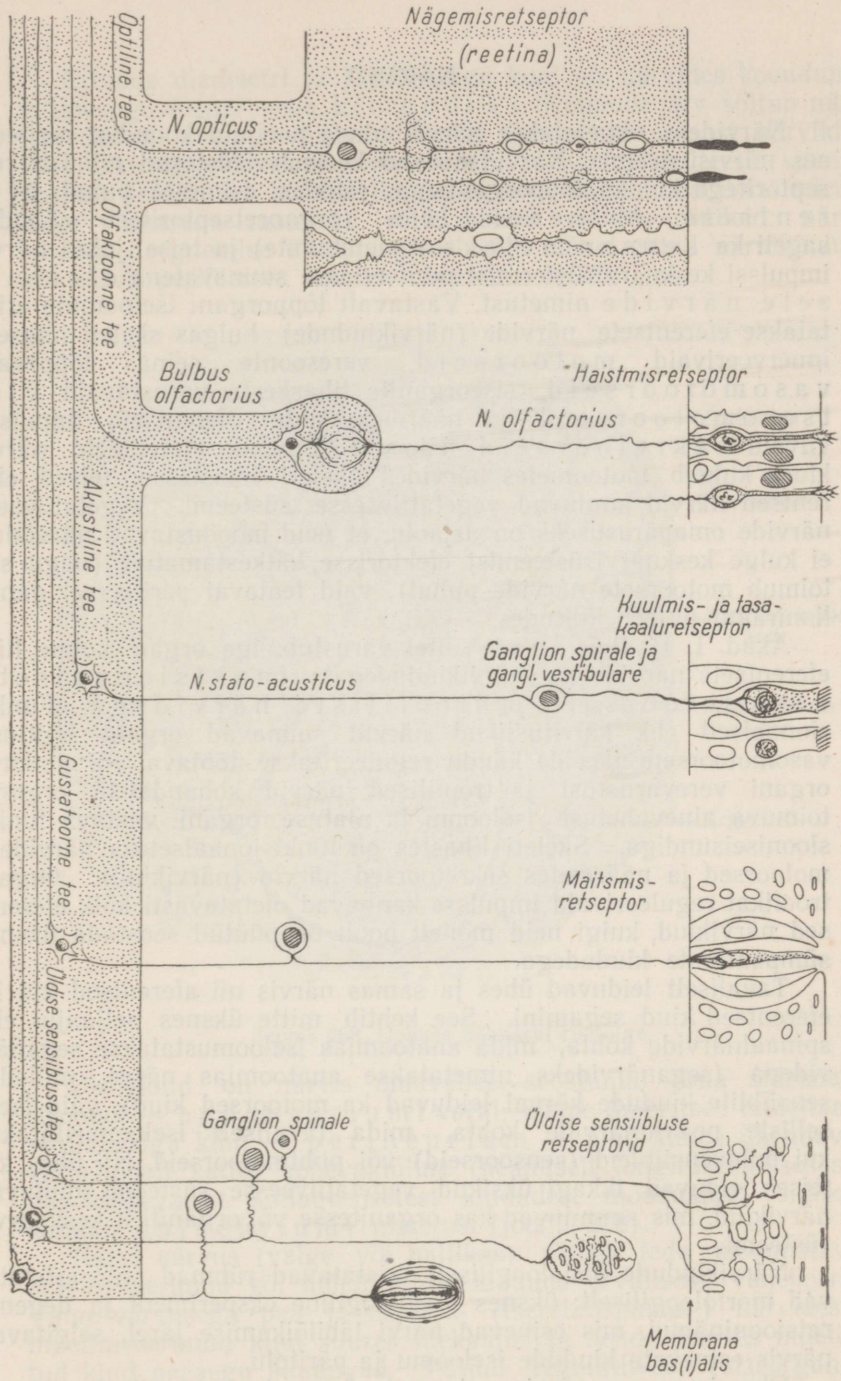
Eksteroretseptoritest on kõige olulisemad foto- ja kemo-

retseptoritena (silm, kõrv, haistmis- ja maitsmisretseptorid) koondunud looma peasse, sest et see osa satub looma edasiliikumisel ümbrusega kõige enne kontakti ja et siin asetsedes suudab osa neist distantsiretseptoritena juba aegsasti reageerida ka kaugel paiknevatele esemetele. Muus osas aga asetsevad eksteroretseptorid üle kogu keha välispinna hajutatult. Eksteroretseptorite omapäraks vastandina enamikule interoretseptoritele on asjaolu, et neis tekkiv impulss jõuab organismi teadvusse, s. o. eksteroretseptoreid tabav ärritus on aistitav. See kõige varemalt tundmaõpitud retseptorite liik kannab anatoomilises kirjanduses sageli meeleorganite nimetust. Interoretseptorid signaliseerivad samuti ajukoorde kõikidest muutustest, mis tekivad organismi sisemuses, kuid nende ärritustest on üksnes vähesed otseselt aistitavad ja needki enamikus valuna. Küll aga põhjustavad nad organismis üldise heaolu-, ebamugavus-, roidumus-, nälja-, janu- jt. tundeid. Retseptoris tekkinud erutus on refleksi- ehk analüsaatori tsentrumisse jõudes aluseks, mille põhjal toimub erinevate kehaosade või organite talitluse regulatsioon neuraalsel või neurohumoraalsel teel.

Kõige lihtsamalt ja ürgsemalt esinevad retseptorid selliste rakkudena (primaarsed meelerakud), mis toimivad niihästi ärritust vastuvõtvaina kui ka tekkinud erutuse edasijuhtijaina. Sellisteks primaarseteks retseptoriteks on silm ja haistmisorgan. Niihästi kepp- ja kolbrakud silma reetinas kui ka haistmisrakud ninakoopa haistmisepiteelis omavad ühel pool tuuma retseptoorset rakuala, vastaspoolel aga läheb rakukeha üle erutust juhtivaks närvikiuks (joonis 267).

Primaarsete meelerakkude (fülogeneetilises arenemiskäigus) närvirakkudeks muutudes läheb nende retseptoorne (ärritust närviimpulsiks ümbermuutev) talitlus üle närviraku dendriitide lõpmetele. Viimased paiknevad vabade närvilõpmetena koeelementide vahel, rakkude või mitterakuliste moodustiste pinnal. Selliseid vabu närvilõpmeid leidub niihästi selgrootuil kui ka vertebraatidel väga mitmesugustes organites (epiteelis, silelihaskoes, sidekoes, veresoonte seintes jm.). Veelgi edasise fülogeneetilise arengu käigus tekivad sellised retseptorid, milledes ärrituse vastuvõtmise ja erutuse juhtimise ülesannet täidavad kaks erinevat rakku. Siin nimetatakse retseptoorset rakku sekundaarseks ehk spetsiaalseks meelerakuks ja temaga tihedalt seostuvat (kontaktis olevat) aferentset närvikiu lõpet mittevabaks närvilõpmeks. Sellised retseptorid esinevad peaaegu üksnes selgroogsetel ja on esindatud kuulmis- ja maitsmisorgani ning mitmesuguste kapseldunud närvilõpmete näol.

Enamikus paiknevad retseptoorsed moodustised organismis hajusalt, üksikult, kuid nn. organretseptorites (nägemis-, kuulmis-, tasakaalu-, maitsmis- ja haistmisretseptorites) on retseptoorsed elemendid (rakud) tihedasti üksteise vastu või lähedusse koondunud.



Joonis 267. Retseptorite liike ja nende seostumine kesknärvisüsteemiga.

Närvideks nimetatakse närvikiudude paeljaid koondisi perifeerses närvisüsteemis. Närvid seovad kesknärvisüsteemi niihästi retseptoritega kui ka lõpporganitega, kandes esimesel puhul *aferentsete* ehk *sensiiblite* (organretseptoritest väljudes sageli ka *sensoorseteks* nimetatavate) ja teisel juhul närviimpulssi kesknärvisüsteemist perifeeriasse suunavatena *eferentsete närvide* nimetust. Vastavalt lõpporgani iseloomule eristatakse eferentsete närvide (närvikiudude) hulgas skeleti lihaseid innerveerivaid *motoorseid*, veresoonte seinas lõppevaid *vasomotoorseid*, siseorganite lihaskesta varustavaid *vistseromotoorseid* ja näärmerakkude eferentseid impulsse viivaid *sekretoorseid närve*. Enamik eferentseid närvikiude kulgeb motoorsetes närvides skeleti lihastesse; teised eferentsed närvid kuuluvad vegetatiivsesse süsteemi. Vegetatiivsete närvide omapärasuseks on asjaolu, et neid moodustavad närvikiud ei kulge kesknärvisüsteemist efektorisse katkestamatult (nagu see toimub motoorsete närvide puhul), vaid teataval perifeersel ganglionirakul ümber lülitudes.

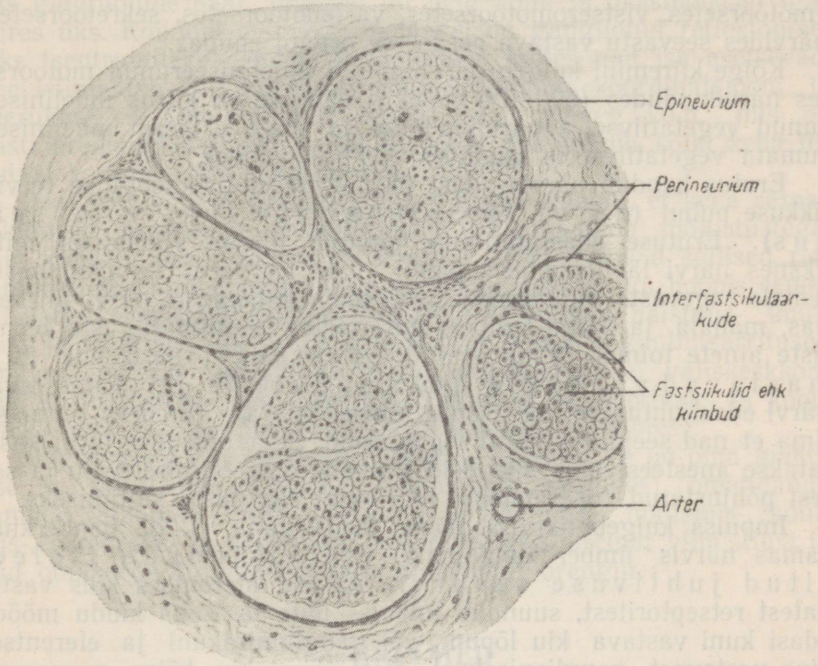
Akad. I. P. *Pavlovi* väitel varustub iga organ kolme liiki eferentsete närvidega (närvikiududega): *funktsionaalsete, vasomotoorsete ja troofiliste närvidega*. Funktsionaalsed ehk käivituslikud närvid suunavad organi talitlust, vasomotoorsete närvide kaudu reguleeritakse töötava või soikuva organi verevarustust ja troofilised närvid kohandavad organis toimuva ainevahetuse iseloomu ja ulatuse organi vastava funktsiooniseisundiga. Skeleti lihastes on funktsionaalseteks närvideks motoorsed ja näärmetes sekretoorsed närvid (närvikiud). Organi troofikat reguleerivaid impulsse kannavad oletatavasti kõik eferentsed närvikiud, kuigi neid mõnelt poolt on püütud seostada üksnes sümpaatiliste kiududega.

Tavaliselt leiduvad ühes ja samas närvis nii aferentsed kui ka eferentsed kiud segamini. See kehtib mitte üksnes seljaaju- ehk spinaalnärvide kohta, mida anatoomias iseloomustatakse seganärvidena (seganärvideks nimetatakse anatoomias närve, milledes sensiiblite kiudude kõrval leiduvad ka motoorsed kiud), vaid isegi selliste peaajunärvide kohta, mida tavaliselt iseloomustatakse kui puhtsensiibleid (sensoorseid) või puhtmotoorseid. Nii ühes kui teises leiduvad ikkagi üksikud vegetatiivsesse süsteemi kuuluvad närvikiud, mis suunduvad kas organitesse või organitest kesknärvisüsteemi.

Närvikiudude füsioloogiliselt eristatavad rühmad pole eristatavad morfoloogiliselt; üksnes füsioloogiline eksperiment ja degeneratsiooninähud, mis esinevad närvi läbilõikamise järel, selgitavad närvis esinevate kiudude iseloomu ja päritolu.

Ühes ja samas närvis esinevad väga erineva kaliibriga (paarist mikronist alates kuni 20 mikronini) närvikiud.

Erineva diameetri ja kvaliteediga kiud on närvides koondunud mitmesuguse suurusega k i m p u d e k s. Kimpude arv sõltub närvi jämedusest. Hoopis väikesed närvid koosnevad ainsast närvikimbust. Üldiselt vähenevad kimpude arv ja suurus perifeeria suunas. Samuti kehtib see ka närvikiudude arvu kohta teatavas närvis, kuigi viimasena mainitud väite suhtes esineb erandeid: närvikiudude hargnemise tõttu närviteel võib mõnel puhul närvikiudude arv närvis perifeerses suunas mõnevõrra kasvada.



Joonis 268. Hobuse näonärvi ristlõige.

Üksikkiud on närvis omavahel seostunud õrna sidekoelise strooma — e n d o n e u r i u m i varal; kimpe ümbritseb lamellaarse struktuuriga kihn — p e r i n e u r i u m — ning kimpe ühendav ja väljastpoolt kattev kohevakiuline (peamiselt longitudinaalses suunas kulgevatest kollageensetest kiududest moodustuv) sidekude kannab e p i n e u r i u m i nimetust (joonis 268).

Närvi värvus (valge või hallikas) sõltub teda moodustavate müeliniseerunud või müeliinitute kiudude arvulisest vahekorrast. Valge värvusega pea- ja seljaaju- (tserebrospinaal-) närvides on müeliniseerunud kiud suures ülekaalus ja nende juurtes müeliinitud kiud peaaegu puuduvad. Paljud vegetatiivsed (siseorganite) närvid on hallika värvusega, sest sellistes närvides on peamisteks elementideks müeliinitud kiud.

Närvirakud esinevad tserebrospinaalsetes närvides erandlikult; tavaline seevastu on nende leid vegetatiivsetes närvides.

NÄRVIKIUDUDE TALITLUS

Närvikiud on erutuslaine ehk närviimpulsi edasijuhtijaiks. Aferentsetes ehk sensiiblites närvides teostub impulsi edasikandumine kesknärvisüsteemi (pea- ja seljaaju) suunas, eferentsetes (motoorsetes, vistseromotoorsetes, vasomotoorsetes, sekretoorsetes) närvides seevastu vastava perifeerse organi suunas.

Kõige kiiremini kulgeb närviimpulss müeliniseerunud motoorsetes närvikiududes (60—100 m/sek.), väiksem on kiirus müeliniseerunud vegetatiivsetes närvikiududes ja kõige väiksem müeliniseerumata vegetatiivsetes kiududes (0,7—0,8 m/sek.).

Erutus kandub närvis edasi üksnes närvi füsioloogilise terviklikkuse puhul (*närvi füsioloogilise juhtivuse seadus*). Erutuse edasijuhtimine muutub närvis võimatuks mitte üksnes närvi läbilõikamise puhul, vaid ka närvi kinnisidumisel, temale tugevasti vajutamisel, verevoolu katkemisel närvi piirkonnas, madala ja kõrge temperatuuri mõjul ja mitmesuguste keemiliste ainete toimel. Niinimetatud *anesteetilised ehk tuimastavad vahendid* (kokaiin, novokaiin jt.) katkestavad närvi edasijuhtimisvõime üksnes lühemaks ajaks (mõneks tunniks), ilma et nad seejuures närvi vigastaksid. Selle omaduse tõttu kasutatakse anesteesivaid vahendeid loomade opereerimisel valu ja sellest põhjustatud (operatsiooni häirivate) liigutuste vältimiseks.

Impulss kulgeb närvikiududes isoleerituna, s. o. naaberkiule samas närvis ümber kandumata (*närvikiudude isoleeritud juhtivuse seadus*). Alanud aferentses kius vastavatest retseptoritest, suundub impulss ühte ja sama kiudu mööda edasi kuni vastava kiu lõpuni või ganglionirakuni ja eferentses kius vastavast ganglionirakust alates kuni kiu kõige peenemate hargusteni lõpporganeis. Igas närvis on väga erineva juhtesuunaga kiude, kuid ükski neist seejuures teiste kiudude kaudu kulgevate impulsside suunda ja iseloomu ei muuda.

NÄRVISÜSTEEMI FÜLOGENEETILINE ARENG

Nagu teised organid, nii on ka närvisüsteem läbi teinud keeruka arengutee, mis nähtub muuhulgas mitmesuguseid loomariigi esindajaid omavahel võrreldes. Kaasaegses loomariigis esineb närvisüsteem kolme põhivormi näol: 1) *hajusa, difuusse ehk võrkja vormi* näol (õõsloomadel), kus üksteisega jätkete varal seostunud närvirakud pole rühmitunud, 2) *ganglioosse vormi* näol, kus närvirakud on koondunud tavaliselt paarilisteks ganglionideks (esineb ussidel, limustel, okasnahksetel ja lülijalg-

setel), ning 3) selgroogsetele omase toruja närvisüsteemi näol, kus närvirakkude koondumine on veelgi kaugemale arenenud: enamik närvirakkudest on siin koondunud kesknärvisüsteemi hallollusesse ja väljaspool seda asetsevad vaid retseptoorsed ganglionirakud koos perifeerse vegetatiivse süsteemi ganglionirakkudega.

Hajusa närvisüsteemiga loomadel on ka liigutuste vorm suhteliselt lihtsam, kogu keha haarav.

Ussidel ja lülijalgsetel asetseb keha igas segmendis tavaliselt üks ganglionide paar, limustel on neid kolm ja okasnahkseil igas kiires üks. Kõikidel mainitud loomadel on ganglionid reflektoorseteks tsentrumiteks nendele kehaosadele, milles nad ise asetsevad. See võimaldab liigutuste suuremat eristumist, koordinatsiooni ja keerukust. Erilist tähtsust omab pea ganglion, mis on hästi arenenud limustel ja lülijalgsetel. See toimib kõiki keha liigutusi koordineeriva tsentrumina.

Pea ganglioni jõudsamat arengut tingib asjaolu, et keha eesosa liikumisel esimesena kokku puutub välismaailma mõjustustega. Siin kujuneb toidu haaramise aparaat, siin arenevad sellised retseptorid, mis võimaldavad informatsiooni hankida ka hoopis eemal seisvatest esemetest (distantsiretseptorid), nimelt haistmis-, kuulmis- ja nägemiselundid. Et haistmis-, nägemis- ja kuulmisärritused omavad juhtivat osatähtsust looma orienteerumisel väliskeskkonnas, siis kujunebki pea ganglion põhiliseks reguleerivaks ja koordineerivaks tsentrumiks kõigi teiste tsentrumite suhtes.

Selgroogsete närvisüsteemi eesosa — peaaju — on oma mahulise ja talitlusliku üleoleku (seljaajuga võrreldes) omandanud samade asjaolude tõttu: siin omavad haistmis-, maitsmis-, kuulmis-, tasakaalu- ja nägemisretseptor veelgi suuremat viimistlust ja nad omakorda tingivad peaaju tugevamat arengut.

AJUKELMED

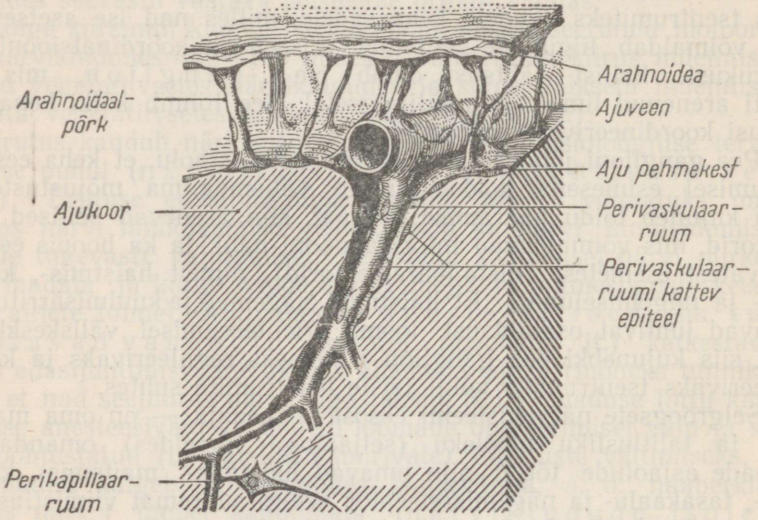
Kesknärvisüsteem, nii pea- kui ka seljaaju, on väljastpoolt kaetud kolme sidekoelise kestaga: kõvakelmega (*dura mater*), arahnoid- (ämblikuvõrk-) kelmega (*arachnoidea*) ja õrnkelmega (*pia mater*).

Väline kiuline soontekehv kõvakelme seostub ajukolju luudega, olles ühtlasi nende seespoolseks periostiks. Selgrookanalis on kõvakelme selgroolülidest eraldatud rasvkoega täitunud epiduraalõõne kaudu. Kõvakelme seespoolne endoteeliga kaetud pind on sile ja arahnoidkelmega ühineb ta vaid väheste veresoonte varal. Kummagi vahele jääb vähese tserebrospinaalvedelikuga täitunud subduraalõõs.

Luule kinnituvast kõvakelmest eralduvad tema kurdudena mediaalselt kulgev, aju poolkerade pikilõhes mõhnkehani tungiv ajusirp ja sellega perpendikulaarselt paigutunud, ajupoolkera-

sid ajukesest eraldav poolkuujas membranoosne telk. Esimene kinnitub ajukolju luude dorsaalsele keskjoonele ja kukeharjale, teine luisele telgile ja kaljuluu harjale.

Õhuke, poolläbipaistev ja soontekehv arahnoidkelme vastab ehituselt kereõõnte serooskestale. Ta väline, subduraalõõnt piirav ja endoteeliga kaetud pind on sile. Ajukäärudel seostub ta tihedalt õrnkelmega, eraldudes viimasest vagude kohal, mille tõttu kummagi vahele jäävad korrapäratud vedelikuga täidetud subarahnoidaalõõned (joonis 269).



Joonis 269. Aju piirav subarahnoidaalruum.

Soonterikas õrnkelme katab ajusubstantsi vahetult, tungides seejuures kõikidesse vagudesse ja osalt ajuvatsakestesse, kus ta moodustab soonepõimikuid. Veresoonte varal seostub õrnkelme tugevasti ajusubstantsiga.

SELJAAJU (*MEDULLA SPINALIS*)

Seljaaju on kuklamulgust ristluuni ulatuv selgrookanalis paiknev silinderjas, dorsoventraalselt pisut lamestunud kesknärvisüsteemi osa, mis koosneb telgmisest ehk aksiaalsest närvirakke sisaldavast hallollusest ja seda väljastpoolt mantlina katvast, närvikiududest moodustunud valgeollusest. Hallolluse keskel asetseb seljaaju pikuti läbiv, (tserebrospinaal-) vedelikku sisaldav tsentraalkanal. Eesosas läheb seljaaju kuklamulgu kohal üle piklikuks ajuks ja kaudaalselt lõpeb ta järsu ahenemise teel

tekkinud ajukuhikuga; viimase tipust väljub peen, seljaaju seesmistest kestadest moodustunud lõppniit.

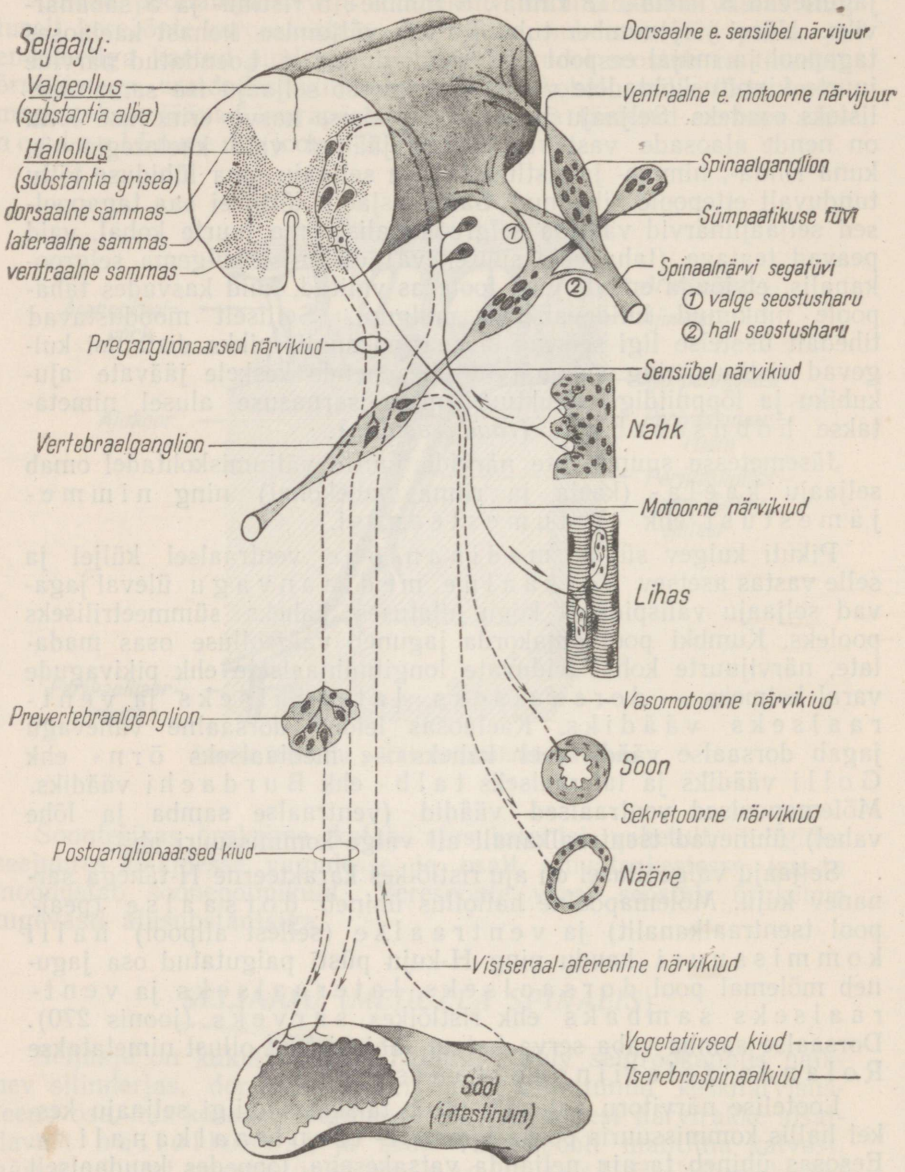
Seljaaju külgedelt väljuvad hobusel 42 paari seljaajunärve, mis jagunevad 8 kaela-, 18 rinna-, 6 nimme-, 5 ristluu- ja 5 sabanärviks. Närvi järjenumber tuletub tema väljumise kohast kaelaosas tagapool ja mujal eespool seisva lüli numbrist. Loendatud närvide juurte kinnituskohtadele vastavalt jaguneb seljaaju ise samanimelisteks osadeks. Seljaaju ja selgroo pikkuse kasvu erinevuse tõttu on nende alaosade vastavus püsima jäänud vaid kaelaregioonis, kuna rinna-, nimme- ja ristluuosas on seljaaju oma lühiduse tõttu tunduvalt ettepoole nihkunud. Sama asjaolu tõttu ei saa tagapoolsed seljaajunärvid väljuda selgrookanalist oma juurte kohal, vaid peavad teatava (tahapoole suureneva) distantsi kulgema selgrookanalis, et jõuda endale juba looteeas valitud, kuid kasvades tahapoole nihkunud lülidevahelise mulguni. Selliselt moodustavad tihedalt üksteise ligi seisvad ja selgrookanalis pikka distantsi kulgevad ristluu- ning sabanärvid ühes nende keskele jäävate ajukuhiku ja lõppniidiga struktuuri, mida sarnasuse alusel nimetatakse hobusesabaks (*cauda equina*).

Jäsemetesse suunduvate närvide juurte väljumiskohtadel omab seljaaju kaela- (kaela ja rinna vahekohal) ning nimmejämestust ehk -intumestsentsi.

Pikuti kulgev sügav mediaanlõhe ventraalsel küljel ja selle vastas asetsev dorsaalne mediaanvagu üleval jagavad seljaaju välispidiselt kogu ulatuses kaheks sümmeetriliseks pooleks. Kumbki pool omakorda jaguneb valgeolluse osas madalate, närvijuurte kohal leiduvate longitudinaalsete ehk pikivagude varal kolmeks — dorsaalseks, lateraalseks ja ventraalseks väädiks. Kaelaosas leiduv dorsaalne vahevagu jagab dorsaalse väädi veel kaheks — mediaalseks õrn- ehk Golli väädiks ja lateraalseks talb- ehk Burdachi väädiks. Mõlemapoolsed ventraalsed väädid (ventraalse samba ja lõhe vahel) ühinevad tsentraalkanali all valge kommissuuri abil.

Seljaaju valgeollusel on aju ristlõikes karakteerne H-tähega sarnanev kuju. Mõlemapoolne hallollus ühineb dorsaalse (peal-pool tsentraalkanalit) ja ventraalse (sellest allpool) halli kommissuuri kaudu ning H-kuju püsti paigutatud osa jaguneb mõlemal pool dorsaalseks, lateraalseks ja ventraalseks sambaks ehk ristlõikes sarveks (joonis 270). Dorsaalse samba vaba serva katvat läbipaistvat ollust nimetatakse Rolando želatiinsubstantsiks.

Lootelise närvitoru valendik püsib täiskasvanuilgi seljaaju keskel hallis kommissuuris peene toruna — tsentraalkanalina. Eesosas ühineb ta aju neljanda vatsakesega, lõppedes kaudaalselt medullaarkuhiku kohal vähese laiendiga. Seestpoolt on tsentraalkanal kaetud kihistumata, kõrgeprismalise epiteeliga sarnaneva (neuroglia rakkudest koosneva) ependüümiga.



Joonis 270. Seljaaju ja tema seos närvidega. (Osaliselt K l i m o v i järgi.)

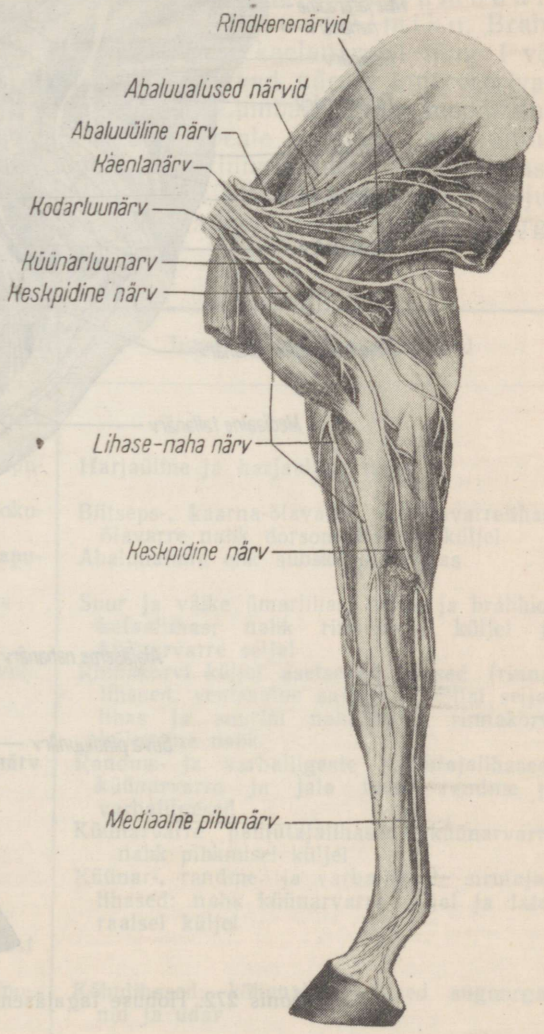
Seljaaju väljastpoolt katvad kestad sarnanevad peaaju kestadega ja ühinevad nendega kuklamulgu kohal. Vastandina aju kõvakestale ei kinnitu seljaaju kõvakelme mitte lülidele, vaid mõlema vahele jääb rasvkoega täidetud epiduraalõõs. Seljaaju kinnitub kõvakelmele hammassidemete varal.

SELJAAJU- EHK SPINAALNÄRVID

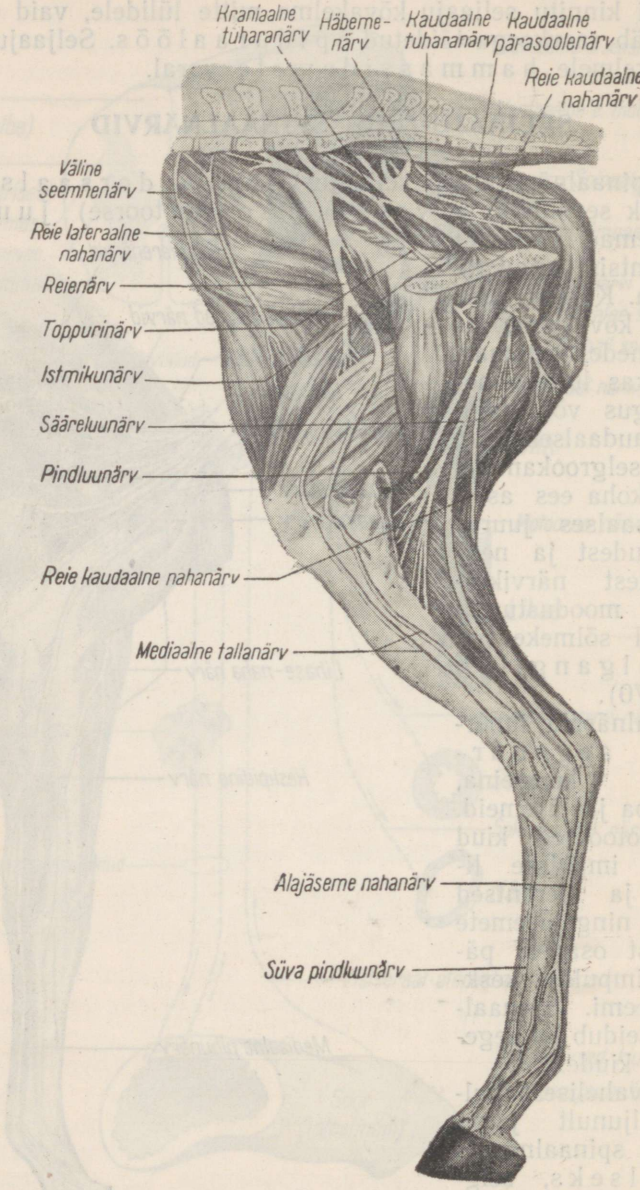
Iga spinaalnärv algab seljaajust kahe — dorsaalse (aferentse ehk sensiibli) ja ventraalse (motoorse) juurega, mis mõlemad väljuvad ajusubstantsist arvukate kiududena. Kumbki juur läbib aju kõvakelme lahus, ühinedes spinaalnärviks kas lülidevahelises mulgus või, nagu seljaaju kaudaalses osas, juba selgrookanalis. Ühinemiskoha ees asetseb dorsaalses juures närvirakkudest ja nendevahelistest närvikiududest moodustunud väike hall sõlmeke — spinaalganglion (joonis 270).

Spinaalnärvid innerveerivad seganärvidena kereseina, kaela, saba ja jäsemeid. Nende motoorsed kiud kannavad impulsse lihastesse ja aferentsed kiud kere ning jäsemete erinevatest osadest pärinevaid impulsse kesknärvisüsteemi. Spinaalnärvides leidub ka vegetatiivseid kiude.

Lülidevahelisest mulgust väljunult jagunevad spinaalnärvid dorsaalseks, selgroopealset lihastikku ja nahka innerveerivaks, ja ventraalseks, selgroost allpool asetseva-



Joonis 271. Hobuse eesjäseme närvid.



Joonis 272. Hobuse tagajäseme närvid.

tesse organitesse kulgevaks haruks. Välja arvatud kaelaosa, on ventraalharud tugevamad dorsaalsetest. Üksikult väljuvaid ja iseseisvalt kulgevaid spinaalnärve eristatakse regiooni nimetuse ja närvi järjenumbri abil. Nii kõneleme 1., 2. jne. *kaelanärvi* ventraalsest või dorsaalsest harust, 1., 2. ristluu- ehk sakraalnärvist jne. Rinnanärvide ventraalsed, roiete vahel kulgevad harud kannavad tavaliselt roietevaheliste ehk interkostaalnärvide nimetust; 5., 6. ja 7. kaelanärvi ventraalharud liituvad ühiseks *vahelihasenärviks*. Jäsemeisse kulgevate spinaalnärvide ventraalsed harud moodustavad isekeskis seostudes eesjäsemete kohal *brahhiaal-* ehk *õlavarrepõimiku* ja tagajäsemete kohal *lumbaal-* ehk *nimme-* ja *sakraal-* ehk *ristluupõimiku*. Brahhiaalpõimik moodustub 3 või 4 viimasest kaelanärvist ning 1 või 2 esimesest rinnanärvist ja temast väljuvad närvid innerveerivad peale eesjäsemete ka osa rinnaseinast. Lumbaalpõimik moodustub nimmenärvide ventraalsetest harudest peale viimase, mis liitub sakraalpõimikuga, ja sakraalpõimik ristluunärvidest ühes viimase lumbaalnärviga. Brahhiaal-, lumbaal- ja sakraalpõimikust väljuvad närvid ühes nende innervatsioonialaga on loendatud alljärgnevas (joonis 271 ja 272).

Närvi nimetus	Innerveeritavad moodustised
Brahhiaal- ehk õlavarrepõimikust väljuvad närvid:	
1. Abaluuüline ehk supraskapulaarnärv	Harjaüline ja harjaalune lihas
2. Lihase-naha ehk muskulokutaannärv	Biitseps-, kaarna-õlavarre ja õlavarrelihas; õlavarre nahk dorsomediaalsel küljel
3. Abaluualused ehk subskapulaarnärvid	Abaluualune ehk subskapulaarlihas
4. Kaenla- ehk aksillaarnärv	Suur ja väike ümarlihas, delta- ja brahhiokefaallihas; nahk rinnakorvi küljel ja küünarvarre seljal
5. Rinna- ehk torakaalnärvid	Rinnakorvi küljel asetsevad lihased (rinnalihased, ventraalne saaglihas, ülilai seljalihas ja suurim nahalihas); rinnakorvi külgseina nahk
6. Keskpidine ehk mediaannärv	Randme- ja varbaliigeste painutajalihased; küünarvarre ja jala nahk; randme ja varbaliigesed
7. Küünra- ehk ulnaarnärv	Küünarvarre painutajalihased; küünarvarre nahk pihkmisel küljel
8. Kodara- ehk radiaalnärv	Küünar-, randme- ja varbaliigeste sirutajalihased; nahk küünarvarre seljal ja lateraalsel küljel
Lumbaal- ehk nimmepõimikust väljuvad närvid:	
1. Niude-tagakõhu ehk iliohüpogastrikusnärv	Kõhulihased; kõhunahk; välised suguorganid ja udar

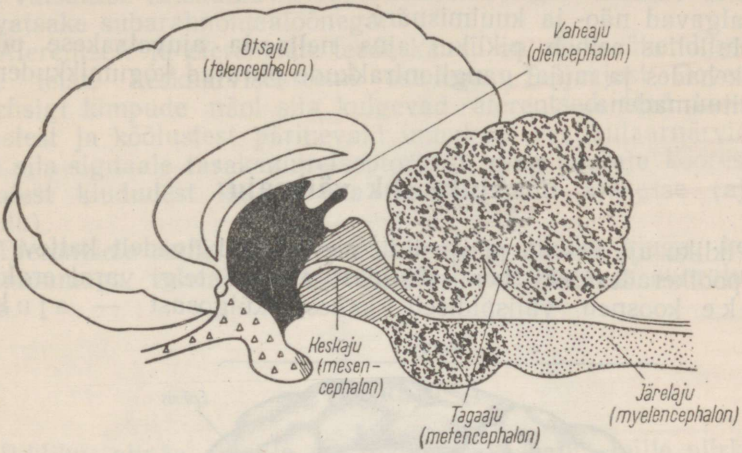
Närvi nimetus	Innerveeritavad moodustised
2. Niude-kubeme ehk ilioingvinaalnärv	Samad, mis eelneva närvi puhul
3. Väline seemne- ehk spermaatikusnärv	Munandikott, eesnahk, seemneväät, kremasterlihas, udar ja kõhulihased
4. Reie lateraalne nahanärv	Nahk reie ees- ja mediaalküljel ning põlveliigese kohal
5. Reie- ehk femoraalnärv	Neljapäine lihas, niude-, nimme-, rätsepa-, harja- ja õrnlihas; nahk reie ja sääre mediaalpinnal
6. Toppuri- ehk obturatoorius-närv	Väline toppurilihas, harjalihas, lähendajalihased ja õrnlihas ning veisel ja seal ka seesmine toppurilihas
Sakraal- ehk ristluupõimikust väljuvad närvid:	
1. Kraniaalne tuhara- ehk gluuteusnärv	Tuharalihased
2. Kaudaalne tuhara- ehk gluuteusnärv	Tuharalihased ja reie kahepäise lihase algusosa
3. Reie kaudaalne nahanärv	Poolkileja ja poolkõõlusja lihase algusosad; nahk vaagna ja sääre lateraalsel ja tagapoolsel küljel
4. Häbeme- ehk pudendaalnärv	Seesmised suguorganid, pärasool ja lahkliha nahk
5. Kaudaalne pärasoole- ehk hemorroidaalnärv	Pärasool, pärak ja emasloomadel häbe
6. Istmiku- ehk ishiaadikusnärv, mis reie kohal hargneb jäseme taldmisel küljel kulgevaks tibiaalnärviks ja dorsolateraalsel küljel kulgevaks fibulaarnärviks	Osa kahepäisest, poolkilejast ja poolkõõlusjast lihasest ühes kõikide sääre- ja jalalihastega; põlve-, kanna- ja varbaliigesed ühes kabja pehmete osadega

PEAAJU *(ENCEPHALON)*

Peaajuks nimetatakse koljuõõnes paiknevat kesknärvisüsteemi osa. Varajases looteeas ja madalamatel koljulistel koosneb ta kolmest osast — e e s-, k e s k- ja r o m b a j u s t. Edasise arengu kestel tekivad eesajust kaks osa — peaaju eesmist ja ülemist osa moodustav o t s a j u (*telencephalon*) ja selle taga ning all asetsev v a h e a j u (*diencephalon*). Ka rombaju areneb hiljem kaheks osaks — eespoolseks ajukesest ja ajusillast koosnevaks t a g a a j u k s (*metencephalon*) ja tagapoolseks p i k l i k u k s ehk j ä r e l a j u k s (*myelencephalon* ehk *medulla oblongata*) (joonis 273).

Piklik aju koos kesk- ja vaheajuga moodustab a j u t ü v e (*truncus encephali*). Eesaju koosneb kahest sügava longitudinaalse lõhega teineteisest eraldatud a j u p o o l k e r a s t ehk h e m i s f ä ä r i s t. Aju hemisfäärides paiknevate ruumide — a j u k ü l g-

vatsakeste kaudu jagunevad poolkerad vatsakeste all asetsevaks haistmisajuks (*rhinencephalon*) ja dorsaalseks ajumantliks (*pallium*).



Joonis 273. Hobuse ajutüvi ja külgvatsakeste põhi.

Piklik aju

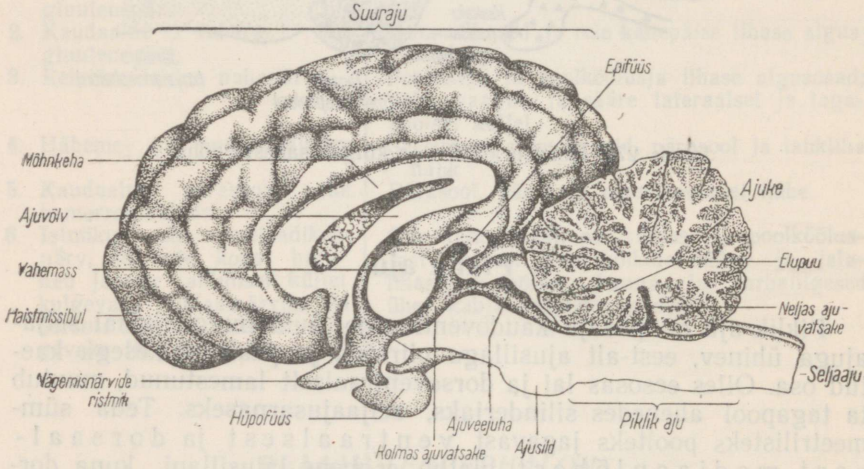
Piklik aju on peaaju kaudoventraalne, kuklamulgu kohal seljaajuga ühinev, eest-alt ajusillaga piiratud ja pealt ajukesega kaetud osa. Olles eesosas lai ja dorsoventraalselt lamestunud, muutub ta tagapool ahenedes silinderjaks, seljaajusarnaseks. Teda sümmeetrilisteks poolteks jagavast ventraalsest ja dorsaalsest mediaanlõhest ulatub esimene ajusillani, kuna dorsaalne lõhe lõpeb ajukese all asetseva 4. ajuvatsakese taga. Ventraalset mediaanlõhet mõlemalt poolt piiravaid ja ajusilla alla kaduvaid eenduvaid närvikiudude vääte nimetatakse püramiidideks. Seljaaju naabruses ristuvad mõlemapoolse püramiidi kiud isekeskis (püramiidide ristus), madaldades samal kohal ventraalset mediaanlõhet. Mõlemapoolset püramiidi lateraalselt piirav pikivagu, millest väljuvad 6. ja 12. ajunärvi juured, eraldab püramiide küljepoolsest kõrgendist — fatsiaalköbrukesest. Dorsaalse mediaanlõhe naabriteks on, nagu seljaajuski, kitsas õrnväät ja sellest lateraalselt kulgev laiem talbväät, mis ühes pikliku aju kohal pinnale tuleva Rolando väädiga moodustavad väätkehana pikliku aju dorsaalse ja külgosa. Neljanda ajuvatsakese taga mõlemapoolsed väätkehad lahknevad, kulgedes algul ette ja külgedele ning tõustes lõpuks ajukese kaudaalsete harudena üles.

Ventraalses suunas eenduvat keha pikliku aju ja ajusäärte vahekohal nimetatakse ajusillaks. Mõlemalt poolt ajukese külgharudena üles tõustes ühineb ta ajukesega. Tema taga paikneb väiksem ristkiudude väät — trapetskeha, mille küljelt algavad näo- ja kuulmisnärv.

Hallollus esineb piklikus ajus neljanda ajuvatsakese põhjas, väätkehades ja mujal ganglionirakkude piiratud kogumikkudena — närvituumadena.

Ajuke ehk väikeaju

Pikliku aju eesosa ja ajusilda ülevalt ja külgedelt kattev, suuraju poolkeradest ehk hemisfääridest ajukese telgi varal eraldatud ajuke koosneb välispidiselt kahest külgosast — ajukese



Joonis 274. Hobuse peaaju pikipoolitatult.

poolkeradest ehk külgsagaratest — ja nende vahel paiknevast pikuti kulgevast paaritust ajukese ussist. Ajuke ühineb (poolkerade osas) pikliku ajuga (ajukese kaudaalsed harud), ajusillaga (ajukese külgharud) ja nelikküngastikuga (ajukese ühendharud). Ajukese hallist koorollusest moodustunud välispind on vaoline. Tsentraalse paigutusega valgeollus tungib õhukeste hargnevate lehekestena kõikidesse käärudesse, moodustades longitudinaalsel lõikepinnal põõsataolise figuuri («elupuu») (joonis 274).

Ajukese poolt kaetud neljas ajuvatsake ühineb tagapool seljaaju tsentraalkanaliga ja eespool aju- ehk sülviuse veejuha kaudu kolmanda ajuvatsakesega. Vatsakese rombjas põhi

moodustub ajusillast ja piklikust ajust. Teravalt lõppevast kaudaalsest osast alates laieneb ta ajukese kaudaalsete harudeni, haarates viimaseid lateraalsete sopistena tagant. Külgedelt vatsakesse tungivad õrnkesta soonepõimikud muudavad vatsakese valendiku korrapäratuks. Külgosades ühineb neljas ajuvatsake subarahnoidaalõõnega.

Aferentsete ja eferentsete teede kaudu on ajuke ühenduses kõikide teiste kesknärvisüsteemi osadega. Seljaajust Goversi ja Flechsigi kimpude näol siia kulgevad aferentsed teed kannavad lihastest ja kõõlustest pärinevaid impulsse, vestibulaarnärvid toovad siia signaale tasakaaluretseptoritest ning suuraju koorest väljuvatest kiududest kulgeb osa kiude samuti ajukesse (ajusilla kaudu).

Eferentsete teede kaudu seostub ajuke pikliku ajuga, keskaju punatuumaga, vaheajuga, koorealuste tuumadega ja suuraju koorega.

Keskaju

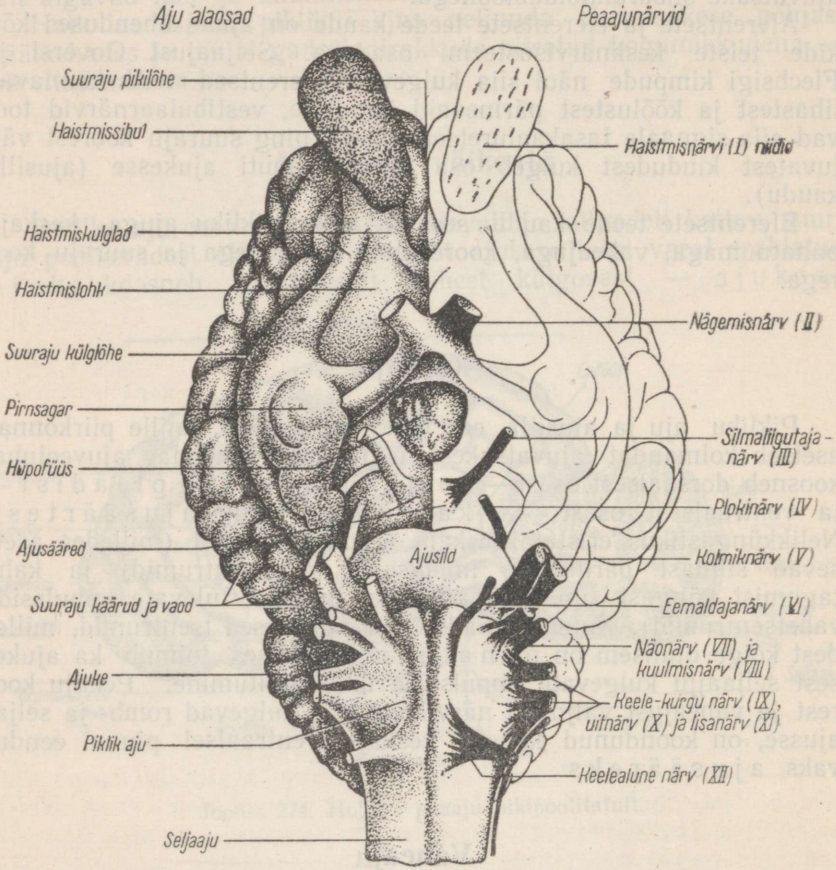
Pikliku aju ja ajusilla ees paiknev keskaju, mille piirkonnas asetseb kolmandat ajuvatsakest neljandaga ühendav ajuveejuha, koosneb dorsaalsest osast — nelikküngastiku plaadist — ja ventraalsest osast — katendist ning ajusäärtest. Nelikküngastikus eristatakse kaht eesmist küngast (milledes asetsevad silmast pärinevate impulsside vahetsentrumid) ja kaht tagumist küngast (milledes asetsevad kõrvast tulevate impulsside vahetsentrumid). Katendis paiknevad motoorsed tsentrumid, milledest kõige olulisem on punatuum; viimases toimub ka ajukesest seljaajju kulgevate impulsside ümberlülitumine. Peaaju koorest ja vaheajust väljuvad närvikiud, mis kulgevad romb- ja seljaajusse, on koondunud kaheks keskaju ventraalsel pinnal eenduvaks ajusääreks.

Vaheaju

Rõngakujulist kolmandat ajuvatsakest ümbritsev, keskaju ees asetsev ja dorsaalselt ajumantliga kaetud vaheaju moodustub tsentraalsest osast — nägemiskühmudest (*thalami optici*), dorsaalselt paiknevast epifüüsist ja ventraalselt asetsevast hallköbrust koos lehtri ja hüpofüüsiga ning hallköbru taga olevast nibukehast. Hallköber ja nibukeha koos moodustavad hüpotaalamuse piirkonna. Mõlemapoolsed nägemiskühmud seostuvad isekeskis vahemassi kaudu (joonis 274).

Nägemiskühmudes asetseb suur hulk närvituumi.

Haistmisaju moodustab aju poolkerade ventraalse osa, koosnedes parem- ja vasakpoolsest haistmissibulast, neist kaudaalses suunas väljuvatest haistmiskulglatest ja viimaste late-



Joonis 275. Hobuse peaaju basaalne pind. Peaaju parempoolsel küljel on näidatud tema alaosad ja vasakul poolel peaajunärvide väljumise paigad.

raalse ja mediaalse haru vahele jäävast haistmiskolmnurgast, mis on külgvatsakese põhjas asetseva juttkeha ventraalseks pinnaks. Lateraalsed haistmiskulglad lähevad kaudaalselt üle ajusäärte külgedel asetsevateks pirnsagarateks (joonis 275).

Kummagi aju külgvatsakese põhjal asetseb juttkehast tagapool ammonisarv, mis, kattes sadulataoliselt nägemiskühmu, läheb lateraalselt üle pirnsagaraks.

Kõik haistmisaju loetletud osad sisaldavad suure hulga hallollusest moodustunud vahetsentrumeid, mis haistmisimpulsse edasi annavad peaaju eri osadele ning neid impulsse seostavad nägemis- ja kuulmisimpulssidega.

Ajumantel

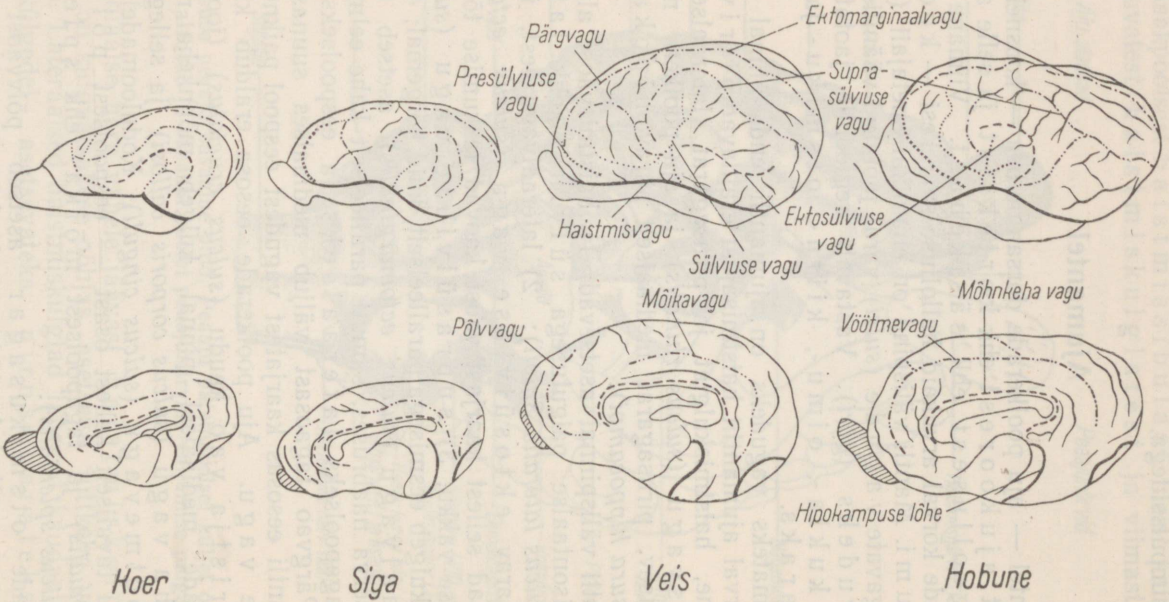
Ajumantel — aju poolkerade dorsaalne osa — koosneb perifeersest hallist ajukoorest ehk korteksist ja selle all asetsevast valgeollusest ehk säsikehast. Viimane sisaldab närvikiudude kõrval arvukaid hallolluse saarekesi — koorealuseid tuumi. Mantli välispind on enamikul imetajail (gürentsefaalid) sügavate vagude (*sulci*) varal jaotatud väänilise kuluga ajukäärudeks (*gyri*). Vastavalt regioonile jaotatakse aju poolkerad kukla-, oimu-, kiiru-, otsmiku- ja haistmissagaraks.

Olulisemateks vagudeks on ajumantli enda pinnal esinevate vagude kõrval ajumantlit haistmisajust eraldavad piirivaod — väljaspoolne, haistmiskulglat ja pirnsagarat lateraalselt piirav haistmisvagu (*sulcus rhinalis*) ja aju poolkera mediaalsel pinnal asetsev, pirnsagarat mediaalselt piirav hipokampuse lõhe (*fissura hippocampi*).

Ajumantli välispinnal asetsevad: 1) haistmisvaost algav, ligikaudu horisontaalse paigutusega sülviuse ehk lateraalvagu (*sulcus lateralis Sylvii*); 2) lateraalvagu eest, ülevalt ja tagant haarav ektosülviuse vagu (*sulcus ectosylvius*); üksikud osad sellest kaarjast vaost kaovad laskumise tõttu sügavalt sülviuse vakku; 3) suprasülviuse vagu (*sulcus suprasylvius*) kulgeb eesmisega paralleelselt, kuid kõrgemal; 4) ektomarginaalvagu (*sulcus ectomarginalis*) asetseb ajumantli dorsaalse serva naabruses, samuti paralleelselt kahe eelmisega; ta jaguneb tagapoolseks lateraalseks ja eespoolseks pärgvaoks. Pärgvao tagaosast väljub mediaalses suunas lingvagu. Mantli eesosas kaarjatest vagudest eespool paikneb presülviuse vagu. Aju poolkerade eesosa eraldub kiskjalistel tagaosast ristja vao kaudu (*sulcus cruciatus*) (joonis 276).

Poolkerade mediaalsel pinnal kulgeb mõhnkeha naabruses mõhnkeha vagu (*sulcus corporis callosi*) ja sellega paralleelselt vöötmevagu (*sulcus cinguli*). Koduloomadel koosneb vöötmevagu tavaliselt kahest osast — eespoolsest põlvvaost (*sulcus genualis*) ja tagapoolsest mõika- ehk spleniaalvaost (*sulcus splenialis*).

Poolkerade otsmikusagar asetseb põlvvaost eespool, kuklasagar mõhnkehast tagapool, kiirusagar otsmiku- ja kuklasagara vahepeal, oimusagar haistmisvao, sülviuse ja suprasülviuse vao vahel; haistmissagar moodustub haistmisajust.



Joonis 276. Peaajuvaod koduloomadel.

Valgeollusest moodustuvaid kiude on kolme liiki. Nii aferentse kui ka eferentse iseloomuga projektsioonikiud ühendavad ajukoort peaaju teiste osadega ja seljaajuga, assotsioonikiud seovad ajukoore eri osi ühes ja samas poolkeras ja kommissuurkiud liidavad vastaspoolseid poolkerasid isekeskis. Kommissuurkiududest moodustuvad suuraju pikilõhes asetsevad mõhnkeha, ajuvõlv ja ammoni sarvede vaheline kommissuur. Mõhnkeha ja ajuvõlv liituvad isekeskis ees- ja tagaosas.

PEAAJUNÄRVID

Ajubaasilt väljuvad 12 paari närve, millede märkimiseks kasutatakse nimetuste kõrval ka järjenumbreid, kusjuures närve loetakse, analoogiliselt seljaajunärvidele, eest tahapoole, ja nimelt (joonis 275):

1. ajunärv ehk haistmisnärv (*n. olfactorius*), mis nina haistmisregioonist suundub aju poolkerade eesosas sõelluu lohus paiknevasse haistmissibulasse paljude niidikeste näol.
2. ajunärv ehk nägemisnärv (*n. opticus*) algab silma reetinast ja ristub ajubaasil vastaspoolega.
3. ajunärv ehk silmaliigutajanärv (*n. oculomotorius*) innerveerib motoorse närvina silmalihaseid kui ka silma akommodeerivat rips- ehk tsiliaarlihast ja silma pupilli ahendavat vikerkesta ehk iirise sfinkterlihast.
4. ajunärv ehk plokinärv (*n. trochlearis*) innerveerib silma ülemist põiklihast.
5. ajunärv ehk kolmiknärv (*n. trigeminus*), kõige tugevam peaajunärvidest, algab ajusilla piirkonnast ja jaguneb juba ajukoopas kolmeks (siit ka nimetus) peaharuks: silma-, ülalõua- ja alalõuanärviks (*n. ophthalmicus, n. maxillaris* ja *n. mandibularis*). Kolmiknärv innerveerib: a) sensiiblite kiududega näo- ja suuremat osa peanahka, suu, nina ja silmade limaskesta ja hambaid, b) motoorsete kiududega mälumislihaseid, c) sekretoorsete kiududega pisaranääret ja d) maitsmiskiududega osa keeleseljast.
6. ajunärv ehk pöörajanärv (*n. abducens*) innerveerib motoorse närvina silma väljaspoolset sirglihast.
7. ajunärv ehk näonärv (*n. facialis*) on silmalaugude, kõikide näolihaste ning mõningate kaela- ja kõrvalihaste motoorseks närviks. Samal ajal innerveerib ta sekretoorsete kiududega lõua- ja keelealust süljenääret ning kannab aferentsete kiudude kaudu impulsse maitsmisretseptoritest.
8. ajunärv ehk kuulmisnärv (*n. acusticus*) väljub kõrvuti näonärviga pikliku aju eesosast ja innerveerib aferentselt sisekõrva (kuulmisala tiguharu ja tasakaaluala esikuharu kaudu).
9. ajunärv ehk keele-kurgu närv (*n. glossopharyngeus*) innerveerib maitsmiskiududega keelepära ja osa kurgu limas-

kestast, motoorsete kiududega kurgulihaseid ja sekretoorsete kiududega parotiidnääret.

10. ajunärv ehk uitnärv (*n. vagus*) kulgeb paralleelselt söögitoruga (olles kaelaosas liitunud sümpaatilise närviga) läbi kaela ja rinnaõõne kõhuõõnde, varustades nii aferentsete kui ka eferentsete (vegetatiivsete) kiududega kurku, hingamisteid, kopse, südant, veresooni, seedekanali näärmeid ja lihaskesta, neerusid ning teisi rinna- ja kõhuõõne organeid.

11. ajunärv ehk lisanärv (*n. accessorius*) innerveerib motoorse närvina trapets- ja rinnaku-pea lihast.

12. ajunärv ehk keelealune närv (*n. hypoglossus*) on motoorseks närviks kaelalihastele.

Ajunärvidest algavad kaheksa viimast paari piklikus ajus ja ajusillas asetsevatest närvituumadest.

NÄRVISÜSTEEMI VEGETATIIVNE OSA

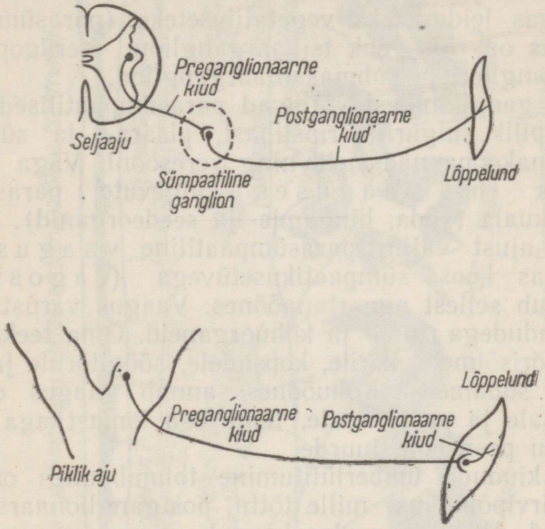
See osa tsentraalsest ja perifeersest närvisüsteemist, mis reguleerib liikumis- (lokomotoorsete) organite (skeleti lihaste) talitlust, kannab somaatilise ehk tserebrospinaalse närvisüsteemi nimetust. Temast erineb füsioloogiliste ja morfoloogiliste tunnuste poolest nn. vegetatiivne närvisüsteem, mille kaudu närvisüsteemi kõrgemad osad reguleerivad siseorganite ja veresoonte liigutuslikke reaktsioone (toonust) ning sekretsiooni kui ka organismis toimuvat ainevahetust.

Mõningatele füsioloogilistele erinevustele vaatamata on somaatiline ja vegetatiivne närvisüsteem omavahel tihedas talitluslikus sõltuvuses; nad mõjustavad teineteist vastastikku ja nii üks kui ka teine allub ajukoore reguleerivale talitlusele. Vegetatiivne närvisüsteem ei talitle iseseisvalt (nagu seda ekslikult väideti varemalt), mispärast õigusega ongi tema puhul loobutud «autonoomse närvisüsteemi» nimetuse kasutamisest.

Vastandina somaatilistele eferentsetele närvidele, mis, alates seljaaju ventraalsetes sarvedes paiknevatest motoorsetest närvirakkudest või ajutüve motoorsetest tuumadest, katkestumatult kulgevad innerveeritavasse organisse (skeleti lihastesse), on vegetatiivse närvisüsteemi eferentne tee madalamate (ajutüves ja seljaajus paiknevate) tsentrumite ja lõpporganite vahel alati kaheneuroniline, koosnedes esimesest, tsentraalsest ehk preganglionaarsest (ganglionieelsest) ja teisest, perifeersest neuronist. Vastavalt sellele jaotatakse ka vegetatiivsed närvikiud preganglionaarseteks (väljuvad müeliniseerunuina — valget värvust omavaina — kesknärvisüsteemist) ja postganglionaarseteks (algavad enamikus müeliinituina ehk hallidena perifeerse neuroni rakust ja kulgevad lõpporganisse). Vegetatiivse süsteemi perifeersel teekonnal tuleb närviimpulsil lõpporganisse ehk efektorisse jõudmiseks seega üks kord ümber

lülituda. Närviimpulsi edasipääsemist mainitud ümberlülituspaigas on võimalik tõkestada (ja sel teel ümberlülituspaika määrata) nikotiini toimel (nikotiinlahusega vastavat ganglioni määrides) (joonised 270 ja 277).

Postganglionaarsete närvikiudude arv on märgatavalt (kuni mitmekümnekordselt) suurem preganglionaarsete kiudude arvust, mille tõttu ainsa preganglionaarse kiu ärritus võib üle kanduda väga paljudele lihaskiududele või näärmerakkudele. Vaaguse kiududest näiteks võib igaüks ümber lülituda kuni 100 närvirakule:



Joonis 277. Sümpaatilise (ülal) ja parasümpaatilise (all) närvisüsteemi perifeerse osa skeem.

viimastest igaüks seostub kuni 100 näärmerakuga või lihaskiuga. Seega üksainus vaaguse kiud võib innerveerida kuni 10 000 rakku. Koeral innerveerivad kõigest 70 vaaguse preganglionaarset kiudu pankreast, peensoolt, neerupealiseid ja neere.

Vegetatiivses närvisüsteemis eristatakse anatoomiliste ja funktsionaalsete tunnuste põhjal sümpaatilist ja parasümpaatilist süsteemi, kusjuures kumbki neist omakorda koosneb tsentraalsest ja perifeersest osast. Nii sümpaatiline kui ka parasümpaatiline süsteem omab ühiseid kõrgemaid tsentrumeid ajukoores, juttkehas ja hüpotaalamuses, kuid samade süsteemide madalamad (ajutüves ja seljaajus paiknevad) tsentrumid asetsevad üksteisest lahus. Parasümpaatilise ehk kraniosakraalse süsteemi madalamad tsentrumid asetsevad kesk- ja piklikus ajus ning seljaaju ristluupiirkonnas, sümpaatilise ehk torakolumbaalse närvisüsteemi tsentrumid aga rinna- ja nimmeaju külgsarvedes.

Parasümpaatilised närvid väljuvad kesk- ja piklikust ajust (3., 7., 9. ja 10. ajunärvi koosseisus) kui ka seljaaju ristluuosast (vaagnanärvina); sümpaatilised närvikiud seevastu väljuvad seljaaju rinna- ja nimmeosa külgsarvedest (alates 1. rinnasegmendist ja ulatudes kuni 3. või 4. nimmesegmendini). Seljaaju kaelaosast ja nimmeaju lõpult vegetatiivseid närvikiude ei välju.

Vegetatiivse närvisüsteemi perifeerne osa, mis kesknärvisüsteemiga seostub tserebrospinaalnärvide motoorsete juurte koosseisus kulgevate kiudude varal, koosneb vegetatiivsetest närvidest või närvipõimikutest ja nende teedel asetsevatest vegetatiivsetest ganglionidest. Peas leiduvateks vegetatiivseteks (parasümpaatilisteks) ganglionideks on rips- ehk tsiliaarganglion, pterügopalatiinganglion, kõrvaganglion ja submaksillaarganglion.

Mainitud ganglionidest väljuvad parasümpaatilised kiud innerveerivad pupilli sulgurit, ripslihast, pisara- ja süljenäärmeid, kurgu- ja ninakoopa näärmeid ning veresooni. Väga laialdane on *uitnärvis* ehk *vaaguses* kulgevate parasümpaatiliste kiudude levikuala (süda, hingamis- ja seedeorganid).

Piklikust ajust väljuv parasümpaatiline *vaagusnärv* kulgeb kaelaosas koos sümpaatikusetüvega (*vagosümpaatikus*), eraldub sellest aga rinnaõõnes. Vaagus varustab parasümpaatiliste kiududega rinna- ja kõhuorganeid. Oma teekonnal annab ta harusid kõrisõlmele, kõrile, kopsudele, söögitorule ja *depressornärvi* südamele. Kõhuõõnes annab vaagus osa harusid maole, maksale ja pankreasele, teine osa temast aga kulgeb läbi solaarpõimiku peensoole juurde.

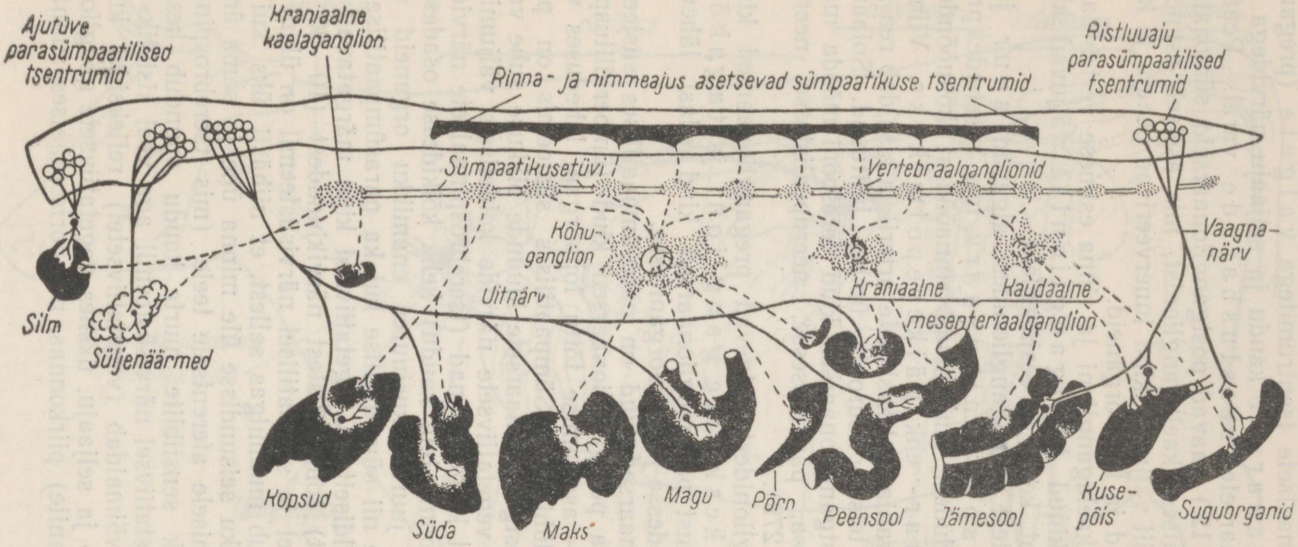
Vaaguse kiudude ümberlülitumine toimub alles organi seinas asetsevas närvipõimikus, mille tõttu postganglionaarsed kiud on siin lühikesed. Maos ja sooles kannab seinasisene ganglionirakke sisaldav närvipõimik vastavalt asukohale limaskestaaluse ehk *submukoosse* ja lihaskestasisese ehk *müenteerpõimiku* nimetust.

Vaagnaosas väljuvad parasümpaatilised kiud seljaajust kahe või kolme juurena ja liituvad siis ainsaks *vaagnanärviks*, mis innerveerib kusepõit, pärasoolt ja suguorganeid.

Sümpaatilisse süsteemi kuuluvad ganglionid jaotatakse *vertebraal-* ehk paravertebraal- ja neist perifeersemalt paiknevateks *prevertebraalganglionideks*. Vertebraalganglionid moodustavad koos neid seostavate närvikiududega mõlemal pool selgroo all sõlmja nöörina kulgeva *sümpaatikusetüve*.

Sümpaatikusetüvi ulatub kuklaluu piirkonnast kuni ristluu lõpuni. Kogu ulatuses sisaldab ta kummalgi pool selgroogu üle 20 *vertebraalganglioni*. Sümpaatikusetüve kaelaosas (mis kulgeb unearteri ja kõri naabruses) on vaid kaks või kolm ganglioni (*kraniaalne, keskne* ja *kaudaalne kaelaganglion*); tagapool aga vastab vertebraalganglionide arv üldiselt lülide arvule (joonis 278).

Seljaaju rinna- ja nimmeosas (alates 8. kaelasegmendist kuni



Joonis 278. Närvisüsteemi vegetatiivse osa skeem. Parasümpaatilised kiud on näidatud pidevate ja sümpaatilised kiud katkendjoonte näol.

3. või 4. nimmesegmendini) seostub sümpaatikusetüvi oma seljaajusiseste (spinaalsete tsentrumitega valgete (preganglionaarsete) seostusharude kaudu ja seljaaju närvidega hallide (postganglionaarsete) seostusharude varal. Peaaju närvid (3., 4., 10. ja 12.) saavad postganglionaarseid sümpaatilisi kiude üksnes kraniaalsest kaelaganglionist, mis asetseb esimeste kaelalülide kohal. Siit väljuvad kiud innerveerivad peaaju ja kaela veresooni, näärmeid ja teisi organeid.

Kaudaalse kaelaganglioni ja rinna esimese vertebraalganglioni liitumisest tekkinud tähtganglionist väljuvad kiud innerveerivad südant, kopse ja eesjäsemeid.

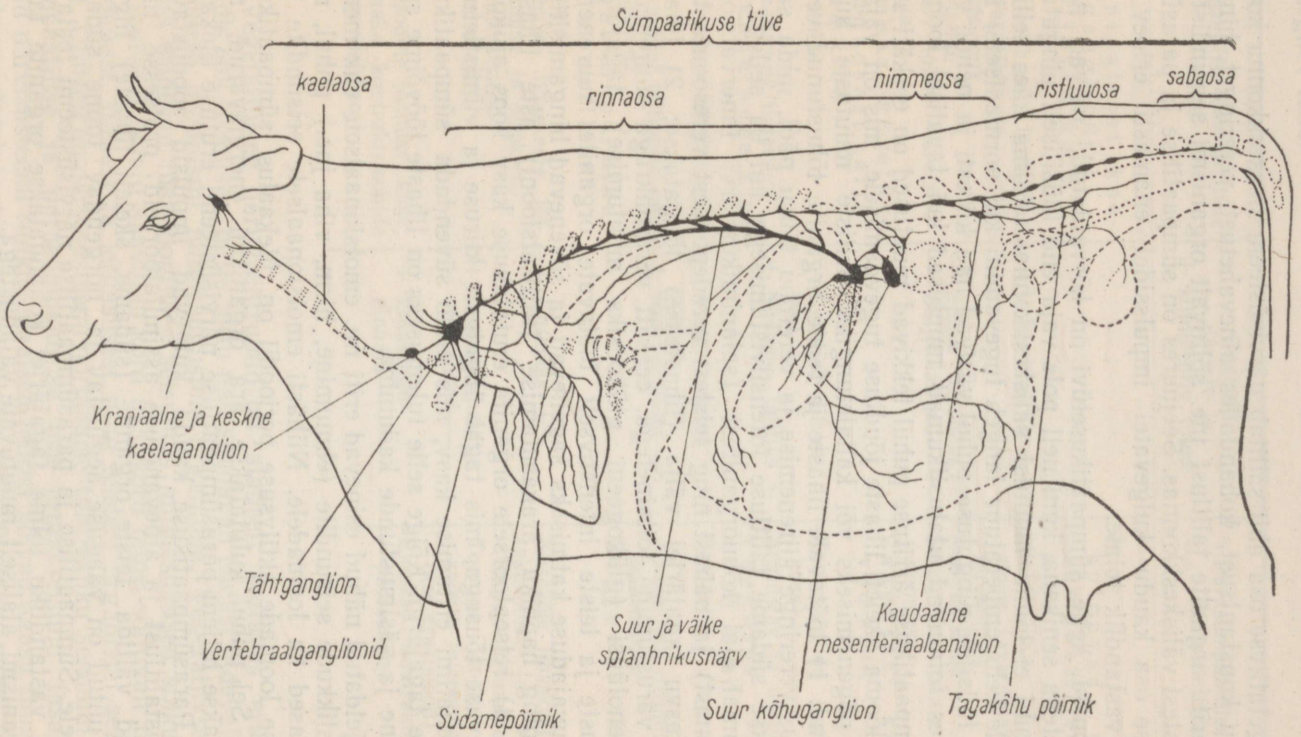
Tagapoolsetest rinnaganglionidest algavad suur ja väike sisuse- ehk splanhnikusnärv, mis, koosnedes preganglionaarsetest kiududest, suunduvad rinnaõõnest kõhuõõnde, minnes siin üle solaar- ehk päikesepõimikuks. Viimane asetseb kõhu- ja kraniaalsel keskmete arteril ja sisaldab rea ganglione, milledes kiud teisele neuronile ümber lülituvad. Solaarpõimikust suunduvad postganglionaarsed kiud veresooni mööda makku, soolestikku, maksa, pankreasesse, neerupealistesse, neerudesse ja põrna (joonis 279).

Nimmeganglionidest kulgevad preganglionaarsed kiud kaudaalsesse keskmete ganglioni ja tagakõhu põimikusse, kust postganglionaarsed kiud edasi lähevad pärasoolde, kuseteedesse ja suguorganitesse.

Preganglionaarsed kiud on parasümpaatilises süsteemis võrdlemisi pikad ja postganglionaarsed kiud (ümberlülituspaikade — ganglionide — asetsemise tõttu lõpporgani läheduses või hoopis selle seinas) lühikesed. Sümpaatilises süsteemis on preganglionaarsete ja postganglionaarsete kiudude pikkuse suhe vastupidine.

Vaatamata vegetatiivsete närvide koldelisele väljumisele kesknärvisüsteemist kulgevad nad (tserebrospinaalsete närvidega liitunult või veresoonte teid kaudu) keha kõikidesse osadesse ja kõikide organite juurde, kusjuures enamikku organeid üheaegselt innerveeritakse nii sümpaatilise kui ka parasümpaatilise närvisüsteemi poolt. Üldiselt on vegetatiivsed kiud märgatavalt peenemad (2—7 mikronit) somaatilistest närvikiududest (10—20 mikronit).

Vegetatiivsel ja somaatilisel närvisüsteemil on ühine aferentne lüli, mis nähtub muuhulgas sellest, et niihästi üks kui ka teine võib talitluslikku seisundisse üle minna ühe ja sama ärrituse toimel. Lisaks ühisele aferentsele teele (mis tserebrospinaalnärvide dorsaalsete ehk sensiiblite juurte kaudu suundub kesknärvisüsteemi) on vegetatiivsel närvisüsteemil aga veel «isiklik» aferentne süsteem, mis võimaldab (vegetatiivsetel) refleksidel kulgeda ka väljaspool pea- ja seljaaju, üksnes vegetatiivsete ganglionide (teatavate siseorganite) piirkonnas, nn. horisontaalses suunas.



Joonis 279. Veise närvisüsteemi sümpaatilise osa skeem. (O s s i p o v i järgi.)

Närvisüsteemi vegetatiivse osa talitlus

Vegetatiivse osa abil säilitab närvisüsteem sisekeskkonna koostuslikku konstantsust, kohandades ainevahetust, vereringet, hingamist, eritusorganite talitlust jne. sõltuvalt organismi seisundist ja muutustest väliskeskkonnas. Seejuures on sümpaatilise ja parasümpaatilise osa kaudu kulgevatel impulssidel enamasti erinev ja sageli vastandlik toime.

Loomad, kelle sümpaatikusetüvi on kõrvaldatud, näivad normaalsetena senikaua, kuni neil pole vaja end füüsiliselt pingutada ning kuni ei toimu muutusi väliskeskkonnas. Külma käes selliste loomade kehatemperatuur langeb tugevamini kui normaalsetel loomadel, füüsilise pingutuse puhul väsivad nad kiiresti ja nende vere koostises toimuvad ulatuslikumad muutused kui tavalisel loomal.

Sümpaatikuse ärrituse puhul tekkivad muutused on eeskätt suunatud looma skeleti lihaste jõudluse tugevdamisele, mis on vajalik looma põgenemiseks või kallaletungiks. Selliste muutuste hulka kuuluvad: 1) töötavate lihaste ja teiste organite tõhustunud verevarustus vereringe kiirenemise ja vererõhu tõusu näol, mida saavutatakse südame talitluse intensiivistumisega kui ka sellega, et veri samal ajal kõhuorganitest (splanhnikusnärvi innervatsiooni piirkonnast) ja nahast ning teistest veredepoodest veresoonte toonuse kasvu tagajärjel välja (lihastesse) tõugatakse; 2) lihaste parem varustumine toitainetega, eeskätt veresuhkruga suurenenud glükogenolüüsi (glükogeeni glükoosiks muutumise) tagajärjel; 3) lihaste ja teiste intensiivselt töötavate organite suurenenud hapnikuvajaduse katmiseks sagenevad ja süvenevad hingamisliigutused ning hapniku ärakasutamise (utilisatsiooni) aste lihastes tõuseb; 4) retseptoorsete organite erutatavuse kasv koos ajukoore erutatavuse tõusuga, mis tagab liigutuste kiiruse ja viimistletuse; 5) adrenaliini eritumise kasv, mis aitab süvendada sümpaatikuse ärrituse tagajärgi. Kõige selle tulemuseks on lihaste töövõime suurenemine ja väsimustunde kadumine.

Kirjeldatud nähud esinevad eriti nn. emotsionaalsete ehk meeleliigutuslikkude seisundite (ehmumine, hirm, viha jne.) puhul, mis on omased ka loomadele. Niihästi emotsionaalsete seisundite kui ka üldse loomade aktiivsuse perioodil on ülekaalus sümpaatikuse erutus. Sel puhul kulutatakse ära organismi energiavarud, mis taastatakse hiljem parasümpaatilise närvisüsteemi erutuse ülekaalu puhul. Parasümpaatikuse kaudu kulgevad impulsid soodustavad seedimistalitlust ja ainevahetuse assimilatoorseid protsesse ning püüavad vältida teiste organite (südame, skeleti lihaste) liigset tööd. Tuntud on vaaguse aeglustav ja nõrgendav toime südame talitlusele. Sümpaatilise ja parasümpaatilise närvisüsteemi teataval määral vastandliku toime tagajärjel kohandatakse organite talitlus organismi alaliselt muutuvate vajadustega.

Mõningad näited sümpaatilise ja parasümpaatilise närvisüs-

teemi erutusseisundi või ärrituse vastassuunalisest toimest esitab alljärgnev tabel.

Sümpaatilise osa ärrituse toime	Organid — pärssiv ja + stimuleeriv toime	Parasümpaatilise osa ärrituse toime
Kraniaalsest kaelaganglionist väljuvad kiud		3. ja 5. ajunärvis kulgevad parasümpaatilised kiud
Sfinkterlihase lõtvumine (avardajalihase kontraktsioon)	— Iirise lihastik +	Sfinkterlihase kontraktsioon (avardajalihase lõtvumine)
Lõtvumine	— Silma ripslihas +	Kontraktsioon
Pärssiv toime sekretsioonisse	— Süljenäärmed +	Stimuleeriv toime sekretsioonisse
Sümpaatikusetüve rinnaosast väljuvad kiud		Vaaguses kulgevad kiud
Lõtvumine	— Bronhide lihaskest +	Kontraktsioon (toonuse kasv)
Kiirendav ja tugevdav	+ Südame talitlus —	Aeglustav ja nõrgendav
Splanhnikuse kiud		Vaaguses kulgevad kiud
Peristaltika nõrgenemine	— Magu ja peensool +	Peristaltika tugevnemine
Adrenaliini eritumise suurenemine	+ Neerupealised —	Adrenaliini eritumise vähenemine
Tagakõhupõimiku sümpaatilised kiud		Vaagnanärvikiud
Kusepõie lihaskesta lõtvumine ja sfinkteri kontraktsioon	∓ Kusepõis ±	Kusepõie lihaskesta kontraktsioon ja sfinkterlihase lõtvumine
Toonuse tõus	+ Isassuguelundite veresooned —	Toonuse langus (veresoonte laienemine, peenise erektsioon)
Veresoonte toonuse kasv; emaka kontraktsioonide tugevnemine	+ Emassuguelundid —	Emaka kontraktsioonide pärssumine

Vegetatiivsed närvitsentrumid on alaliselt teatavas erutusseisundis ehk toonuses, mille tõttu nad saadavad endast pidevalt välja impulsse organismi mitmesugustele organitele. Vegetatiivses toonuses esinevad füsioloogilises seisundis mitmesugused kõikumised, kusjuures ülekaalu saavutab kord üks, kord teine, sõltuvalt tööst ja puhkusest, näljast ja küllasusest ning teistest organismi seisunditest. Üldiselt on närvisüsteemi normaalse talitlusliku seisundi puhul sümpaatilise ja parasümpaatilise osa erutusseisund tasakaalus. Kuid närvisüsteemi funktsionaalsed häired võivad kaasa tuua tasakaalu puudumise, mida sümpaatikuse mõju ülekaalu puhul nimeta-

takse sümpatikotooniaks ja parasümpaatikuse mõju ülekaalu puhul vagotooniaks ehk parasümpatikotooniaks.

Muutunud väliskeskkonna tingimustes, kus on vaja organite talitlust ümber korraldada, kanduvad suuraju koorest väljuvad impulsid esmalt kõrgematesse vegetatiivsetesse tsentrumitesse ja siit organitesse kas otseselt vegetatiivsete närvide kaudu või ka endokriinorganite poolt produtseeritud hormoonide vahendusel.

Sümpaatikusekiudude lõpmetest kandub erutus organitesse (välja arvatud higinäärmed) sümpatiiniks nimetatava mediaatori kaudu, mis oma toimelt sarnaneb adrenaliiniga. Parasümpaatiliste kiudude postganglionaarsetes lõpmetes tekib atsetüülkoliin. Mediaatorid avaldavad kehasse süstituina samasugust toimet nagu vastavate vegetatiivsete närvide ärritus. Peale kehaomaste ainete võib analoogilist mõjustust saavutada ka mõningate teiste keemiliste vahenditega. Aineid, mis toimivad võrdselt sümpaatilise närvisüsteemiga, nimetatakse sümpatikomimeetilisteks ehk sümpatikotroopseteks (adrenaliin, efedriin jt.) ja parasümpaatikusega võrdselt toimivaid aineid (koliin, karbokoliin, eseriin, proseriin jt.) parasümpatikomimeetilisteks ehk vagotroopseteks. Viimaseid soovitatakse mõnelt poolt loomadele kasutada inna stimuleerimiseks, sest vagotooniaga kaasneb munasarjade ja teiste suguorganite talitluse elavnemine.

Niinimetatud vegetatiivsetest mürkidest ergotamiin halvab erutuse ülekannet postganglionaarsetelt sümpaatikusekiududelt lõpporganisse; parasümpaatiliste kiudude suhtes avaldab analoogilist toimet atropiin.

REFLEKSITSENTRUMID JA NENDE OMADUSED

Refleksitsentrumiks nimetatakse kesknärvisüsteemi hallolluses asetsevate närvirakkude kogumit, mis ühiselt võtavad osa teatava reflektoorse akti täitmisest. Ühe ja sama refleksitsentrumina toimivad närvirakud asetsevad tavaliselt ruumiliselt üksteise läheduses, kuid teatavad tsentrumid võivad moodustuda ka üksteisest lahusseisvatest rakkudest. Füsioloogilises mõttes on refleksitsentrum närvirakkude ajutiselt tekkiv funktsionaalne seos teatava reflektoorse akti ehk protsessi teostamiseks.

Üks ja sama närvirakk võib osa võtta kord ühest, kord teisest reflektoorsest protsessist. Nii toimivad piklikus ajus asetsevad motoorsed ganglionirakud, milledest väljuvad pehme suulae lihaseid innerveerivad motoorsed närvikiud, kord neelamistsentrumi koosseisus, teisel puhul aga ka oksendustsentrumis.

Teatavate refleksitsentrumitena võivad toimida kõik kesknärvisüsteemi hallolluse alad ja isegi närvirakkude koondised perifeerses närvisüsteemis, välja arvatud aferentsete närvikiudude juurde kuuluvad spinaalsed ganglionid ja vastavad ganglionid aferentse-

tes peaajunärvides. Tsentrumites toimub impulsside ümbermuutumine ja nende ülekandumine aferentselt teelt eferentsele teele, seega ühelt neuronilt või ühtedelt neuronitelt teistele; spinaalganglionides aga asetsevad ganglionirakud aferentsete närvikiudude teedel ja siin mingit erutuse ülekandumist ühelt neuronilt teisele ei toimu.

Üldiselt juhivad teatavat reflektoorset protsessi mitmekorruseliselt paiknevad refleksitsentrumid, kusjuures kõige lihtsamaid reflektoorseid protsesse juhivad seljaajus asetsevad keskused ja kõige keerukamaid suunab ajukoor. Nii asetseb hingamistsentrum piklikus ajus ja alluvad keskused seljaajus; hingamisprotsesse mõjustavad samuti keskaju ja koorealused tsentrumid. Kõik mainitud keskused omakorda alluvad ajukoore reguleerivale talitlusele. Tavaliselt aga nimetatakse teatava reflektoorse protsessi tsentrumiks kesknärvisüsteemis just seda osa, millel vastavas reflektoorses protsessis on määrav ehk kõige väljapaistvam osa. Sellelt seisukohalt lähtudes peetaksegi hingamistsentrumi asukohaks piklikku aju, vaatamata sellele, et hingamisliigutused teatavates tingimustes võivad osaliselt taastuda ka spinaalloomal (seljaajus asetsevate hingamiskeskuste kaudu).

Tsentrumid juhivad erutuslaine aferentselt teelt eferentsele alati ühesuunaliselt. Selline polaarne juhtivus teostub erinevate neuronite kontakti paikades ehk sünapsides. Refleksitsentrumites toimub erutuse laialivalgumine ehk irradiatsioon, mille tagajärjel vastusreaktsioonist võivad osa võtta mitu tsentrumit ja teataval määral kogu närvisüsteem. Mõne aja pärast koondub erutuslaine oma lähtekohta uuesti tagasi (erutuslaine kontsentratsioon).

Tsentrumit läbides aeglustub erutuslaine kulg. Kesknärvisüsteemis kulgeb erutus märgatavalt aeglasemalt kui mööda aferentset närvi. Refleksi tsentraalne (mööda kesknärvisüsteemi kulgemise) aeg on seda pikem, mida rohkem sünapse läbib reflektoorne erutus. Suhteliselt lühiajalise refleksi näitena mainime nn. põlvekedra- ehk patellaarrefleksi. Selle kestusest (inimesel keskmiselt 5,3 millisekundit) aga langeb seljaaju läbimisele ise juba üle 2 millisekundi.

Refleksitsentrumi edasiseks omapäraks on erutusrütmi transformeerimine; selle tagajärjel võivad keskusest väljuvad erutuslained: 1) kas ühtida tsentrumisse saabuvate erutuslainete rütmiga, 2) ainsat erutuslainet edasi suunata erutuslainete valangu näol või 3) vastata mitte igale siia jõudnud erutuslainele.

Tavaliselt on kesknärvisüsteemist töötavasse organisse kanduvate impulsside sagedus suhteliselt sõltumatu ärrituse sagedusest, s. o. reflektoorsed impulsid ei korda mitte paratamatult ärrituse rütmi. Eriti selgesti avaldub see tsentrumite omadus ühekordsete ärrituste puhul. Aferentse närvi ühekordse ärrituse korral lähetatakse kesknärvisüsteemist töötavasse organisse rida erutuslaineid,

mistõttu piltlikult öeldakse, et «ühekordsele püssilasule vastavad närvitsentrumid automaadivalanguga». Sellega seletub muuseas asjaolu, miks skeleti lihased igasuguste ärrituste puhul vastavad tetaanilise kontraktsiooniga.

Kesknärvisüsteemist (refleksitsentrumitest) väljuvate erutuslainete sagedus võrdub ühes sekundis 50—200-ga. Mida suurem on erutuslainete sekunditihedus ja mida suurem impulsse kandvate närvikiudude arv, seda tugevam on vastava lihase kontraktsioon või näärme sekretoorne talitlus.

J ä r e l t o i m e k s nimetatakse tsentrumi omadust erutuslaineid välja saata ka siis, kui tsentrumisse saabunud aferentsed erutuslained on juba lõppenud; selle omaduse tõttu kestab vastus märgatavalt kauem vastavast ärritusest.

E r u t u s l a i n e t e liitmise ehk s u m m a t s i o o n i tagajärjel võivad tsentrumid vastata ka alakünniselistele ärritustele, mis saabuvad tsentrumitesse kas üksteise järel (järjestikuline summatsioon) või üheaegselt erinevaid aferentseid teid kaudu (ruumiline summatsioon). Järjestikulise summatsiooni nähtused seletuvad asjaoluga, et iga väiksemagi erutuslaine tagajärjel tsentrumi erutatavus kasvab, kuni lõpuks väljub vastus isegi alakünniselisele ärritusele.

T s e n t r u m i t e p l a s t i l i s u s e k s nimetatakse nende võimet oma reguleerivat talitlust muuta. Nii võivad seede- ja hingamisorganite talitlust reguleerivad tsentrumid, mis oma impulsse lõpporganitesse saadavad vaagusnärvi kaudu, hakata pikkamööda reguleerima eesjäsemete liigutusi juhul, kui kokku õmmeldakse vaagusnärvi tsentraalne ots jäsemenärvide distaalse otsaga (joonis 280). Sama omaduse tõttu võivad kesknärvisüsteemi vigastuse tõttu tekkinud häired (sensiiblid või motoorsed halvatused) aja jooksul kaduda, sest vigastatud või kaotsiläinud kesknärvisüsteemi osa ülesande võtavad üle naabertsentrumid. Refleksikeskuste plastilisus tagab organismile kohanemistingimused talitluslikkude häirete puhul, asendades sel teel kõrgematel loomadel suurel määral kaotsiläinud organite regeneratsiooni- ehk taastekkevõime.

T s e n t r u m i t e t o o n u s e k s nimetatakse nende omadust pidevalt välja saata erutusimpulsse. Motoorsete närvide läbilõikamise korral jäsemelihased lõtvuvad. Sellest järeldub, et nad saavad kesknärvisüsteemist pidevalt toniseerivaid impulsse, mis närvide läbilõikamisel enam lihasesse ei jõua. Lihaste lõtvumise nähtus esineb ka vastavate aferentsete närvide läbilõikamise puhul, mis osutab tsentrumite toonuse reflektoorsele iseloomule. Eriti tugevat toniseerivat toimet avaldavad skeleti lihastikule pikliku aju ning kesk- ja vaheaju tsentrumid.

Refleksitsentrumite ainevahetus on närvikiudude omast mitmekordselt suurem. Koera peaaju 100 g kasutab näiteks 1 minutis keskmiselt 10 ml hapnikku, 100 g närve aga võrdse aja jooksul vaid 0,027 ml. Refleksitsentrumite hapnikutarve on lihaste omast umbes 20 korda ja maksakoe omast 10 korda suurem. Seepärast on refleksitsentrumid (ja seega kogu kesknärvisüsteemi hallollus) väga tundlikud vereringehäirete suhtes ja isegi lühemaajaline verevoolu katkemine peaajus või vererõhu langus võib põhjustada teadvuse kadu (minestust). Kõige



Joonis 280. Jäseme hoiu normaliseerimine erinevate närvide kokkuõmblemise puhul. *A* — jäseme hoid 15. päeval pärast vaagusnärvi kokkuõmblemist õlavarre põimikuga, *B* — loom 2 kuud 15 päeva pärast operatsiooni ja *C* — 4 kuud pärast operatsiooni (vaaguse tsentrumi talitlus on ümber kujunenud jäseme liigutuste juhtimiseks).

intensiivsem on ainevahetus peaaju kõrgemates osades, eriti peaaju koores. Seetõttu talub ajukoor kõrgematel loomadel verevoolu (südame) seismajäämist ülimalt 5 minutit, peaaju tüvi (ajusäärte tsentrumid) 25—35 minutit ja seljaaju tsentrumid 40—60 minutit. Pärast mainitud aegade möödumist pole vastavate tsentrumite talitlus enam taastatav ja loom, kelle süda on seisnud üle viie minuti, pole peaaju koore rakkude vigastuse tõttu enam eluvõimeline. Vastavalt kõrgele ainevahetusele tekib ajukoore tsentrumites ka kiiresti väsimus.

Närvitsentrumite ainevahetusest võtavad osa niihästi süsihüdraadid, valgud ja rasvad koos vitamiinide ja spetsiifiliste fermentidega kui ka mineraalained. Seepärast igasugused ainevahetushäired tingivad häireid ka närvitsentrumite talitluses.

Närvirakkude inertsuseks nimetatakse nende omadust säilitada endas kaua endise erutusseisundi jälgi. Akad. I. P. Pavlov ütleb: «Kui närvirakkudel ei oleks inertsust..., siis poleks meil mingit mälu, me poleks suutelised midagi kätte õppima ja meil poleks mingeid harjumusi.» Võime erutuse jälgi säilitada on eriti välja kujunenud ajukoore rakkudel.

Refleksitsentrumite koordineeritud talitlus

Igasuguse refleksi teostumine sõltub teiste refleksitsentrumite seisundist ja viimaste omavahelistest suhetest. Sellist refleksitsentrumite vastastikust mõjustamist kesknärvisüsteemis nimetatakse nende *koordinatsiooniks*. Koordinatsioon võimaldab täpseid ja kooskõlastatud liigutusi lihaste kindlates rühmades. Üksnes koordinatsiooni tõttu on võimalikud lihaste isoleeritud liigutused, s. o. erutuse kulg mööda kindlaksmääratud teed, vaatamata erutuse omadusele irradieeruda ehk naaberaladele üle kanduda. Sama omaduse tõttu võib ühte ja sama reflektoorset liigutust põhjustada väga erinevate retseptiivsete alade ärritus (näiteks jäsemete painutus järgneb mitte üksnes jäsemelihaste sirutusele, vaid ka naha erinevate alade ärritusele). Siit järeldub, et üks ja sama eferentne neuron võib kuuluda mitme refleksikaare koosseisu. Üldiselt ongi aferentseid neuroneid kesknärvisüsteemis eferentsetest umbes 5 korda rohkem. Kuid vastupidi — ka ainus aferentne neuron võib ühenduses olla väga mitme eferentse neuroniga, aga vastava koordinatsioonimehhanismi tõttu teostub ka sel puhul võimalikest reflektoorsetest aktidest vaid ainus või teostuvad vähesed.

Närviimpulsi kulgu mööda teatavat teed võimaldavad samaaegselt naaberalades tekkivad pidurdusseisundid. Kui reflektoorne akt teostub antagonistliku talitlusega lihastes, siis sel puhul kaasneb painutajalihaste tsentrumi erutusega alati sirutajalihaste tsentrumi pidurdus ja ümberpöördult. Sünergistliku talitlusega lihaste tsentrumid aga erutuvad üheaegselt. Tsentrumite selline vastastikune sõltuvus on tingitud lihaste- ja kõõlustesiseste retseptorite ärritusest. Ajukoore talitluse vahendusel võivad tsentrumid omavahelisi suhteid muuta — nad võivad põhjustada teisi liigutuste vorme ja erinevat kiirust.

Dominandiks nimetatakse tsentrumi sellist tugevat erutusseisundit, mille kestel ta ei pärsi mitte üksnes teiste tsentrumite kaudu kulgevaid reflekse, vaid milla! tema enda erutusseisund igasuguse kesknärvisüsteemis kulgeva ärrituse tagajärjel veelgi suureneb. Dominandi seisundis viibiv tsentrum nagu tõmbab enda külge kõik teised erutusimpulsid. Nii näiteks isaskonna embamisrefleksi puhul ei põhjusta naha mistahes ärritus looma liikumist, vaid üksnes eesjäsemete lihaste reflektoorne kontraktsioon tugevneb.

Tsentrumite koordineeritud talitluse tõttu ei kulge refleksid tavaliselt isoleeritult, vaid üksteisele järgnevate refleksides reana, kusjuures eelnev refleks on järgneva väljakutsujaks. Selliste *ahelrefleksi*de näol toimub näiteks loomade liikumine. Eriti keerukatena võivad ahelrefleksid esineda mitmesuguste *instinktiivsete toimingute* puhul (näiteks lindude ja sipelgate pesaehitus).

SELJAAJU REFLEKTOORNE TALITLUS

Seljaaju talitlus on mitmeti sõltuv peaaju, eeskätt ajukoore talitluslikust seisundist. Peaaju mõjustuste vältimiseks uuritakse seljaaju reflektoorset talitlust nn. spinaal- ehk seljaajuloomal, s. o. loomal, kellel pea on ära lõigatud (spinaalkonn) või kellel seljaaju on pikliku aju tagant läbi lõigatud. Mainitud operatsioonile järgneb liigiti erinevat aega kestev spinaalseks šokiks nimetatav seisund, mille kestel seljaaju reflektoorne talitlus väga madalale langeb. Algul kaovad kere ja jäsemete liigutusrefleksid hoopis ja vasomotoorsete tsentrumite halvatuse tõttu langeb vererõhk märgatavalt. Üldiselt on šoki tagajärjed seda raskemad, mida kõrgemal asetseb loom zooloogilises skaalas. Nii taastub seljaaju läbilõikamise puhul näiteks põlvekedra- ehk patellaarrefleks küülikul juba umbes 15 minuti pärast, ahvil aga alles kuu aja järel. On mõistetav, et seljaaju reflektoorset talitlust saab uurida vaid peale spinaalse šoki möödumist.

Spinaalkoeral säilivad jäsemete sirutus- ja painutusrefleksid, sügamisrefleks, roojamis-, urineerimis- ning lihtsamad vasomotoorsed refleksid. Vastavad refleksside tsentrumid paiknevad seljaajus segmenditi, tema pikkuse suhtes erinevates paikades. Vastava refleksitsentrumi asukohta määratakse seljaaju läbilõikamise varal erinevalt kõrguselt. Nii on leitud, et urineerimis- ja roojamistsentrumid asetsevad nimme- ja ristluuajus, vasomotoorsed ja higistamistsentrumid rinna- ja nimmeregioonis, ganglionirakud, milledest väljuvad eesjäsemeid motoorselt innerveerivad närvikiud, 5.—8. kaela- ja 1. rinnasegmendis ja vastavad tagajäsemete motoorsed tsentrumid nimmeajus.

Peamist hingamislihast — diafragmat — innerveeriv freenikusnärv väljub 5.—7. kaelasegmendis asetsevatest ganglionirakkudest, mis oma talitluseks saavad impulsse pikliku aju hingamistsentrumist. Seetõttu säilib looma hingamine vaid siis, kui seljaaju läbilõikamine teostatakse freenikusnärvi väljumise koha tagant, viimase kaelalüli kohalt. Kui aga freenikusnärv on eraldatud piklikust ajust (seljaaju on läbi lõigatud kuklamulgu kohalt), siis võib spinaallooma elus hoida üksnes kunstliku hingamise varal.

Seljaajuta imetaja loom (mammaal) ei suuda end liigutada, tema lihased kõhetuvad ja seljaajunärvid degenereeruvad; arusaadavalt on sellisel loomal kadunud ka kere ja jäsemete tundlikkus.

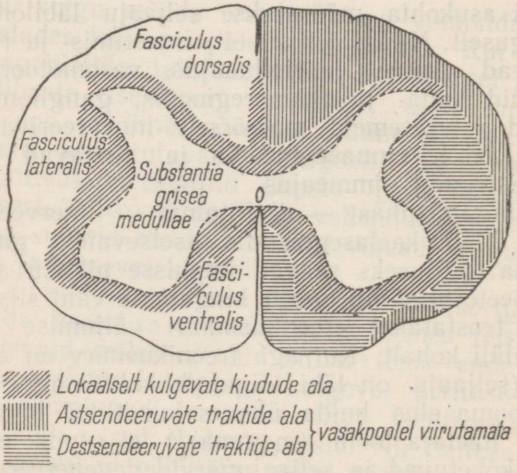
Impulsid suunduvad seljaajusse spinaal- ehk seljaajunärvide dorsaalsete (sensiiblite) juurte kaudu ja väljuvad siit kiududes, mis paiknevad seljaajunärvide ventraalsetes (motoorsetes) juurtes. Seljaajusse kandunud aferentsed impulsid lõpevad kas seljaajusisestes refleksitsentrumites või kanduvad seljaaju juhteteid kaudu edasi peaajusse.

Seljaajus, nagu mujal kesknärvisüsteemis, asetseb aferentse ja eferentse neuroni vahel tavaliselt erinev arv vaheneuroneid. Juba ainsagi vaheneuroni kaudu seostub aferentne neuron mitme

eferentse neuroniga, mis asetsevad seljaajus erineval nivool ja eri külgedel. Kui arvestada seda, et seljaajusse suunduv aferentne närvikiud hargneb kraniaalselt ja kaudaalselt kulgevateks harudeks ja et nendest omakorda väljuvad arvukad sekundaarsed harud, milledest igaüks võib seostuda ühe või mitme vaheneuroniga ning viimased arvukate eferentsete neuronitega, siis on arusaadav, et ainsa aferentse närvi ärritus võib põhjustada reaktsiooni väga ulatuslikul alal ja erinevates paikades. Erutuslaine üksikasjalisema suuna teatava refleksi puhul määrab ära erutus- ja pidurdusprotsesside vastastikune mõjustus, mis väldib erutuslaine liiga hajutatud levikut. Üksnes teatavatel mürgistusjuhtudel (strühniinimürgistus, teetanus) kulgeb tekkinud erutuslaine katkestamatult üle kogu kesknärvisüsteemi, millele järgneb kogu lihastikku haarav kontraktsioon.

SELJAAJU JUHTETALITLUS

Enamik seljaaju valgeolluse kiududest teostab sidet peaajuga, kandes aferentsete, sensiiblite ehk astsendeerivate kiududena erutusi peaajju ja eferentsete ehk destsendeerivate kiududena pea-



Joonis 281. Seljaaju valgeolluse kiudude jagunemine nende juhtesuuna ja juhteulatuse alusel.

ajust seljaajju. Seejuures on lähedase talitlusega kiud koondunud isekeskis juhteteedeks. Aferentsed ehk astsendeerivad juhteteed paiknevad peamiselt seljaaju dorsaalses väädis ja külgväädi pindmistes kihtides, eferentsed ehk destsendeerivad teed aga peamiselt ventraalses väädis ja külgväädi sügavamates kihtides (joonis 281).

Lihastest ja liigestest pärinevad (propriotseptiivsed) impulsid kulgevad peaajju üht või kaht teed kaudu. Kui impulss suundub ajukoorde, siis kasutab impulss dorsaalse juure kaudu seljaaju jõudes kiude, mis paiknevad õrn- või talbväädis; mainitud väätide tuumades (piklikus ajus) lülitub impulss ümber teisele neuronile, mis juhib impulsi vastaskülgsesse nägemiskühmu; siin toimub teistkordne ümberlülitumine ajukoorde suunduvatele kiududele. Need propriotseptiivsed impulsid, mis kulgevad ajukesse, lülituvad seljaajju jõudes ümber neuronitele, millede rakud asetsevad hallolluse dorsaalses sarves; siit kulgevad impulsid edasi kiududes, mis asetsevad valgeolluse külgväätide pindmistes kihtides (dorsaalses ja ventraalses spinotserebraaltraktis).

Keha väliskattest (nahast) väljuvad (eksterotseptiivsed) impulsid lülituvad seljaajju jõudes ümber teisele neuronile dorsaalses sarves. Siit suunduvad impulsid edasi kiude mööda, mis üle lähevad seljaaju teisele poolele ja mis paiknevad valgeolluse ventraalse väädi perifeerias (ventraalne spinotaalamustrakt) ning külgväädis (lateraalne spinotaalamustrakt). Enne ajukoorde jõudmist toimub nägemiskühmus impulsi teistkordne ümberlülitumine.

Ajukoorest motoorseid impulsse kandvad kiud kulgevad seljaajus lateraalse väädi sügavamas kihis ja lülituvad ümber ventraalse sarve motoorsetel ganglionirakkudel. Ajutüves paiknevatest refleksitsentrumitest algavad eferentsed kiud kulgevad seljaajus osalt lateraalses, osalt ventraalses väädis ja nad lülituvad ümber samuti ventraalsete sarvede motoorsetes rakkudes.

Ajukesest algavad eferentsed impulsid, mille kaudu tagatakse liigutuste viimistlus, kulgevad seljaajju mööda kolmeneuronilist teed. Esimene neuron moodustub ajukese koore Purkinje rakkudest, mille akson suundub ajukeses asetsevasse tipmelisse tuuma; siit algav teine neuron kulgeb keskaju punatuuma ja alles siin paiknev kolmas neuron saadab oma kiu seljaaju lateraalses väädis motoorsete närvirakkude juurde.

TAGAAJU (PIKLIKU AJU JA AJUSILLA) TALITLUS

Kõik impulsid, mis kulgevad seljaajust peaajusse või vastupidi, lähevad läbi pikliku aju; vastavalt sellele on impulsside edasijuhtimine üks olulisi pikliku aju ülesandeid. Seejuures osa närvikiude ristub seljaaju ja pikliku aju piiril (ajukoorest algavad püramiidteed ja osa sensiibleid kiude), mistõttu ajukoore või seljaaju vigastuste tagajärjed esinevad teisel pool ristumispaika vastaskiljel.

Samal ajal on piklik aju paljude refleksitsentrumite asukohaks. Piklik aju on seljaaju suhtes pealisehitus, milles seljaaju paljud lihtsamad refleksid ühendatakse ja koordineeritakse. Kõik aferentsed impulsid, mis eferentsetena 5-ndasse kuni 12-ndasse peaajunärvi edasi suunatakse, lülituvad uuele neuronile ümber tagaajus. Refleksid, millede tsentrumid paiknevad piklikus ajus, on fülöge-

neetiliselt nooremad, kuid keerukamad ja täielikumad kui seljaaju refleksid. Erutused saabuvad piklikku ajju võimalikult kõikidest kehaosadest ja paljudele neist on välja kujunenud stereotüüpsed (kindlakujulised) vastused juba sünniajal (näiteks seedeorganite reflektoorne talitlus). Piklikus ajus paiknevad järgmised refleksitsentrumid: 1) seedetalitlust korraldavad tsentrumid (imemis-, mälumis-, neelamis-, süljeeritus-, oksendus- jt. tsentrumid); 2) hingamisorganite talitlust reguleerivad tsentrumid (aevastus-, köha-, hingamis- jt. tsentrumid); 3) vasomotoorne ja südame talitlust pärssiv tsentrum; 4) higistamistsentrum (mis ühendab seljaaju segmentaarseid higistamistsentrumeid); 5) korneaalrefleksi tsentrum jt. Mainitud tsentrumite elutähtsa talitluse tõttu põhjustavad pikliku aju vigastused looma kohest surma. Pikliku aju tsentrumite erutus toimub neuraalse tee kõrval ka keemiliselt.

Bulbaarloomad (loomad, kel peaaju tüvi on pikliku aju eest läbi lõigatud) omavad spinaalloomaga võrreldes mõningal määral suuremat reageerimisvõimet ümbruskonna suhtes ja nad suudavad lihaste toonust ümber korraldada vastavalt pea asendile. Vastava toonuse muutmise aluseks on sisekõrva vestibulaaraparaadist ja kaela ning jäsemete retseptoritest siia kanduvad aferentsed impulsid.

A j u s i l l a kaudu teostub närvisüsteemi ees- ja tagapoolsete osade seostumine isekeskis kui ka pikliku ajuga.

AJUKESE TALITLUS

Ajukese ehk väikeaju peamine ülesanne seisab lihaste normaalse toonuse säilitamises ja liigutuste koordineerimises. Mida viimistletumad on looma liigutused, seda arenenum on ka vastava loomaliigi ajuke.

Ajukese ühepoolse vigastuse või ühepoolse kõrvaldamise puhul ilmuvad liigutushäired samal poolel — loom liigub vigastatud poole suunas ringi (maneežiliikumine), sest tervel poolel on lihaste toonus suurem ja nende kontraktsioonid jõulisemad. Liigutushäirete ilmumine samal kehapoolel seletub asjaoluga, et ajukese poolkeradest väljuvad eferentsed kiud kulgevad väikeajus algul vastaspoolele ja hiljem seljaaju piiril ristuvad nad teistkordselt, jõudes seega tagasi väljumispoolele.

Ajukese täieliku ekstirpatsiooni (kõrvaldamise) korral ei suuda loom algul üldse üles tõusta; hiljem toimub teatav kompensatsioon, kuid liigutused jäävad ikkagi korratuks: loom vaarub, kukub sageli ning teeb pea ja jäsemetega tarbetuid liigutusi. Täielikult ei kao liigutushäired ajukeseta loomal üldse.

Üldiselt on ajukese kõrvaldamise tagajärgedeks järgmised tunnused: 1) a t o o n i a — lihaste lõtvus; eriti avaldub see esialgu, hiljem asendub lihaste üldine atoonia ekstensorlihaste hüpertooniaga, mille tagajärjel jäsemed on üle sirutatud ja pea liiga taha

tõmmatud; 2) asteenia — kiire väsimine kestvate tarbetute liigutuste tagajärjel; 3) astaasia — võimetus normaalseks peahoiuks: pea ja kere kõiguvad kogu aeg ühele või teisele küljele, mille tõttu ka toidu haaramine on raskendatud; 4) ataksia — liigutused on koordineerimatuse tõttu kohmakad, karikatuursed, tarbetult tugevad ja haaravad; redelist üles või alla ronida selline loom (kass, koer) ei suuda. Ajukese koor, kuhu normaalsel loomal kogunevad tasakaaluorganitest ja lihastest pärinevad aferentsed impulsid, on siin kõrvaldatud; seepärast jääb ära ajukese abil teostuv kontroll madalamate motoorsete refleksikeskuste talitluse üle.

Arvamus, nagu osutuks väikeaju ka tasakaaluorganiks, ei näi paika pidavat põhjusel, et ajukeseta linnud võivad lennata ja koerad ujuda, kui neil vaid terved on sisekõrvad (vestibulaaraparaat) ja keskmine osa ajutüvest.

KESKAJU TALITLUS

Keskaju moodustub ajusäärtest (mis seljaajust ja piklikust ajust kannavad impulsse peaaju kõrgematele tsentrumitele ja viimastest kesknärvisüsteemi kaudaalsetele osadele), säärtesisestest tuumadest (punatuum, 3., 4. ja 5. ajunärvi tuumad) ja nelikküngastikuplaadist.

Nelikküngastiku tuumad paiknevad ajusäärte dorsaalsel küljel ja vastavad nii asendilt kui ka talitluselt seljaaju dorsaalsetele sarvedele, kandes sellistena retseptoorset iseloomu. Ülejäänud keskaju tuumad vastavad seljaaju ventraalsetele sarvedele ja on iseloomult eferentsed.

Nelikküngastiku eesmised kühmud seostuvad nägemisnärvidega ja neis paiknevate tsentrumite kaudu teostuvad nn. orienteerumis- ehk valverefleksid valgusärrituse suhtes. Mesentsefaalne loom (loom, kelle ajusäär on nelikküngastiku eest läbi lõigatud) liigutab silmi valguse suunas ja seose tõttu teiste (punatuumas asetsevate) tsentrumitega pöörab seejuures ka pea. Tagumiste, kuulmisnärvidega seostuvate kühmude kaudu toimuvad orienteerumisrefleksid hääle suhtes.

Seega keskaju läbivate valvereflekside kaudu pööratakse silmad, kõrvad ja pea ootamatult esilekerkinud ärrituse suunas, mis on looma lihtsamaid ja samal ajal kõige esmasemaid reaktsioone uudsuse nägemise või kuulmise korral. Seejuures jaotub lihaste toonus nii, et loom oleks ette valmistunud koheseks põgenemiseks või pealetungiks.

Punatuuma kaudu reguleeritakse lihaste ühtlast toonust. Siit väljuvate impulsside abil tõkestatakse sirutajalihaste piklikus ajus asetsevate tsentrumite liigset erutust. Kui ajutüvi läbi lõigata punatuuma tagant, siis areneb loomal (kassil) nn. detsereb-ratsioonijäikus ehk -rigiidsus sirutajalihaste ülemäärase toonuse tagajärjel (looma jäsemed sirutuvad, pea ja saba tõm-

buvad üles). Olles maha kukkunud, ei suuda selline loom üles tõusta. Rigiidsus säilib reflektoorsel teel: jäseme aferentsete närvide läbilõikamisel jäikus vastavas jäsemes kaob.

Üldiselt keskaju kaudu bulbaarlooma reflektoorne talitlus laieneb. Vigastamata keskajuga loomal on normaalselt jaotunud lihaste toonus ja reageerimisvõime niihästi valguse, kuulmise kui ka raskustungi ärritusele.

VAHEAJU TALITLUS

Nägemiskühmud on kõikide ekstero- ja interoretseptoritest pärinevate aferentsete impulsside koondumise paigaks, vahepealseks retseptoorseks tsentrumiks, millest erutuslained ajukoorele, aga ka hüpotaalamuse piirkonnale ja teistele peaaju osadele (juttkehale, kesk- ja tagaaju tsentrumitele) edasi kanduvad.

Nägemiskühmude lateraalsetel külgedel paiknevate põlvikkehade kaudu kulgevad ajukoorde nägemis- ja kuulmisretseptoreist (silmadest ja kõrvadest) pärinevad impulsid.

Et aferentsed ühendusteed, mis kulgevad ajukoorde, läbivad nägemiskühmu või põlvikkeha, siis järgnevad mainitud keskaju-osade vigastusele paratamatult ka vastavad sensiiblushäired.

Hüpotaalamuse piirkond on kõrgemate vegetatiivsete tsentrumite asukoht. Siinsete tsentrumite kaudu teostub vee, mineraalainete, süsivesikute ja rasva ainevahetuse kui ka soojuse produktsiooni ja väljutamise regulatsioon.

Aferentsed impulsid saabuvad siia nägemiskühmudest ning väljuvad hüpotaalamuse piirkonnast keskajju ja sealt edasi madalamatesse vegetatiivsetesse keskustesse. Talitluslikult on hüpotaalamuse tuumadest kõige olulisem hallköber.

Vaheaju talitleb tihedas seoses koorealuste tsentrumitega ja koos nendega reguleerib ta koorde suunduvaid impulsse ning koordineerib vegetatiivseid funktsioone somaatilistega.

AKAD. I. P. PAVLOVI ÕPETUS NÄRVISÜSTEEMI TROOFILISEST TALITLUSEST

Närvisüsteemi troofiline talitlus seisab kudede ja organite toitumise ning ainevahetuse regulatsioonis ja teostub niihästi vegetatiivse kui ka somaatilise närvisüsteemi kaudu.

Pavlovi väitel seisab iga organ närvisüsteemi kolmekordse kontrolli all, olles innerveeritav: 1) funktsionaalsetest närvidest (mis käivitavad organite talitluse või katkestavad selle), 2) vasomotoorsetest närvidest (mis reguleerivad veresoonte kaudu organitesse kantavat toiduhulka) ja 3) troofilistest närvidest (mis määravad ainevahetuse taseme ning juurdetoodud toitematerjali kasutamise suuruse). Esimesena tões-

tas Pavlov troofiliste närvide olemasolu 1883. a. südame puhul, kus troofiliseks närviks osutus üks südant innerveeriva sümpaatikusnärvi haru (südame tugevdajanärv). Et selle närviharu toime avaldus ka väljalõigatud ja verd mittesisaldava südame puhul, siis järeldas Pavlov, et südame töö intensiivistamist põhjustab mitte üksnes vere juurdevoolu suurenemine, vaid ka otsene ainevahetuse tõus. Ka seedeorganite operatsioonidele järgnenud haigusnähud tõestasid närvisüsteemi troofilist tähtsust.

Organi troofikat reguleerivaid impulsse kannavad oletatavasti kõik eferentsed närvikiud, kuigi neid on püütud mõnelt poolt seostada üksnes sümpaatiliste kiududega.

Iga reflektoorse protsessi korral reguleeritakse üheaegselt ka organi varustamist toitainetega ja viimaste kasutamist kudede poolt.

Troofilise regulatsiooni häiretega käivad kaasas mitmekesised patoloogilised muutused, mida arvuka katsematerjali varal on näidanud Pavlovi õpilane S p e r a n s k i. Nii tingib läbilõigatud istmikunärvi tsentraalse otsa ärritus keemiliste ainetega (nõrga formaliinilahusega, sapiga jt.) koeral jäsemetes, maos ja sooltes haavandeid ja kudede kärbuvat lagunemist. Vaheaju vegetatiivsete tsentrumite kestva mehaanilise ärrituse tagajärjel (mida teostati klaaspärli asetamisega vaheaju alla tuhkurköbru piirkonda) tekkisid koeral haavandid limaskestadel ja nahal, hammaste ja karvade väljalangemine, verevalumid jne.

Juhtiv osatähtsus troofiliste protsesside regulatsioonis on ajukoorel. Ka ajukoore vigastustega või funktsionaalsete häiretega võivad kaasneda teiste organite troofilised häired.

KÕRGEM NÄRVITALITLUS

Suuraju koore talitlusest üldiselt

Peaaju poolkerade koor on akad. I. P. Pavlovi väljendi järgi «kogu organismi talitluse korraldajaks ja jagajaks... ta hoiab oma juhtimise all kõik nähtused, mis toimuvad kehas». Ükskõik milline organismis toimuv protsess (alates ainevahetusega ja lõpetades kõige keerukamate psüühiliste talitluste vormidega) teostub alati ajukoore vahendusel. Suuraju koore kõrvaldamise järel muutuvad kaasasündinud ehk tingetud refleksid kohmakaks, inertseks, mittetäielikuks ja individuaalsed, omandatud, tingelised ehk koorerefleksid kaovad hoopis; suuraju kooreta kaotab loom võime midagi uut õppida ja varem õpitu kaob jäädavalt.

Koer, kellel suuraju koor on operatiivselt eemaldatud, muutub täielikuks invaliidiks. Ta ei suuda eristada väliseid nähtusi: kutsele, tõrelemisele, ähvardusele, valgusärritusele jne. reageerib ta, kui ta seda üldse teeb, ühetaoliselt. Ta ei tunne oma hooldajat, ei reageeri teise looma (koera või kassi) ilmumisele, ei suuda üle-

tada teel asetsevaid tõkkeid, ei suuda iseseisvalt toitu leida (ka siis mitte, kui see on asetatud tema vahetusse lähedusse), ta ei suuda konti käppade vahel hoida ja seda pureda; kadunud on sellisel koeral ka haukumisvõime. Suuraju kooreta loom säilitab üksnes tingetud refleksid ja needki kohmakatena.

Ajukoore talitlust peeti varem mingite «hingeliste» protsesside asukohaks ja mainitud protsesse erilaadseks, füsioloogiliste meetoditega mittejälgitavaks ja füsioloogilistele seaduspärasustele mittealluvaks. Üksnes vene füsioloogia isa I. M. Setšenov suutis möödunud sajandi keskel (peamiselt teoreetiliste kaalutluste põhjal) esimesena psühholoogilisi protsesse iseloomustada reflektoorsetena. Lõplikult kinnitasid seda seisukohta I. P. Pavlovi ja tema koolkonna uurimised.

I. P. Pavlov tõestas, et ajukoore ehk psüühilise talitluse suhtes kehtivad samad printsiibid, mis kesknärvisüsteemi teistegi osade suhtes: 1) determinism ehk kausaalsuse printsiip (iga organismis toimuv protsess kulgeb mingi tõuke, põhjuse ehk ärrituse tagajärjel), 2) analüüsi ja sünteesi printsiip ja 3) struktuursuse printsiip (mis väidab, et iga protsess on seotud teatava struktuuriga ehk substraadiga).

«Psüühiline talitlus» kannab Pavlovi keeles kõrgema närvitalitluse nimetust vastandina madalamale närvitalitlusele, mis on seotud peaaju teiste osadega ja seljaajuga ning mis säilib ka pärast ajukoore kõrvaldamist.

Ajukoore talitlus avaldub ärrituse eristamise ehk analüüsimise võimes ja võimes saadud ärritusi uuesti siduda niihästi isekeskis kui ka organismi mitmesuguste talitlustega. Suuraju koor on erilaadsete, looma käitumislikku omapärasust määravate tingeliste, omandatud ehk kortikaalsete refleksi de organ. Tema vahendusel kujunevad organismi käitumist ja talitlust mõjustavaks igasugused välisärritused, kui nad vaid kaasasündinud reflekse põhjustavate ärritustega korduvalt seostuvad (ajaliselt kokku langevad). Seejuures kujuneb tavaliselt mõjutu välisärritus signaaliks ehk tingeliseks ärritajaks vaid ajutiselt, senikaua, kui ta osutub vajalikuks, s. o. senikaua, kui ta osutab hiljem saabuvale (tingetule) ärritusele. Kui signaal jääb kaasasündinud refleksi vallandava ärrituse poolt korduvalt kinnitamata, muutub ta uuesti mõjutuks.

Tingelised refleksid osutuvad kõrgemaiks kohanemisreaktsioonideks. Nende kaudu suudab loom end kaitseks või pealetungiks ette valmistada juba siis, kui vaenlane või saak on veel kaugel. Kuid tingeliste reflekside kaudu muutub mitte üksnes looma käitumine, vaid kõikide organite talitlus, ainevahetus kaasa arvatud.

Öeldu põhjal on ajukoor organiks, mis kõikide teiste organite talitlust juhib mitte üksnes nende omavaheliste suhete seisukohalt, vaid ka tihedas sõltuvuses alaliselt muutuvatest välistingimustest. Ajukoor muudab kõikide organite talitluse terviklikuks organismi talitluseks ja kohan-

dab organismi talitlusi detailides ja alaliselt keskkonna muutuvate tingimustega.

Ajukoore osatähtsus organismi talitluses on seda suurem, mida arenenum on loom. Tema osatähtsus kasvab ühest küljest koos poolkerade arenguga ja teisest küljest sel teel, et paljude talitluste koordinatsioon, mida madalamatel loomadel korraldavad ajutüve tsentrumid, kõrgematel loomadel ajukoorde üle kandub. Viimane protsess on tuntud talitluste kortikalisatsiooni nimetuse all. Üeldu nähtub kõige ilmekamalt poolkerade ekstirpatsiooni tagajärgedest, mida me lühidalt iseloomustame.

Kaladel ja kahepaiksetel moodustuvad aju poolkerad haistmispiirkonna kõrval üksnes juttkehadest. Viimaste ekstirpatsiooni tagajärjel loomade käitumine märgatavalt ei muutu: konnad jätkavad hüppamist, ujumist ja isegi putukate püüdmist. Ka tingelised refleksid säilivad sel puhul, sest nende tsentrumid asetsevad siin veel ajutüves (vahe- ja keskajus).

Ka roomajatel ja lindudel moodustub suurte poolkerade peamine mass juttkehadest, kuid lisaks sellele leidub siin juba aju poolkerasid väljastpoolt kattev närvirakkude kiht. Linnud, kellel suured poolkerad on kõrvaldatud, reageerivad valgus-, heli- ja puuteärritusele, säilitavad keha normaalse hoiaku ja liikumisvõime, samuti toitumis-, kaitse- ja sugurefleksid, kuid kadunud on neil kõik tingelised refleksid: linnud on niihästi poegade piiksumise kui ka isaslinnu juuresoleku suhtes ükskõiksed.

Imetajatel lisandub haistmispiirkonnast moodustunud ürgsele koorele ja ammoni sarvest koosnevale vanale koorele suurte poolkerade uus koor, mis katab aju pinda ja moodustab suurkerade massist peamise osa. Koer, kel suured poolkerad on kõrvaldatud, kaotab jäädavalt dresseeritavuse, tingeliste reflekside moodustamise võime. Koordineeritud liikumisvõime tal säilib, kuigi liigutused on vähem täpsed ja sujuvad. Sööma hakkab ta vaid siis, kui ta pea sunniviisil sööginõusse pista. Selline katseloom näib pimedana ja kurdina: ta komistab takistustele, ei tunne peremeest, ei vasta kutsele ega lähe etteasetatud toidu juurde. Sellist koera võib elus hoida üksnes igapäevase hooldamise varal. Veelgi ulatuslikumad on aju poolkerade kõrvaldamise tagajärjed ahvidel; nad taluvad seda ülimalt ühe kuu. Neil on tugevasti häiritud ka liigutusreaktsioonid.

Ekstirpatsiooni tagajärgedest selgub, et aju suurte poolkerade kaudu teostub mitte üksnes organismi ja väliskeskkonna vaheline seos, vaid ka liigutus-, sekretoorsete ja ainevahetusprotsesside regulatsioon.

Tingelised refleksid

Tingelisteks, omandatud, individuaalseteks ehk koorerefleksideks ehk ajutisteks seosteks nimetatakse loomadele omaseid reflektoorseid reaktsioone, mis

tekivad teatavat, looma seisukohalt olulist ärritust ennustava tunnuse ehk signaali vahendusel, omades seega «kogemuslikku» iseloomu. Kaasasündinud, tingetutest ehk liigiomastest refleksidest erinevad nad oma väljakutse põhjuste mitmekülgsusega, oma ajutise iseloomuga, oma ajukooresisese tekkepaigaga, esinemisega üksnes individuaalses elus ja ainult teatavates kindlates tingimustes. Tingeliste reflekside moodustamise võime tagab loomade kohanemise väliskeskkonna muutuvate tingimustega.

Tingelised refleksid kujunevad tingetute reflekside taustal selliste ärrituste mõjul, mis kaasasündinud refleksi põhjustava ärritusega ajaliselt korduvalt kokku langevad. Tingelisi reflekse põhjustavatena kannavad sellised (tavalistes tingimustes mõjutud ehk indiferentsed) ärritused signaalide ehk tingeliste ärritajate nimetust. Kaasasündinud süljeeritus- ehk salivatsioonirefleksi põhjustab suhu sattuv toit. Aga kui looma söötmist seostada regulaarselt mingi heli- või valgusärritusega (metronoomi tiksumisega või elektrilambi süütamisega), siis tingib lõpuks ka heli- või valgusärritus üksi (ilma toiduta) süljevoolu suhu. Metronoomi tiksumine või elektrivalgus on sel puhul kujunenud loomale söömisaja ehk toidu «ennustajaks», saabuva toidu signaaliks.

Tingelise refleksi puhul toimuv muutus efektoris ehk lõpporganis on samasugune kui tingetu refleksi korral. Toimuva reaktsiooni (sekretsiooni, kontraktsiooni, ainevahetuse muutuse) laadi osas tingeline ja tingetu refleks teineteisest ei erine. Tingeline refleks ei esine organismis erilaadse reaktsioonina, ta ei põhjusta muutusi, mis oleksid organismile varem hoopis võõrad olnud; oma vastusreaktsioonis ühtib ta kaasasündinud ehk pärilikkuse teel edasiantud refleksidega. Erinev on aga kummagi puhul refleksikaare aferentne pool. Tingetu refleksi aferentne tee on kõikidel ühe ja sama liigi loomadel kogu indiviidi arengu kestel alati ühtlane; vastavalt sellele on igal refleksil ka kindel refleksogeenne ala — paik, mille ärritus arvestatavat refleksi põhjustab. Tingeliste reflekside puhul seevastu võib ühesugust vastust saavutada väga erinevaid teid mööda kulgevate aferentsete impulsside kaudu — tingeline refleks võib välja kujuneda ja avalduda ükskõik millise retseptori või kehaosa ärritamisel, eeldusel, et vastav ärritus mingi kaasasündinud refleksi põhjustava ärritusega ajaliselt mõnda aega süstemaatiliselt ühte langeb. Tingelised refleksid kujunevad välja isegi kindla kellaaja suhtes.

Tingelisi reflekse nimetatakse koorerefleksideks sellepärast, et nende kaar kulgeb üle suurte poolkerade koore. Ajukoore kõrvaldamisega kaovad kõik tingelised refleksid, kõik looma «kogemused», kõik, mis individuaalses eas oli omandatud; samuti muutub uute reflekside moodustumine sel puhul võimatuks.

Tingelisi reflekse nimetatakse ajutisteks seosteks, sest nende puhul tekib seostumine ajukooresiseste tsentrumite ja kaasasündinud refleksi tsentrumi vahel. Süljeeritusrefleksi arves-

tades tekib mainitud seostumine piklikus ajus paikneva salivatsioonitsentrumi ja ajukooresisese kuulmis-, nägemis- või mõne muu tsentrumi vahel. See seos areneb aegamööda. Algul, kui signaali üksi kasutada, eritub sülge veel vähe, kuid signaali korduval (koertel näiteks keskmiselt 5—15 korda) kinnistamisel suureneb süljeeritus signaalilise ärrituse (lambi süütamise, liha nägemise, metronoomi tiksumise) tagajärjel, stabiliseerudes lõpuks ühesugusel tasemel. Siit järeldub, et alguses indiferentsed ärritused seostuvad ajukoores tingetute ärritajatega mingil nõrgal kujul, mis hilisemal kordumisel tugevneb. Üldse on kesknärvisüsteemile omane erutuskolletevaheliste seoste moodustamine ja sel teel erutuslaine ülekandmine ühest tsentrumist teise. Tingeliste reflekside puhul kandub ajukooresisese tsentrumi erutus ajutüve- või seljaajusisesele tsentrumile, põhjustades viimase erutuse kaudu tingetule ärritajale omase reaktsiooni.

Tingeline refleks on a j u t i n e. Ta püsib niikaua, kuni kestab kõrvalise ärrituse signaaliline tähendus, s. o. senikaua, kuni signaal kinnistatakse tingetu ärritajaga (metronoomi löögid söötmisega), kuni tingeline ärritus on «eelteateks» mingist looma tabavast või tabada võivast ärritusest. Vastasel korral tingeline ärritus k u s t u b. Söötja nägemine aktiviseerib looma seedeorganite talitlust, aga kui sama inimene mõne teise ülesande tõttu lakkab loomi söötmast, siis teatava aja pärast ei põhjusta tema lautailmumine enam loomadel toitumisrefleksi. Refleksi kustumisega ei hävi tingeline refleks hoopis, tema avaldumine on vaid takistatud nn. sisemise pidurduse tõttu. Sellega seletub, miks kustunud tingeline refleks võib elustuda juba ainsa seostamise tagajärjel.

Tingelisreflektoorsele mõjustusele alluvad mitte üksnes seedenäärmete sekretoorsed protsessid, vaid kõikide siseorganite mitmekesine talitlus ja eriti looma liigutusreaktsioonid. Siseorganite talitluse ja ainevahetuse sõltuvust ajukoorest on ulatuslikult selgitanud akad. K. M. B õ k o v i ja tema kaastööliste uurimised.

Marsisignaal pasuna puhumise näol kiirendab sõjaväehobuse südamelööke ja hingamisliigutuste sagedust juba enne looma paigaltliikumist; samal ajal muutub tema vere keemiline koostis ja suureneb ainevahetus. Analoogilisi muutusi võib täheldada veistel laudauste avamise ja loomade ketist vabastamise korral. Kilpnäärme hormooni türoksiini süstimine koerale tingib tal ainevahetuse tõusu (hapnikutarbe ja eritatava süsihappegaasi hulga suurenemist) 3—4 päeva jooksul. Kui aga süstimist korduvalt seostada mingi välisärritusega, siis võib viimane üksi kasutatuna põhjustada analoogilist ainevahetuse tõusu. Kui koerale pärasoolde vett valada, kasvab tal kuse eritumine. Sellise veeklistiiri seostamisel mingi kuulmisärritusega jätkub 9—10-kordsest kummagi ärrituse seostamisest selleks, et heliärritus üksi tingib mitmetunnilist uriini eritumise tõusu, vaatamata sellele, et signaal ise kestis üksnes sekundeid.

Signaaliks võib üksiknähtuste või -protsesside kõrval kujuneda

ka teatav ümbrus tervikuna. Koer, kes korduvalt paigutatakse lõõtsutamist tingivasse sooja ruumi, võib lõõtsutama hakata ka siis, kui katseruumis on vahepeal temperatuur hoopis madalaks muudetud. Katseruumi signaaliline tähendus põhjustab siin esialgu hoopis paradoksaalse reaktsiooni. Kompleksse tingelise ärritaja puhul võib signaali ühe lüli puudumine või asendamine teisega tingelist refleksi pidurdada.

Tingelisi reflekse on võimalik kujundada mitte üksnes kvalitatiivselt, vaid ka kvantitatiivselt erinevatele ärritustele — valgus- ja helilainete erinevale pikkusele, ärrituse erinevale tugevusele, aja erinevale kestusele jne. See asjaolu põhineb ajukoore diferentseerival ehk analüüsival talitlusel ja see võimaldab üksikasjaliselt ning objektiivselt selgitada looma analüsatoorset võimet. Algul näiteks võib iga toon tingetu toiduärritusega seostatuna põhjustada süljevoolu, kuid pikkamööda muutuvad mõjutuks kõik teised heliärritused peale ühe, mida toiduärritusega süstemaatiliselt seostati.

Nii *tingeliste reflekside* endi kui ka nende tundmaõppimise *tähtsus* on suur.

Tingeliste reflekside kaudu teostub organismi kõige viimistletum kohanemine väliskeskkonnaga. I. P. Pavlov kirjutab: «Esmalt tagavad üksikorganismi terviklikkuse ja kogu liigi tasakaalustumise tingetud refleksid, ... kuid selliste reflekside varal saavutatud tasakaalustumine oleks täielik üksnes väliskeskkonna muutumatuse korral. Et aga väliskeskkond oma suures mitmekesisuses viibib samal ajal alalises kõikumises, siis ei piisa siin tingetutest refleksidest kui püsivatest seostest ja neid on vaja täiendada tingeliste refleksidega, ajutiste seostega.» Sellelt seisukohalt tulebki mõista tingeliste reflekside üldbioloogilist tähtsust. Nende ajutine iseloom, hõlpus tekkimine ja kadu ning asjaolu, et nende näol igasugune nähtus või protsess võib kujuneda loomorganismi talitlust reflektoorsel teel mõjustavaks, teeb tingelised refleksid täielikumateks kohanemisvahenditeks alaliselt muutuva ümbruse suhtes. Tingelisreflektoorse talitluse signaaliline iseloom võimaldab loomale toidu, vastassugupoole või vaenlase asukoha avastamist juba kaudsete tunnuste ja nähtuste kaudu; loomulikult on sellel looma elu alalhoiu seisukohalt suur positiivne tähtsus. «Tugev loom kasutab toiduks väikesi, nõrku loomi. Viimased peaksid oma eksisteerimise lõpetama, kui nad alustaksid oma kaitsmist alles siis, kui vaenlane puudutab neid juba oma hammaste või küüntega. Teistsugune on lugu, kui kaitsereaktsioon algab juba siis, kui vaenlast kaugelt nähakse, tema häält kuuldakse jne. Siis jääb väiksemalegi loomale võimalus põgenemiseks, enda peitmiseks, s. o. pääsemiseks» (I. P. Pavlov). Õeldust selgub, et närvisüsteem ja tema pidev areng on määratu tähtsusega mitte üksnes organite talitluse regulatsioonis, vaid samal ajal ka väliskeskkonna ja organismi vaheliste suhete korraldamisel.

Tingeliste reflekside uurimine on võimaldanud avastada kõr-

gema närvitalitluse seaduspärasusi, ajukoore analüütilist ja sünteetilist talitlust, erutus- ja pidurdusprotsesside irradiatsiooni ja kontsentratsiooni kui ka vastastikuse induktsiooni iseloomu jne. Üksnes tingeliste reflekside uurimise varal on võimalik eristada närvitalitluse tüüpe selleks, et selgitada organite talitluse kui ka looma produktsioonivõime ja looma rakendatavuse sõltuvust närvitüübist. Tingeliste reflekside kujundamine on juba tänapäeval mitmeti rakendatav loomakasvatuses loomade pidamise ja söötmise hõlbustamiseks ja nende produktsiooni tõstmiseks.

Tingeliste reflekside kujundamise kaudu on võimaldunud tundma õppida meeleorganite analüsatoorset talitlust loomadel ja selgitada loomade võimet värvuste, erinevate helitoonide jne. eristamiseks. Tingeliste reflekside varal on suudetud tõestada, et inimesel ajukoores välismaailmast tekkiv peegeldus vastab tegelikkusele, et mõtlemine, tahe, mälu, kujutlus jne. on alati mingist põhjusest tingitud ajukoore reflektoorsed protsessid, et inimeses ega loomas ei toimu protsesse, mis kulgeksid väljaspool materiaat (ajukoort) ja mis tekiksid iseenesest, ilma põhjuseta ehk vastava ärrituseta, et inimeses pole mingit «hinge», mida saaksime eristada kehast, vaid et kõik «hingelised» ehk psüühilised protsessid on füsioloogilised, on seotud elava koega, on uuritavad füsioloogiliste meetoditega ja on alati seotud mingi neid väljakutsuva teguriga. Õpetus tingelistest refleksidest on materialistliku maailmavaate olulisemaid bioloogilisi aluseid ja ta on võimsaks relvaks igasuguste idealistlike seisukohtade kummutamisel.

Tingeliste reflekside kujundamises avaldub kõrgem närvitalitlus. Inimesel võivad, vastandina loomadele, tingelised refleksid kujuneda mitte üksnes nn. e s i m e s e s i g n a a l i s ü s t e e m i taustal, kus tingelisteks ärritajateks ehk signaalideks on välismaailma konkreetsed esemed ja protsessid, vaid ka nn. t e i s e s i g n a a l i s ü s t e e m i vahendusel, kus tingeliseks ärritajaks on kuuldav või nähtav sõna, esemeid ja nähtusi üldistav ja nende omadusi tähistav signaal. Teise signaalisüsteemi täielik puudumine loomadel eristab neid inimesest hüppeliselt.

Akadeemik I. P. Pavlov ja tema kaastöötajad uurisid tingelisi reflekse ja viimaste kaudu ajukoore talitlust koeral kaasasündinud süljerefleksi taustal (süljefistuli varal), sest sülje eritatav hulk ja eritamise aeg lubasid üksikasjus hinnata ka kooresiseseid protsesse. Samas teostati uurimisi kõrvalistest ärritustest (valgusest, kõlast, lõhnadest) isoleeritud ruumis, et välja selgitada üksnes kindlate tegurite toimet tingeliste reflekside kujunemisse ja nende omadustesse. Katseruumi (kõlakindlasse kambrisse) paigutatakse mitmekesised ärritajad (viled, kellad, metronoomid, kammertoonid, valgusärritajatena lambid, helenduvad ekraanid, mitmekujulised esemed, naha mehaanilise ärritamise seadised jne.). Tingetu ärritajana kasutatakse toitu, elektrilist ärritust jne. Kõikide ärritusvahendite juhtimine ja registreeritavate

seadiste kontroll ning katse juhtimine teostub ruumist väljaspool, kus asub ka katsetaja.

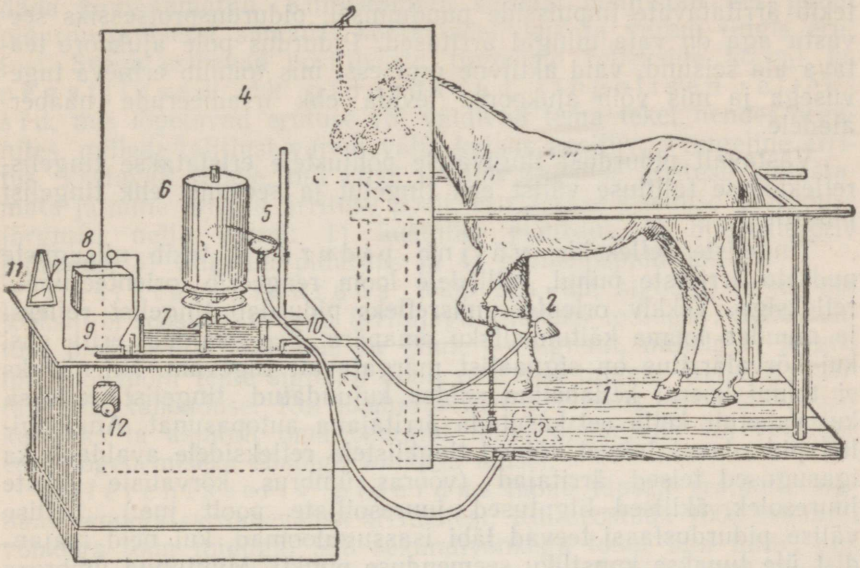
Tingeliste refleksi väljakujunemisele asudes rakendatakse kõigepealt signaali, näiteks kellahelinat, ja alles mõne sekundi pärast (kellahelina edasi kestes) lisatakse sellele tingetu ärritaja toidu või mehaanilise ärrituse näol. Kasutatud signaalile reageerib loom algul nn. orienteerumisrefleksiga ehk refleksiga «mis see on?». Tingelise ja tingetu ärrituse seostamise kordamisel kaob orienteerumisrefleks ja koeral ilmub signaali puhul varsti (lühikese latentsusperioodi järel) märgatav sekretoorne reaktsioon. Ühe katse puhul korratakse seostamist 6—10 korda, kusjuures seostamiste vaheajad hoitakse erinevate pikkustega selleks, et aeg ise ei kujuneks signaaliks. Tekkinud tingelise refleksi suuruse kontrollimiseks eemaldatakse aeg-ajalt tingetu ärritaja signaalist 20—30 sekundiks.

Põllumajandusloomade puhul ei ole sülje- (parotiid-) näärme sekretoorne talitlus ajukooresiseste protsesside sobivaks indikaatoriks, mispärast siin on püütud tingelisi reflekse kujundada kaasasündinud liigutusrefleksi de taustal. Arvestades tingeliste reflekside kujundamise vajadust tootmistingimustes, ei ole siin sageli nõutud ka mitte katselooma isoleeritust. Hobuste tingeliste reflekside uurimiseks näiteks kasutasid Sazõkin ja Mulikov 1939. aastal lahtist 15×40 m suurust, rõhttarast piiratud koplit, mille nurkadesse olid ehitatud kinnised putkad katsetaja tarvis, kes andis signaali ja registreeris katsetulemused.

Tingelised refleksid kujundati siin toitumisrefleksi (söömise) taustal, kusjuures signaalidena kasutati käristit, autopasunat, vilet ja erineva värvusega lippe. Hobune viidi abilise poolt putka juurde, kust kostis signaal ja kust lükati välja kaerte nõu. Vaatamata sellele, et hobune algul käristit tugevasti kartis, piisas ometi selle ja toidu andmise 2—3-kordsest seostamisest ja siis läks hobune juba ise käristi või mõne teise signaali (pasunahääl, viled, lipud) peale putka juurde. Nendest katsetest selgus, et hobusel piisab tugeva tingelise toitumisrefleksi moodustamiseks tavaliselt 5 seostamisest ühe katse kestel ja et sel puhul tekkinud refleks on väga püsiv: refleks ei kadunud isegi siis, kui signaal (autopasuna hääle näol) jäeti seostamata (kaerad andmata) 15 korda. Teatavasti võivad hobusel tingelised kaitserefleksid säilida veelgi kauem: hobune tõrgub üle minemast sellisest maanteesillast, mille pehkinud palgist tema jalg oli rohkem kui aasta eest läbi läinud.

Ligikaudu analoogilistes tingimustes on hobuse tingeliste reflekside kujunemist ja hobuse teatavasse närvitüüpi kuuluvust hiljuti uurinud Üleliidulise Hobusekasvatuse Instituudi töötajad (Paršutin jt.). Hobusel lasti siin teatavast kaugusest läheneda kahe teineteisest 20 meetri kaugusele asetatud ämbri suunas, mis vaheldumisi või järjestikku täideti kaertega. Kui loomal oli välja kujunenud tingeline toitumisrefleks teataval kindlal kohal asetseva kaeru sisaldava ämbri suhtes, siis täideti kaertega teine ämber

ja jälgiti tingelise refleksi ümberkujunemist uues olukorras. Katset mitmekesistati veel sel teel, et tekkinud refleksi püüti pidurdada mitmekesiste välisärritustega. Looma käitumisest katse puhul, tema liikumise iseloomust ja refleksi ümberkujunemise kiirusest järeldatakse siis vastava katselooma närvitalitluse tüüp.



Joonis 282. Seadis tingeliste reflekside uurimiseks hobusel.
1 — pukk, *2* — elektroodid, *3* — kummiballoon liikuva lauakese all, *4* — hobust katsetajast eraldav vahesein, *5* — Marey kapsel, *6* — kümograaf, *7* — induktsioonipool, *9* ja *10* — lülitajad, *11* — metronoom ja *12* — elektrikell.

Tingeliste reflekside ja nende kaudu ajukoore analüsatoorse talitluse üksikasjalisema uurimise otstarbel rakendatakse hobuse puhul joonisel 282 näidatud katseseadist, mis võimaldab mitmesuguste ärrituste kasutamist ja nende poolt põhjustatud reaktsiooni täpset registreerimist. Tingetu ärritajana kasutatakse siin sõrgatsipiirkonna elektrilist ärritust, kusjuures reaktsioon avaldub nagu signaaligi puhul jala tõstmise näol.

Pidurdusprotsess

Suurte poolkerade koores tekib ärrituste tagajärjel arvutu hulk erutus- ja pidurduskoldeid, mis vahetuvad üksteisega, piiravad üksteist ja on üksteisega tihedas sõltuvuslikus seoses.

Erutusprotsess kutsub välja või muudab tugevamaks selle organi talitluse, mida vastav (erutuskollet sisaldav) närvisüsteemi osa reguleerib. Pidurdusprotsess seevastu nõrgendab vastava

organi talitlust või katkestab selle. Nende põhiliste närvisüsteemi seisundite varal reguleeritakse kõiki organismi talitlusi ja kohandatakse neid muutuvate tingimustega.

Ajukooresisesed pidurdusnähtused ei ole võrreldavad vastavate koorerakkude puhke- ehk soikeseisundiga. Koorerakkude puhkus tekib ärritatavate impulsside puudumisel, pidurdusprotsessiks seevastu aga on vaja mingid ärritused. Pidurdus pole ajukoore teatava ala seisund, vaid aktiivne protsess, mis toimub erineva tugevusega ja mis võib ajukoores levida ehk irradieeruda naaberaladele.

Vastavalt pidurdust tingivatele põhjustele eristatakse tingelisreflektoorse talitluse välist ehk tingetut ja seesmist ehk tingelist pidurdust.

Tingeliste reflekside *väline pidurdus* tekib niisuguste uudsete ärrituste puhul, milledele loom reageerib orienteerumisrefleksiga. Tekkiv orienteerumisrefleks pidurdab tingelist refleksi ja muudab looma käitumislikku omapära. See avaldub eriti siis, kui kõrvalärritus on signaalist märgatavalt tugevam. Nii näiteks ei toimu koeral kellahelina suhtes kujundatud tingelist refleksi, kui vahetult kella eel kasutada ärritajana autopasunat. Analoogilist pidurdavat toimet võivad tingelistele refleksidele avaldada ka igasugused teised ärritajad (võõras ümbrus, kõrvaliste isikute juuresolek, äkilised liigutused juuresolijate poolt jne.). Sellise välise pidurdusfaasi teevad läbi isassuguloomad, kui neid majandist üle tuuakse kunstliku seemenduse punkti. Muutunud ümbruse tõttu keelduvad pullid algul paaritamast, s. o. nende seksuaalrefleksid on siin pidurdatud. Välise pidurduse kestus sõltub isaslooma närvitüübist. Tugevatüübilistel loomadel kaovad orienteerumisrefleksid (pidurdusstaadium) 2—3 päeva pärast, teistel (nõrgatüübilistel loomadel) hoopis hiljem.

Orienteerumisrefleksil on suur bioloogiline tähtsus. Ta võimaldab ohu puhul õigeaegselt pidurdada looma toitumis-, kaitse- või seksuaalreflekse ja ümber korraldada looma reageerimist muutunud tingimustele.

Välise pidurduse hulka kuulub ka nn. *ülepiiriline pidurdus*. See tekib erakordselt tugeva või kestva ärrituse korral, mis ületab närvirakkude töövõime piirid erutusseisundi puhul. Närvirakkude talitlushäired välditakse siin nende pidurdusseisundi kaudu, sest kuigi pidurdusprotsess on aktiivne nähtus, ei kaasne ta väsimusega. I. P. Pavlov ütleb: «Pidurdusperioodi kestel koorerakk, jäädes tööst vabaks, taastab oma normaalse koostise.» Seepärast nimetatakse koorerakkude funktsionaalseid häireid vältivat ülepiirilist pidurdust sageli *kaitsepidurduseks*. Analoogiline kaitsetoime on ka unepidurdusel.

Põllumajandusloomadel esineb ülepiirilise pidurduse nähtus näiteks tulekahjude korral ja avaldub põlevas ruumis viibivate loomade tarretumises ehk jäigastumises; kõik nende liigutused on

pidurdatud. Loomad suudavad paigast liikuda vaid siis, kui neil silmad kinni kaetakse.

Seesmine ehk tingeline pidurdus tekib juhul, kui signaali ei kinnistata tingetu refleksiga. Iga tingelist ärritust võib kiiresti muuta pidurdusärrituseks, kui teda korduvalt rakendada kinnistamatult. Kinnistamata signaal põhjustab sel puhul pidurdusprotsessi samadel koorealadel, kus ta varem tingis erutust. Seega esinevad positiivsete tingeliste reflekside kõrval ka negatiivsed ehk pidurdavad tingelised refleksid, mis lõpetavad erutuse või väldivad tema teket nendes organites, millede talitlust varem välja kutsus positiivne tingeline ärritus. Vastavalt sellele, mil viisil toimub tingelise ärrituse kinnistamata jätmine tingetu ärrituse poolt, eristatakse sisemise pidurduse järgmist nelja vormi: 1) kustutav pidurdus, 2) diferentseeriv pidurdus, 3) tingeline pidurdus ja 4) hilinemispidurdus.

Kustutav pidurdus tekib siis, kui signaali mõne aja jooksul ei seostata tingetu ärritajaga (näiteks toiduga). Selle nähtuse bioloogiline tähendus on ilmne — signaal, millele ei järgne toit (või mõni teine signaali poolt osutatud tingetu ärritaja), kaotab oma tähenduse. Kui loomal sellist pidurdust ei tekiks, siis kulutaks ta asjatult oma energiat toidu otsimiseks või vaenlase eest põgenemiseks ebaõige tunnuse alusel.

Diferentseeriv pidurdus lubab täpselt eraldada signaali temaga sarnanevatest ärritustest. Kui seostada 1000 sekundivõnkega toon toiduga, 950 sekundivõnkega tooni aga mitte, siis esimese tooni puhul hakkab teatava arvu kordamiste järel ilmuma katseloomal sülg, teise tooni puhul aga mitte. Esimese tooni tagajärjel tekib ajukoores erutusprotsess (positiivne refleks), teise tooni puhul aga kooresisene pidurdus (negatiivne refleks). Diferentseeriva pidurduse uurimise varal on võimalik välja selgitada vastava looma analüsaatoorset võimet valguse, heli, keemiliste ainete ja teiste ärritajate suhtes. Samuti on võimalik diferentseerivat pidurdust välja kujundada naha ja teiste organite erinevate paikade, kellaaja jne. suhtes. On mõistetav, et mida arenenum on looma diferentseerival pidurdusel rajanev analüsaatoorne võime, seda otstarbekam on ka looma reaktsioon vastavale tingelisele ärritajale, seda paremini on kindlustatud looma elu looduslikes tingimustes.

Kui üheaegselt varem kasutatud süljeerituse ärritajaga — metronoomiga — rakendada lambi süütamist, jättes selle kombinatsiooni söötmisega seostamata, siis katse teatava kordamise järel pidurdab lambi süütamine tingelise signaali — metronoomi — toimet. Ainuüksi metronoomi kasutamisel aga säilib tingeline refleks. Esitatud nähtus kannabki tingelise pidurduse nimetust. Toitumisrefleks, mis tekib loomal viljarõuku nähes, pidurdub, kui viljarõugu kõrval seisab karjane vitsaga või kui rõugu naabruses magab koer.

Hilinemispidurdus tekib siis, kui tingeline ärritus kes-

tab väheste sekundite asemel minuteid. Sel puhul hakkab tingeline refleks, mis varem järgnes vahetult signaalile, kord-korralt hilinema. Nii võib toitumistsentrumi erutus, mis avaldub sigadel rahutuses ja ruigamises söötja lautailmumise ajal, asenduda algul pidurdusega nendel sigadel, keda süstemaatiliselt söödetakse teistest hiljem. Kassil, kes lõhna ja krõbina signaalilise tähenduse tõttu augu ees hiirt valvab, ei alga süljeeritus enne, kui hiir on juba ta käppade vahel. Hilinemispidurduse toimel välditakse seedenõrede tarbetu kulutamine ja looma energia tarbetu raiskamine.

Pidurduse kujundamine on sageli raske ja pingutav ülesanne närvisüsteemile, eriti siis, kui arenev pidurdus on vastu suunatud väga tugevale erutusprotsessile. Pidurduse teke on raskendatud ka siis, kui tema kolle koores paikneb ruumiliselt lähestikku erutuskoldega (näiteks diferentseeringu kujunemise puhul naha naaberpunktide või lähedal seisvate toonide suhtes) või kui pidurdus peab erutusprotsessi asendama väga järsku.

Kui pidurdusprotsess on liiga pingeline, siis tekib loomal katses kui ka loomulikes tingimustes *neurootiline seisund*, mis avaldub looma erutuses, tema agressiivsuses pidurdust põhjustava isiku suhtes, toidu vastuvõtmisest keeldumises, hüpnootilises seisundis jne. Neurootiline seisund võib kujuneda näiteks katseloomal, kes seatakse diferentseerima üksteisega väga sarnanevaid ärritajaid (lähedasi toone või värvivarjundeid, üksteisega sarnanevaid geomeetrilisi kujundeid jne.). Pullide puhul on paarituse tõkestamine (seksuaalrefleksi pidurdamine) nende tigestumise tavalisemaid põhjusi. Neurootiline seisund looma unisuse ja apaatsuse näol tekib ka sellistel isasloomadel, keda signaaliks kujunenud paarituspaigal lastakse emaslooma oodata kümneid minuteid. Selline loom ei suuda hilja kohaletoodud indlevat emast paaritada enne, kui tal on möödunud seksuaaltsentrumi ülepingutusest tekkinud neuroos.

Loomade dressuur seisab pidurduse väljatöötamises kaitse- ja orienteerumisreflekside suhtes ja uute tingeliste reflekside kujundamises.

Erutus- ja pidurdusprotsesside irradiatsioon, kontsentratsioon ning vastastikune induktsioon ajukoores

Peaaju koorde jõudev või siin tekkiv erutusprotsess ei jää püsima oma tekkepaigale, vaid levib ehk irradieerub erutuskoldest ka naaberaladele. Mõne aja pärast erutus koondub ehk kontsentreerub tagasi lähtekohale. Sama toimub ka pidurduskoldega.

Irradieerumisnähtusega seletub, miks igasuguse tingelise refleksi kujundamise algul varem rakendatud tingelise ärritaja kõrval signaalidena toimivad ka temaga lähedalt sarnased ärritused, näiteks teistsuguse rütmiga või kõrgusega heli, erineva tugevusega valgus jne. Üksnes tingelise ärritaja pikemaajalise seosta-

mise tagajärjel tingetu ärritajaga kontsentreerub erutus vastava analüsaatori kindlasse punkti, mille tagajärjel loom suudab eristada ehk diferentseerida rakendatud signaali temaga sarnastest (näiteks metronoomi sajalise minutisagedusega tiksumisi tema kaheksakümnelise minutisagedusega tiksumisest).

Pidurdusprotsesside liikuvust tõestati Pavlovi laboratooriumis ilmekalt järgmise katsega. Koera jalal ärritati mehaaniliselt naha viit ala, mis olid üksteisest eemaldatud 3, 9, 15 ja 22 sm võrra. Kõige madalama (0) punkti ärritamist ei seostatud kunagi toitmisega, mistõttu ajukoore vastavas osas tekkis selle (0-punkti) ärritamisel pidurduskolle. Ülejäänud punktide ärritamine seostati katselooma toitmisega, mille tagajärjel nende ärritus põhjustas tingelisreflektoorselt süljeeritust. Kui aga jala kõrgemate punktide ärritust rakendati vahetult pidurdus- (0-punkti) ärrituse järel, siis oli positiivsete ärritajate efekt väiksem või nad ei tinginud üldse süljeeritust. Seejuures nõrgeneb kõige enne 0-punktile kõige lähema ala ärritus ja viimasena kaugmise punkti ärritus. Et naha teatavad punktid vastavad ruumilise paigutuse suhtes nende tsentrumite asukohale ajukoores, siis on võimalik katse tulemustest teha järeldust, et ajukoores 0-punktile vastavast pidurduskoldest väljub ehk irradieerub pidurdusprotsess ka ajukoore naaberaladele, milles asetsevad jäseme teiste punktide kortikaalsed tsentrumid, tõkestades sel teel viimaste erutatavust teatavaks ajaks. Järgneva kontsentratsiooni puhul vabaneb pidurdusest esiteks pidurduskoldest kõige kaugemal asetsev ajukoore punkt ja vastavalt sellele algab jala kaugmise punkti ärritamisel uuesti sülje eritumine. Viimasena vabaneb pidurdustoimest 0-punktile kõige lähemal asetsev jala punkt.

Ajukooresisestel erutus- ja pidurdusprotsessidel on veel teine tingeliste reflekside moodustumise seisukohalt oluline omadus. Kui ajukoores tekib kontsentreeritud erutuskolle, siis ta loob ehk *indutseerib* enda ümber kõrgenenud pidurduse (*negatiivne induktsioon*), ja vastupidi — kontsentreeritud pidurduskolde naabruses tekib kõrgenenud erutatavuse tsoon (*positiivne induktsioon*). Induktsiooninähtustega seletub, miks negatiivse tingelise ärritaja abil võib tõsta positiivse tingelise ärritaja efekti, kui positiivne ärritus järgneb pidurdusärritusele vahetult.

I. P. Pavlov esitab järgmise positiivse induktsiooni näite. Koeral oli välja töötatud tingeline toitumisrefleks tugevale valgusele ja sellest diferentseeritud refleks nõrgale valgusele. Kumbagi ärrituse vahelduva kasutamisega saadud efekt süljeerituse näol on näidatud tabelis lk. 604.

Siin suurenes positiivse ärritaja toime vahetult pärast pidurdavat ärritajat ligi 50% võrra.

Indutseeriv toime kestab mõnest sekundist kuni 1—2 minutini.

Negatiivse induktsiooniga seletuvad nn. välise pidurduse nähtused. Induktsiooniprotsessid piiravad irradiatsiooni ja aitavad sellega kaasa täpsemale diferentseerimisprotsessile.

Aeg	Tingeline ärritaja 30 sekundi vältel	Süljeeritus tilkades 30 sekundi vältel
Kell 13.46	Tugev valgus	14
„ 13.55	Sama	14
„ 14.05	Nõrk valgus	0
„ 14.05.30	Tugev valgus	20

Uni

Uni iseloomustub teadvuse kaoga, erutatavuse langusega (ärrituskünnise tõusuga) ja looma võimega uuesti ärkvele tulla. Une puhul on organite talitlus mõnevõrra aeglustunud ja teataval määral muutunud: lihaste toonus (pingeseisund) on vähenenud, hingamisliigutuste sagedus kahanenud, vererõhk langenud ja ainevahetus koos kehatemperatuuriga alanenud. Une sügavus, mida mõõdetakse ärkveletulekut põhjustava ärrituse tugevusega, väheneb tavaliselt koos magamise kestusega. Uinumist soodustavad väsimus ja tugevate välisärrituste puudumine.

Une suur bioloogiline tähtsus nähtub asjaolust, et kui looma magamast takistada, sureb ta mitmekordselt lühema aja (koer näiteks umbes 7 päeva) jooksul kui nälgimise korral.

Täiskasvanud inimene ja enamik linde magab vaid kord ööpäeva kestel (monofaasilise unega organismid). Enamikul imetajatel, nende hulgas ka kõikidel põllumajandusloomadel, vahelduvad ärkveloleku- ja uneperioodid päevas korduvalt (polüfaasilise unega loomad), kusjuures põllumajandusloomade osas peamine puhkeaeg siiski langeb ööle. Nii võib hobune ööpäeva kestel magada (suikuda) 3—16 korda, kusjuures une kestus ulatub vähestest minutitest mitme tunnini. Kõige pikem uneperiood langeb hobusel kella 1 ja 5 vahele öösel. Hobused magavad seistes (jalul), maha heidavad nad harva, tavaliselt vaid öösiti. Hobuse piisavaks puhkamiseks ei jätku alati jalul suikumisest, vaid oluline on ka siin looma lamamine, mida võib soodustada loomale pehme aseme ja rahuliku ümbruse loomisega. Need nõuded kehtivad ka teiste põllumajandusloomade kohta.

Akadeemik I. P. Pavlovi õpetuse põhjal on uni kogu ajukoort haarava pidurdusprotsessi irradiatsiooni (laialivalgumise) tagajärjeks. Selle kaudu välditakse närvirakkude liigne kurnatus. Teatavas analüsatoorses tsentrumis tekkiv pidurdus valgub laiali teistele tsentrumitele juhul, kui nende ärritus pole liiga tugev. Mitmekesised ja tugevad (eriti nägemis-, kuulmis- ja haistmis-) ärritused segavad tekkinud pidurduskolde levikut üle kogu ajukoore. Ühetaoliste ärrituste rütmiline kordumine soodustab une tekkimist.

Und, nagu pidurdustki, on võimalik põhjustada tingeliste ärri-

tajate (signaalide) kaudu. Protsessid, mis tavaliselt langevad kokku une algusega, võivad hiljem ise kujuneda une põhjustajaks. Katsekoer, kel unepidurdus tekib monotoonsete ärrituste tagajärjel, võib hiljem suikuda juba üksnes katselaual viibides. Unenägemine seletub asjaoluga, et magamisel võivad teatavad analüsatoorsed tsentrumid püsida pidurdamatuina. Selliste pidurdamata alade esinemisele osutab ka magaja reageerimine üksnes teatavatele karakteersetele ärritajatele (näiteks magava ema reageerimine lapse nutule).

Une taastavat ja ravivat toimet on viimastel aastatel hakatud laialdaselt kasutama meditsiinis. Põllumajandusloomadel on püütud une toimet rakenduslikult kasutada ühest küljest magamisaja pikendamise näol sigadel ning ööpäeva jagamisel kahekordseks päevaks kanadel. Sigadel, keda lisaks 10-tunnilisele öisele magamisele harjutati tingelisreflektoorselt (ruumi pimendamise ja söötmisrežiimi muutmise abil) magama ka 4 tundi päeval (kella 13-st kuni 17-ni), saavutati 10-kuuse katseaja kestel kontrollrühmaga võrreldes märgatavalt suuremat kehakaalu (134 kg 116 kg vastu) ja paremat söödakasutust (iga 1 kg kaalujuurdekasvu kohta kulus söötühikuid katserühmas 5,4 kontrollrühma 6,3 vastu).

Kanadelt, kelle öist magamisaega piirati 9 tunnilt 7 tunnini (kella 20-st kuni 3-ni), lastes neil lisaks sellele päeval magada 3 tundi (kella 9-st kuni 12-ni), saadi kontrollrühmaga võrreldes 25—38% mune rohkem.

Uneaja reguleerimise küsimus on väärt, et seda mitmekülgselt selgitataks kõikide põllumajandusloomade puhul. Vastavad tähelдused on teostatavad ka tootmistingimustes.

Närvitalitluse tüübid

Närvisüsteemi põhiomaduste — erutus- ja pidurdusprotsesside tugevuse, nende tasakaalu ja liikuvuse osas erinevad ühe ja sama liigi loomad isekeskis. Need erinevused kajastuvad loomade käitumises, nende tingelisreflektoorses talitluses, mille alusel loomad jaotatakse erinevateks närvitüüpideks. Õpetuse närvitüüpidest püstitas akad. I. P. Pavlov 1927. aastal.

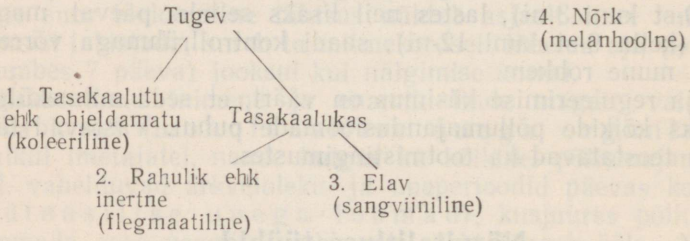
Niinimetatud nõrgatüübilistel loomadel on erutusprotsessid nõrgad, igasugused välisärritused pidurdavad neid. Uues olustikus (katsetingimustes) kohanevad nad raskesti, neil püsib väga kaua (päevi ja nädalaid) orienteerumisrefleks (refleks «mis see on?»), nad on usaldamatud ja arad ning tingelised refleksid kujunevad neil väga aegamööda ja seejuures ebapüsivatena. Nagu väidab I. P. Pavlov, pole seda tüüpi loomi üldiselt võimalik väga tunduval määral parandada kasvatusega, distsiplineerimisega ja nad muutuvad kõlblikuks ainult mõningate eriti soodsate, sihilikult loodud tingimuste puhul või, nagu me harilikult väljendume, «kasvuhooneoludes».

Kunstliku seemenduse punkti olustikus keelduvad nõrga närvitüübiga pullid kaua aega paaritamast. Võõras ümbrus, müra ja inimeste juuresolek põhjustavad neil välise pidurduse. Eksimuste korral sperma võtmisel, mis põhjustab loomale valu, areneb neil kergesti kestev pidurdus, mispärast selliste pullide kasutamine seemenduspunktides on väga raske. Samuti on töö- ja suguloomadena sobimatud nõrga tüübiga hobused.

Tugevatüübilised loomad on suutelised häireteta taluma ja isegi signaalideks kujundama tugevaid välisärritusi (näiteks kõrvale raskesti talutavat müra). Siia kuuluvad loomad käituvad võõrastes tingimustes vabalt ja rahulikult, võtavad vastu sööta ja tingelised refleksid kujunevad neil püsivatena.

Erutus- ja pidurdusprotsesside tugevuse vahekorra ehk tasakaalustatuse ning erutus- ja pidurdusprotsesside vaheldumise kiiruse (liikuvuse) alusel jaotatakse tugevatüübilised loomad veel omakorda kolme tüüpi: 1) tugevaks tasakaalutuks ehk ohjeldamatuks tüübiks, 2) tugevaks tasakaalukaks elavaks tüübiks ja 3) tugevaks tasakaalukaks rahulikuks (inertseks) tüübiks.

Seega on närvitalitluse peamisi tüüpe neli:



Need I. P. Pavlovi poolt koertega sooritatud katsete varal väljaselgitatud peamised närvitüübid langevad mitmeti kokku kreeka arsti Hippokratese poolt kirjeldatud koleerilise, flegmaatilise, sangviinilise ja melanhoolse tüübiga, mispärast Pavlov kasutab mainitud temperamenditüüpide nimetusi ka närvitüüpide iseloomustamisel.

Tugevat tasakaalutut ehk ohjeldamatut tüüpi loomadel kulgevad erutusprotsessid pidurdusprotsessidest jõulisemalt. See on loomade sõjakas ehk agressiivne tüüp, teisi kõrvaletõrjuv ja ohtu alahindav. Karjas liiguvad sellised loomad tavaliselt teiste ees. Ohjeldamatu närvitüübiga loomad orienteeruvad kiiresti, tingelised refleksid kujunevad neil ruttu ja püsivatena, pidurdusrefleksid aga raskesti. Seetõttu pole nad suutelised peeneks diferentseerimiseks. Sellist tüüpi isasloomadel on (vastandina nõrgale tüübile) tugev suguline aktiivsus. Paarituspunktidesse viiduna hakkavad ohjeldamatu närvitüübiga pullid kohe paaritama ega reageeri võõrastele isikutele või mürale. Neil ei

arene sisemist pidurdust isegi mitte siis, kui neid kasutatakse paaritamiseks ühetaolises olustikus iga päev 3—4 korda. Nende sugulise aktiivsuse kõrge taseme säilimisele vaatamata väheneb nende sperma kvaliteet liigse sugulise koormuse korral ja loomad ise muutuvad tigedaks, mispärast nende suguline koormus nõuab ranget normeerimist. Ohjeldamatu närvitüübiga katsejäära poolt väljavalitud uted ei ole mitte kõik indlevad, sest selline jäär püüab indlevate uttede kõrval paaritada ka teisi.

Tugevat tasakaalukat elavat tüüpi loomadel vahelduvad erutusprotsessid pidurdusprotsessidega hõlpsasti ja kiiresti. Toitumis- ja seksuaalrefleksid näiteks pidurduvad hõlpsasti välisohu või ähvarduse puhul. See on kõrgema närvitalitluse kõige täielikum («ideaalne») tüüp, sest et siia tüüpi kuuluvad loomad kõige kergemini kohanevad muutuvate välistingimustega. Tingelised refleksid ja diferentseeringud kujunevad neil kiiresti. Samuti toimub neil kergesti reflekside ümberkujunemine (positiivse refleksi muutumine pidurdavaks ja pidurduse asendumine erutusega). Katsetoimingutes erutuvad sellised loomad tugevasti, kuid rahustuvad samuti kiiresti. Toitu söövad nad (lambad, lehmad) rahulikult, mitte laiali pildudes, nagu eelmisse tüüpi kuuluvad loomad.

Tugeval tasakaalukal rahulikul tüübil toimub erutusprotsesside üleminek pidurdusprotsessideks aegamööda. Sellised loomad iseloomustuvad rahuliku käitumisega, «soliidsusega», väljapaistva ükskõiksusega. Tingelised refleksid kujunevad neil aeglaselt, kuid olles kord tekkinud, püsivad need kaua. Sellised pullid avaldavad paarituspunktidesse viiduna pikka aega välise pidurduse tunnuseid. Paaritama lähevad nad aeglaselt, kuid hästi ettevalmistatult, andes kohe täisväärtuslikku ejakulaati. Kui neid paaritamiseks rakendada 1—2 korda päevas, püsivad nad kaua aktiivsetena ja nende puhul ei ole vaja kasutada sisemise pidurduse kõrvaldamise vahendeid. Võib oletada, et sigade puhul on selline tüüp sobiv nuumseaks, sest loomade vähene liikuvus ja hea isu soodustavad nende rasvumist.

Kõrgema närvitalitluse tüpoloogia probleemil on väga suur tähtsus mitte üksnes inimeste puhul, vaid ka loomakasvatuses, seda enam, et sellest sõltub mitte üksnes looma käitumine, vaid ka kõikide organite talitluslikud ja ainevahetuslikud protsessid.

Kahjuks on põllumajandusloomadesse puutuv andmestik selles osas veel väike, sest tänaseni puuduvad sellised meetodid, mis tootmistingimustes lubaksid usaldavalt määrata loomade närvitüüpi. Ometi võimaldab närvitüübi määramist teataval määral ka looma tavalise käitumise jälgimine (looma söötmisel, lüpsmisel, asukoha ümbervahetamisel ja käitumisel karjas).

Loomade käitumislikku ehk tüpoloogilist omapära tuleb arvestada nende rühmitamisel, eriti sigade puhul. Vastasel korral liikuvamad ehk rahutumad häirivad neid, kes toituvad kiiresti ja

seejärel kohe heidavad puhkama. Sama tuleb arvestada loomade talitajate ja eriti sugupullide hooldajate ning hobusemeeste valiku puhul. Ohjeldamatute ja hõlpsasti tigestuvate pullide hooldajaiks ei sobi arusaadavalt tasakaalutu närvitüübiga inimesed, samuti nagu nad ei sobi ohjeldamatute või nõrgatüübiliste hobuste kasutamiseks.

Tugevat tasakaalukat elavat tüüpi hobustele on omane kõrge tööjõudlus niihästi traavi, sammukäigu kui ka raske veo puhul. Seda tüüpi hobused reageerivad ergutusele liikumise kiirendamisega ja säilitavad oma toitumust hästi. Ohjeldamatut tüüpi hobused osutavad samuti suurt jõudlust traavis ja normaalse veotöö puhul, kuid nende töövõime on väiksem kõrgendatud veopinge korral. Nõrgatüübilistel hobustel on väike tööjõudlus, ergutusele vastavad nad kiiruse vähendamisega ja veotakistuse suurenemisel nad jäävad tavaliselt seisma. Viimasel korral vastavad nad piitsalöökidele sageli tagant üleslöömisega.

Lehmade puhul taluvad laudakorra muutusi pidamistingimuste, söötmise ja lüpsi osas teistest hõlpsamini tugevat tasakaalukat liikuvat tüüpi loomad.

Ajukoore dünaamiline stereotüüp

Ajukoorde jõuavad pidevalt organismist enesest ja väliskeskkonnast iseloomult, intensiivsuselt ja kestuselt erinevad signaalid. Nende põhjal tekkivad irradiatsiooni, kontsentratsiooni ja vastastikuse induktsiooni seadustele alluvad erutus- ja pidurdusprotsessid on alalises liikumises. Kortikaalprotsessid on niisama dünaamilised, nagu seda on organismisisesed protsessid ja ümbritsev keskkond. On ju igal organil oma esindus ajukoores ja kõik siseorganid kui ka eksteroretseptorid saadavad ajukoorde pidevalt erutusimpulsse, mis signaliseerivad nende talitluslikust seisundist või välismaailma muutustest.

Aga juhul, kui loomade elu kulgeb väliselt ühtlast, standardset ehk stereotüüpset rada, kujuneb ka ajukoores teatav kindel erutus- ja pidurdusprotsesside stereotüüp — viimased kulgevad ka siin sel puhul kindlas järjekorras ja kindla ajavahemiku järel. Sellist kooreprotsesside süsteemi nimetab Pavlov d ü n a a m i l i s e k s s t e r e o t ü ü b i k s. Välise stereotüübi taustal kord välja kujunenud, on dünaamiline stereotüüp suhteliselt raskesti muudetav ja sellega kaasnevad esialgu teatavad häired kõikide organite talitluses. Seda asjaolu tuleb arvestada loomade asukoha vahetamisel, nende lüpsi- ja söötmiskordade ja -aegade ümbermuutmisel, teenindava personali vahetamisel, laudaperioodilt karjamaaperioodile üleminekul jne.; teatav produktsiooni langus on seejuures paratamatu, mispärast laudakorra tarbetut muutmist tuleb vältida.

Talitluste lokalisatsioon suuraju poolkerade koores

Ajukoore talitluste lokalisatsiooni ehk asukoha osas kehtisid varem kaks vastandlikku seisukohta. Osa õpetlasi eitas ajukoore talitluste lokaliseeritust, pidades seega ajukoort kogu ulatuses funktsionaalselt ühetaoliseks; teised aga vastupidi väitsid ajukoore talitluste väga kindlapiirilist seost koore teatava alaga, jagades suuraju poolkerade välispinna muutumatu ulatusega sensiibliteks ja motoorseteks regioonideks. Viimased tähistasid isegi kindlaid alasid psüühilistele talitlustele, kusjuures eristati tunnetuse, mälu, kujutlusvõime jt. tsentrumeid.

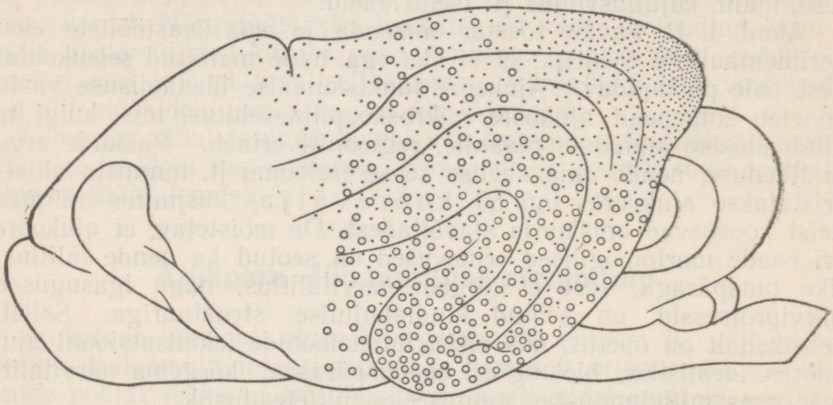
Akad. I. P. Pavlov tõestas omaenda ja oma kaastööliste eksperimentaalsete töödega, et ei üks ega teine mainitud seisukohtadest pole paikapidav. Ajukoore funktsionaalse ühetaolisuse vastu kõneleb kõigepealt ajukoore mikroskoopiline ehitus, mis, kuigi ta allub ühisele kihististe plaanile, regiooniti erineb. Rakkude arvu ja tiheduse, nende omavahelise seose iseloomu jt. tunnuste alusel eristatakse ajukoores ligi 50 *koorevälja*, kusjuures mitmed neist koosnevad omakorda alaväljadest. On mõistetav, et ajukoore eri osade morfoloogilised erinevused on seotud ka nende talitlusliku omapäraga, sest et kõrgem närvitalitlus, nagu igasugused närviprotsessid, on seotud kindlakujulise struktuuriga. Sellelt seisukohalt on õpetus, mis eitab funktsioonide lokalisatsiooni ajukoores, idealistlik, bioloogilisi seaduspärasusi kõrgema närvitalitluse osas mittetunnustav ning seega mitteteaduslik.

Vastupidine seisukoht on tõele lähemal, kuid seejuures ometi mitte täpne.

Talitluste kindla lokalisatsiooni vastu kõneleb muuhulgas peaaju koore plastilisus: normaalsed naaberalad võivad vigastatud ala talitluslikult asendada. Motoorsed ja sensiiblid häired, mis ilmuvad ajukoore väikese osa operatiivse kõrvaldamise korral, võivad hiljem kaduda. I. P. Pavlovi õpetuse kohaselt on ajukoor välismaailma ja sisekeskkonna analüsaatorite kogum: aferentsete närvide kaudu kanduvad siinsetesse kooretsentrumitesse kõik välismaailmast ja siseorganitest pärinevad ärritused. Tsentrumite piirid on määratavad tingeliste refleksside kaudu ja sellist meetodit rakendades nähtub, et analüsaatorite piirid pole nii selged, nagu seda väideti varem. Ühte või teist impulssi vastuvõtvate rakurühmade ulatus haarab ajukoore suuri alasid ja seejuures kattuvad nad naabertsentrumitega osaliselt. Igas analüsaatoris eristatakse tsentraalset osa — *tuuma* — ja analüsaatori *perifeerset osa*. Analüsaatori tuumas toimub erutuslainete kõige peenem analüüs ja süntees, kuid analüsaatori perifeerses osas kannab analüüs elementaarsemat iseloomu. Näiteks koer, kellel on vigastatud nägemisanalüsaatori tuum, kaotab võime eristada esemete kuju või värvi peeni erinevusi, reageerides veel üksnes esemete valgustusastmele.

Igal perifeersel retseptoorsel aparaadil on ajukoores oma terri-

toorium ehk impulsside lõppjaam, kusjuures sellise territooriumi tsentraalne osa ongi analüsaatori tuumaks. Nii projitseeritakse valguse retseptoris — reetinas — tekkiv impulss aju poolkerade kuklasagarais asetsevasse alasse, mis piirab nn. kannuslõhet. Nimetatud lõhe peale projitseeritakse reetina ülemine osa, lõhe alla reetina alumine osa, tahapoole reetina tsentraalne osa ja lõhe eesosa piirkonda reetina perifeerne osa. Mainitud alade vigastamine üksikult tingib ka erinevaid nägemishäireid. Ajukoore oimusagaras, ülemise oimukääru piirkonnas, asetseb kuulmisanalüsaatori tuum alapiirkondadega helide erineva kõrguse jaoks. Samas sagaras



Joonis 283. Nägemisala (täpistatud) ja kuulmisala (kaetud sõõrikestega) piirkonnad koera suuraju koores.
Mida tihedamalt asetsevad punktid või sõõrikesed, seda peenemale ehk üksikasjalisemale analüüsile on kohanenud vastav ajukoore osa. Nagu jooniselt nähtub, kattuvad mainitud analüsaatorite tsentrumid osaliselt üksteisega.

asetsevad ka haistmis- ja maitsmisanalüsaatori tuumad. Kiirusagara tagumises tsentraalses käärus asetseb naha-analüsaatori tuum, milles saabuvad ärritused muutuvad puute-, valu- ja temperatuuriaistinguteks. Naha retseptoorsetel elementidel on siin järgmine projektsioon: mainitud kääru ülemises osas asetsevad tagajäsemete sensiibluse tsentrumid, kääru keskosas analoogilised tsentrumid keret katva naha jaoks ja veelgi allpool paiknevad alad, kuhu saabuvad erutuslained eesjäsemete, pea ja kaelanahast.

Kuid vastavate analüsaatorite perifeersed osad omavad palju suuremat ulatust, võides nägemisanalüsaatori puhul ulatuda osaliselt isegi oimu- ja kiirusagara piirkonda (joonis 283).

Loetletud analüsatoorsetele tsentrumitele ajukoores vastandati varem otsmikusagara eesmise tsentraalse kääru piirkonnas asetsevat motoorset, tahteliste liigutustega seotud ala. Pavlov ja tema kaastöölised tõestasid ka selle ala analüsatoorse iseloomu (motoorne analüsaator) ja samuti seda, et siin toimub nende impulsside analüüs ja süntees, mis pärinevad lokomotoorses apa-

raadis (lihastes ja liigestes) asetsevate proprioretseptorite ärritusest. Motoorses analüsaatoris toimub saadud informatsiooni analüüsi ja sünteesiga samaaegselt ka impulsside ülekandumine eferentsele püramiidtraktile, mis siit algab. Sisekeskkonna analüsaatorite asupaik ajukoores on veel lähemalt välja selgitamata.

Nagu motoorses analüsaatoris, nii toimub ka teistes kooresisestes analüsaatorites aferentsete impulsside ümberlülitamine eferentsele teele. Saades aferentsete impulsside kaudu «informatsiooni» väliskeskkonna seisundist ja alaliselt toimuvatest muutustest organismis endas, suunab koor kesknärvisüsteemi madalamatele osadele ning nende vahendusel lihastele, siseorganitele ja veresoontele alaliselt impulsside laineid, korraldades nende kaudu kõikide organite ja kehaosade tööd.

ANALÜSAATORID EHK MEELEORGANID

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Analüsaatoriteks ehk meeleorganiteks füsioloogilises mõistes nimetatakse selliseid seadiseid, millede varal organism suudab eristada ehk analüüsida mitmekesiseid välismaailmast ja organismi sisemusest pärinevaid ärritusi. Akad. I. P. Pavlov iseloomustab analüsaatorite talitlust järgmiselt: «Närvisüsteem on alati suurem või väiksem analüsaatoorsete seadiste, *analüsaatorite* kompleks. Optiline osa sellest eraldab organismi jaoks valguse lainetuse, akustiline — õhulainetuse jne. Omakorda igaüks nendest osadest jagab välismaailma vastava osa pikaks reaks üksikelementideks. Iga analüsaatori juurde kuuluvaks tuleb lugeda niihästi igasuguseid aferentsete närvide perifeerseid seadiseid (transformaatorid, milledest igaüks muudab üksnes teatavat energiat närviprotsessiks) kui ka närve endid ja nende rakkude ajusiseseid lõpmeid. Siit on arusaadav, et analüsaatoorsest tööst võtavad osa nii ühed kui teised.» Teisal ta ütleb, et «analüsaatorid on see, mida tänini nimetati meeleorganiteks».

Igas analüsaatoris kui refleksikaare alguspooles on eristatavad kolm osa: 1) perifeerne osa, retseptoorne seadis ehk *retseptor* (Pavlovi poolt ka *transformaatoriks* ja analüsaatorite perifeerseks seadiseks nimetatud), mis vastavalt oma iseloomule mitmekesised ärritused muudab ümber (transformeerib) närviimpulsiks, 2) närvikiududest ehk aferentsetest närvidest moodustunud *juhteosa* ehk *juhtetee*, mille kaudu transformaatoris tekkinud impulss kandub ajukoorde, ja 3) analüsaatori *tsentraalne*, ajukoores paiknev *osa*, milles vastav närviimpulss muutub lihtsamaks psüühiliseks avalduseks — *aistinguks*. Talitluse mõttes moodustavad kõik mainitud analüsaatorite kolm osa terviku: kui üks neist talitlusvõime kaotab (vigastuse tõttu), siis ei suuda seda ka teised enam asendada. Nii näiteks kaob nägemisvõime mitte üksnes silma (silmamuna) vigastumise, vaid ka nägemisnärvi läbilõikamise korral kui ka ajukoore optilise ala vigastumise tagajärjel (koorepimedus). Valutunne kaob niihästi naha pinnal või mujal asetsevate valuretseptorite väljalülitamisel anesteseerivate vahendite kaudu kui ka neist väljuvate närvide aneste-

seerimisel või ajukoore vastavate alade talitlusliku väljalülituse (narkoosi) korral. Nii on lugu ka kõikide teiste analüsaatoritega, sest nad töötavad ainult kõikide oma alaosade talitlusvõime säilides. Retseptorid üksinda või ka ajukooresisesed alad pole suutelised ärrituste eristamiseks ehk analüüsimiseks. Seega vastavad analüsaatoritele meeleorganid vaid laiemas ehk füsioloogilises mõistes, juhteteed ja ajusisesed tsentraalsed osad kaasa arvatud. Tavaliselt aga mõistetakse igapäevases elus ja enamasti ka anatoomilises kirjanduses meeleorganite all vaid analüsaatorite retseptoorseid algusosi ehk retseptoreid, kusjuures juhteteid ja tsentreid iseloomustatakse närvisüsteemi kirjelduses. Veelgi piiratumas mõistes tähendavad meeleorganid ainult peas ja naha pinnal asetsevaid retseptoreid (eksteroretseptoreid), s. o. selliseid analüsaatorite algusosi, millede ärritus jõuab teadvusse.

Kuid analüsaatorite kõrval, millede ärritusega kaasas käib aistinguks nimetatava efekti teke, esineb organismis veel tohutul hulgal selliseid analüsaatoreid, millede ärritus teadvusse ei jõua. Siia kuuluvad näiteks organitesisest rõhku, koevedelikkude keemilist koostist, reaktsiooni jne. registreerivad analüsaatorid, millede perifeerseid algusosi (retseptoreid) leidub organismis miljoneid. Üksnes väga mitmekesise analüsatoorse talitluse taustal suudab ajukoor otstarbekalt reguleerida organite endivahelisi suhteid ja kohandada kogu organismi talitlust muutunud välistingimustele. Järgnevalt tutvume nende analüsaatorite ehituse ja talitlusega, millede ärritus jõuab organismi teadvusse ja millede retseptoorsed algusosad on koondunud looma keha eesossa — peasse. Naha analüsatoorsest talitlusest oleme kõnelnud ülal.

SILM

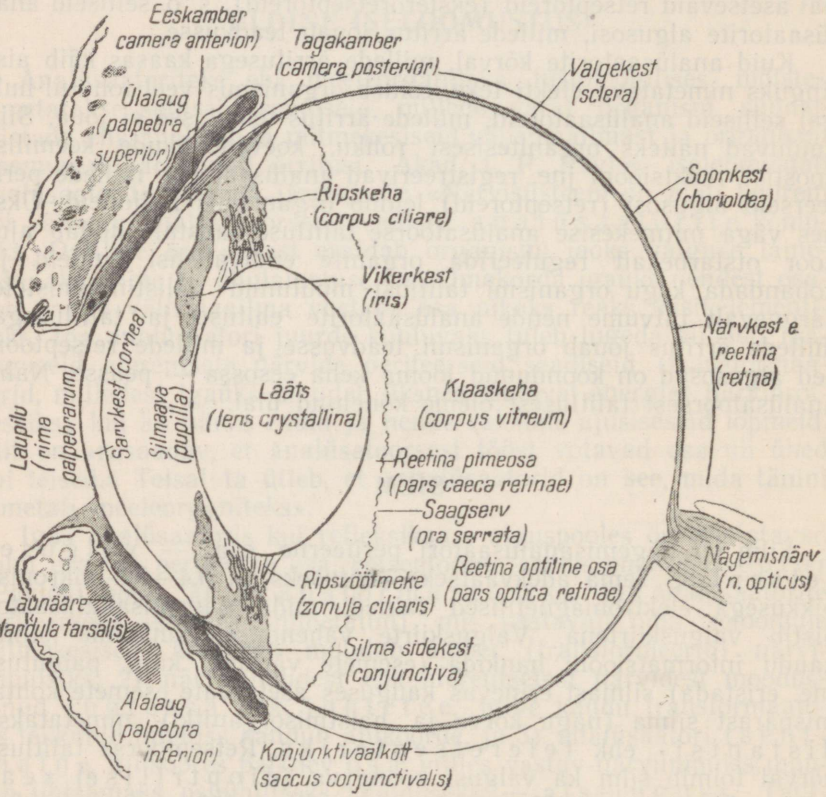
Silm on nägemisanalüsaatori perifeerne osa — *valguseretseptor*. Tema adekvaatseks ärrituseks on 0,4—0,8-mikronise pikkusega elektromagnetilised lained, mida nägemisanalüsaator aistib valguskiirtena. Valguskiirte vahendusel suudame silma kaudu informatsiooni hankida (esemete värvust, kuju, paigutust jne. eristada) silmast erinevas kauguses asetsevate esemete kohta, mispärast silma (nagu kõrva ja haistmisorganitki) nimetatakse *distantsi-* ehk *teleretseptoriks*. Retseptoorse talitluse kõrval toimib silm ka valgust koondava (*dioptrilise*) *seadise* ehk *aparaadina*, mis analoogiliselt läätsega varustatud fotokaamerale loob vaadeldavast esemest silmamuna tagaseinal (retseptoorsete elementide kohal) selge vähendatud ja ümberpööratud pildi.

Silm kui valguseretseptor koosneb *silmamunast* ja sellega seostuvatest *lisaorganitest*: silmamunalihastest, laugudest ja pisaraaparaadist. Koos nägemisnärviga, ajusiseste juhteteedega ja suuraju kuklasagarais paikneva nägemistsentrumiga

moodustab ta nägemisaistingut võimaldava nägemisanalüsaatori. Ei silmamuna ega ka nägemistsentrum üksikuna pole selleks suutelised. Nägemisaistingu tekkeks on vajalik nägemisanalüsaatori kõigi loetletud osade koostöö: ühe vigastumisel langeb välja ka teiste talitlus.

Silmamuna

Silmamuna asetseb silmakoopas ehk orbiidis, olles ühendatud peaajuga nägemisnärvi kaudu. Sea silmamuna on kerajas, hobusel ja mäletsejalistel eest taha pisut lamestunud.



Joonis 284. Poolitatud silmamuna koos laugudega. (Orig.)

Silmamuna piirab kolmekestaline sein ja ta sisemus on täidetud: 1) läätsega, 2) selle ees asetseva vesivedelikuga ja 3) läätse taga paikneva läbipaistva sültja massiga — klaaskehaga (joonis 284). Silmamuna sees asetsevad keskkonnad koos tema seina läbipaistva eesosaga — sarvkestaga — toi-

mivad valguse koondajaina, sein seevastu kaitseb ja toidab silmamuna, võimaldab temas teatava siserõhu tekkimist ning tema seesmine kest toimib silmamuna tagaseinal valguse vastuvõtjana.

Silmamuna sein koosneb välis- ehk kiud- (fibroos-) kestast, vahepealsest kesk- ehk soon- (vaskuloos-) kestast ja kõige seespoolsemast sise- ehk närvkestast.

Kiudkest moodustub tagapoolsest läbipaistmatust valgekestast ehk skleerast ja eespoolsest läbipaistvast sarvkestast ehk korneast.

Skleera koosneb kollageensest sidekoest, milles tihedasti paiknevad kiud üksteisega risteldes kulgevad peamiselt meridianaalses ja ekvatoriaalses suunas. Nägemisnärvi väljumiskohal asetsevat, paljude mulgukeste poolt läbistatud valgekesta ala nimetatakse sõelplaadiks. Silmamuna ees- ja tagapoolseks osaks jaotava ekvatoriaalpinna kohal on skleera kõige õhem.

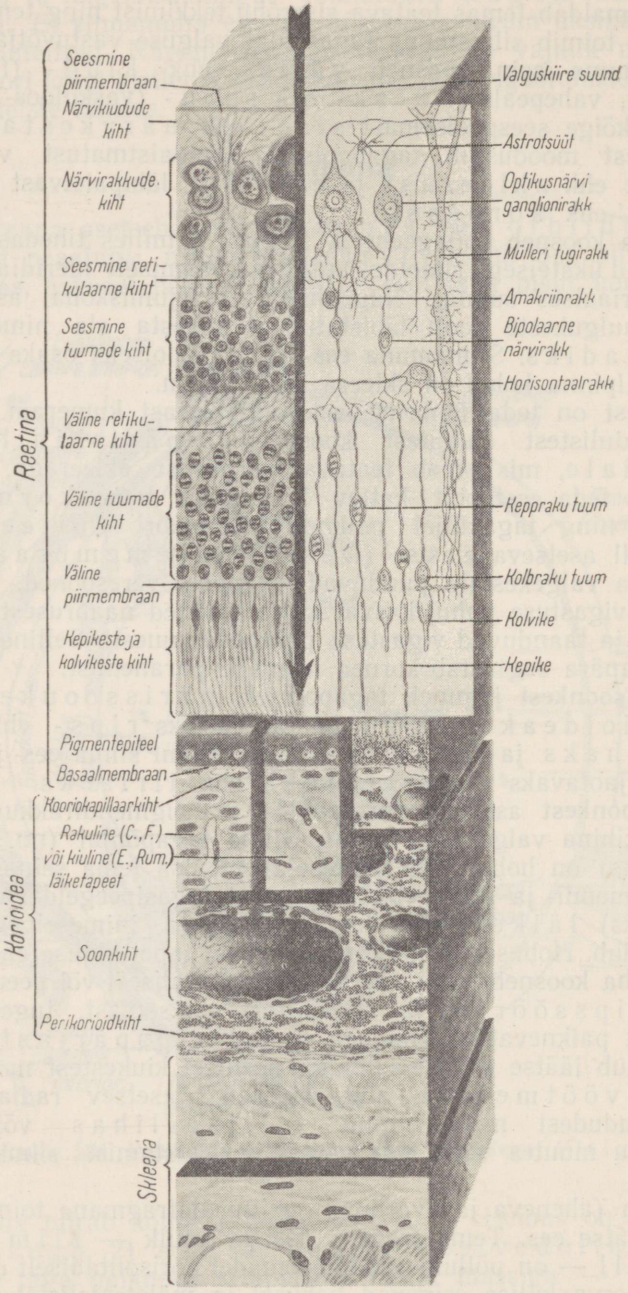
Sarvkest on teda ümbritsevast valgekestast kumeram. Lisaks kollageenkiulistest õhikutest koosnevale päriskihile ehk proopriale, mis omab teatavat sarnasust skleeraga, esineb sarvkestas teda eestpoolt kattev kihistunud lame korneaalepiteel ning tagaküljel paikneb eeskambri epiteel ühes viimase all asetseva elastse (Descemeti) membraaniga. Vastandina valgekestale puuduvad korneas veresooned. Üksnes sarvkesta vigastuse puhul kasvavad veresooned naabrusest (skleerast) siia ja taanduvad vigastuse paranedes uuesti. Selline bioloogiline omapära aeglustab kornea haavade paranemist.

Silma **soonkest** jaguneb tagapoolseks pärissoonkestaks ehk korioideaks, läätse kohal asetsevaks ripsi- ehk tsiliaarkehaks ja läätse ees asetsevat ruumi silma ees- ja tagakambriks jaotavaks vikerkestaks ehk iiriseks.

Pärissoonkest asetseb veresoonte- ja pigmendirakkude-rikka (musta) kihina valgekesta vastas. Silma tagapõhjal (nn. optilise telje vastas) on hobusel ja mäletsejalistel osa tema seinast muutunud pigmendi- ja soontevabaks valgust tagasipeegeldavaks (reflekteerivaks) läiketapetiks; seal (nagu inimeselgi) läiketapet puudub. Hobusel ja mäletsejalistel on tapet kiulise ehitusega.

Ripskeha koosneb tagapoolsest siledapinnalisest või peente kurdudega ripssõõrist ja eespoolsest paksemast, tugevamate, radiaalselt paiknevate kurdudega kaetud ripspärjast. Ripspärg seostub läätse elastse kihnuga peentest kiukestest moodustunud ripsvöötmekese abil. Ripskehas asetsev radiaalsetest silelihaskiududest moodustunud tsiliaarlihas võimaldab läätse kuju muutes vaadeldava pildi teravustamist silma tagapõhjal.

Liikuva (aheneva ja avarduva) valgusdiafragmana toimiv **iiris** asetseb läätse ees. Tema tsentris asetsev mulk — silma-ava ehk pupill — on põllumajandusloomadel horisontaalselt ovaalne. Iirise ülaserva küljes esinevad hobusel ja mäletsejalistel sõlmjad moodustised — vikerkesta sõmerad. Iiris koosneb pig-



Joonis 285. Silmamuna tagaseina mikroehitus. (Orig.)

mendi- ja soonterikkast sidekoest ning kahest siledakiulisest lihasest — tsirkulaarsest iirise sulgurist ja perifeersema asendiga, radiaalsetest kiududest koosnevast iirise avardajast.

Närvkestas ehk **reetinas** eristatakse tagumist, pärissoonkesta kohal asetsevat optilist osa ja ripskeha ning iirist tagant katvat (pealtvaates mustana näivat) pimeosa. Kummagi piiri moodustab poolitatud silmamunas hästi nähtav saagserv (joonis 284).

Reetina optiline osa (joonis 285) moodustub sügavuti neljast rakukihist. Kõige väljaspoolsemalt, vastu pärissoonkesta, asetseb ühekihiline reetina pigmentepiteel (pigmenditu on see vaid läiketapeti kohal); sellele järgneb valguseretseptorite — kepp- ja kolbrakkude kiht; siin tekkiv erutuslaine kandub vahepealsel kihti moodustavate bipolaarsete närvirakkude kaudu nägemisnärvi ganglionirakkudele, mis asetsevad teistest rakkudest kõige seespoolsemalt ja millest algavadki nägemis- ehk optilise närvi kiud. Reetina sisepinnale tulevad närvikiud kulgevad kõik sõelplaadi suunas, kus nad silmamunast (nägemisnärvina) väljudes moodustavad väikese kõrgendi — nägemisnärvipapilli. Füsioloogias kannab see pimetähni nimetust, sest et siin (retseptoorsete elementide puudumise tõttu) valguse vastuvõttu ei toimu.

Pigmendikihi vastas asetsevad fotoretseptoorsed rakud omavad perifeerseid jätkeid, milledest ühtesid nende kuju tõttu nimetatakse kepikesteks ja teisi kolvikesteks.

Lääts on koos sarvkestaga peamiseks valguskiirte koondajaks. Tema muutuva kumeruse tõttu projitseeritakse vaadeldav ese (kaugusele vaatamata) alati selgena reetina pinnale. Meenutame siinkohal, et fotoaparaadis saavutatakse pildi teravustamine mattklaasil objektiivi edasi-tagasi liigutamise teel.

Silma lisaorganid

Silmalaud kaitsevad liikuvate nahakurdudena silmamuna. Piirates laupilu, ühinevad üla- ja alalaug isekeskis sisemise (ninapoolse) ning välimise (oimupoolse) silmanurga kohal. Ülalaug on alumisest suurem ning liikuvam. Laugude vaba serv on kaetud ripsmetega.

Väljastpoolt sissepoole koosnevad laud nahast, silma sõõrlihast ja lautõsturit sisaldavast keskkihist ning lauge tagant katvast limaskestast — silma sidekestast ehk konjunktiivist. Viimane läheb laugude tagapinnalt üle silmamuna eespinnale ja vastavalt sellele eristatakse temas laugude ning silmamuna konjunktiivi. Kummagi vahele jääb pisaravedelikku sisaldav pilujas konjunktivaalõõs. Laugude keskkihi tihedakiulises sidekoelises plaadis — laukõhres —

asetsevad muutunud rasunäärmetena laukõhre- ehk Meibomi näärmed. Nad avanevad paljude juhade kaudu (hobusel ülalaus 45—50, alalaus 30—35) laugude vabale servale. Meibomi näärmete võie tõkestab pisaravedeliku väljavoolu laugude vaba serva alt. Laugude liigutuste abil puhastatakse ja niisutatakse silmamuna eespinda.

Pisaranääre asetseb silmakoopas silmamuna peal. Tema kaal on veisel silmamuna omast umbes 4 korda väiksem. Pisaranääre avaneb arvukate juhade kaudu (hobusel 12—16, veisel 5—8) ülalau sisepinnal konjunktivaalkotti. Konjunktivaalkotist valgub pisaravedelik silma sisemise nurga kohal paikneva pisaranäsa ümber asetsevasse pisarajärve ja siit pisarapunktide näol algava kahe pisarajuhakese kaudu pisaraluu lohus asetsevasse pisarakotti. Pisarakotist juhib pisaravedelikku ninakoopasse nina-pisara juha.

Pisaranäärmed koos viimasüsteemiga moodustavad pisara-aparaadi. Pisaravedelik on silmamuna eespinna puhastajaks; ühtlasi kaitseb ta fermendi lüsosüümi abil silma mikroobide eest.

Silmamuna lihased. Silmamuna liigutusi teostavad nägemisnärvi otseselt ümbritsev silmamuna taandajalihas, neli sellest väljaspool asetsevat sirglihast (dorsaalne, ventraalne, mediaalne ja lateraalne) ja kaks põiklihast (dorsaalne ja ventraalne). Silmamuna koos tema lihastega ja viimaste vahel asetseva rasvkoega piirab väljastpoolt kiulis-elastne silmakoopa kest ehk periorbiit.

Innervatsioon ja verevarustus. Silmamuna sensiiblilt innerveerivad kiud kuuluvad kolmiknärvile; peamiseks motoorseks närviks silmalihastele on silmaliigutaja- (okulomotoorne) närv; selle kõrval innerveerivad silmamuna lihaseid veel ploki- ja silmapöörajanärv. Parasümpaatilised kiud kulgevad silmamunasse rips- ehk tsiliaarganglioni kaudu. Lauge ja konjunktiivi innerveerivad aferentselt viies ja motoorselt seitsmes ajunärv. Nägemisnärvi kaudu kanduvad silmamunast välja üksnes need impulsid, mis tekivad valgusärrituse tagajärjel.

Silmakoopas asetsevad organid saavad verd sisemise lõuaarteri harust (silmaarterist).

Nägemisanalüsaatori talitlus

Organismi ümbritsevad esemed muutuvad nähtavaks ärrituse kaudu, mida nad silmale avaldavad reflekteerunud (peegeldunud) või neist otseselt väljuvate valguskiirte näol. Päevaajal pärineb esemete poolt reflekteeritud valgus päikeselt, öösel aga mitmesugustelt kunstlikult (enamasti kuumuse teel) helendatud kehadelt (kunstlikelt valgusallikatelt).

Silma tundlikkus valgusärrituse suhtes on imeväärselt suur. Näiteks võib inimene läbi selge õhu näha 0,005 luksi tugevust val-

gusallikat, mis asetseb temast 1 km kaugusel. Ühe väikese kalori moodustamiseks peaks selline valgusallikas paistma 60 miljonit aastat.

Valguskiiri jäägitult neelavad esemed näivad mustadena ja igasuguse lainepikkusega valguskiiri reflekteerivad objektid valgetena või hallidena (värvitu ehk akromaatiline valgus). Kui vaadeldavad kehad reflekteerivad üksnes teatava lainepikkusega valgust, siis näivad nad värvilistena (kromaatiline valgus): punastena, kui neist väljuvad kiired on 760—620-millimikronise lainepikkusega, rohelistena 530—500-millimikronise lainepikkuse korral ja violetseina siis, kui lainepikkus on 430—390 millimikronit. Vahepealsete lainepikkustega valgus nähtub vastavalt oranžina, kollasena või sinisena.

Kuid ümbritsevaid esemeid eristab nägemisanalüsaator mitte üksnes heleduse ja värvuse alusel, vaid kõrgematel loomadel võimaldab ta määrata ka esemete suurust, kuju, nende isekeskist distantsi, kaugust vaatlejast kui ka nende paigalseisu või liikumist. Sellist mitmekülgset ülesannet teostab silmamuna koos juhteteedega ja ajukooresisese nägemistsentrumiga.

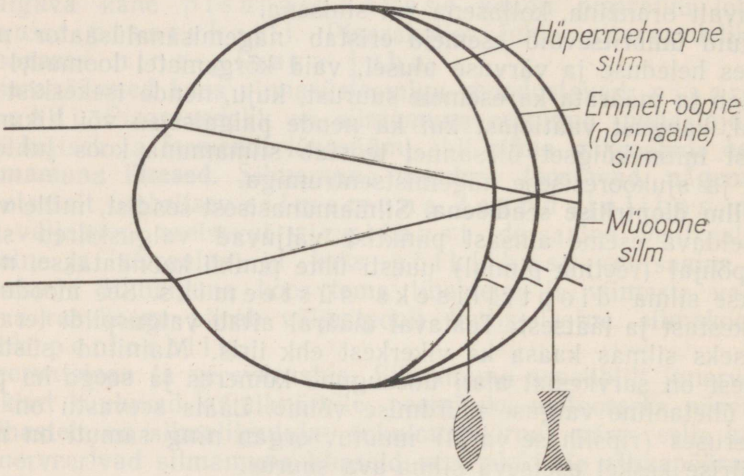
Silm dioptrilise seadisena. Silmamunasisest seadist, mille varal vaadeldava eseme ainsast punktist väljuvad valguskiired silma tagapõhjal (reetina pinnal) uuesti ühte punkti koondatakse, nimetatakse silma dioptriliseks süsteemiks. See moodustub sarvkestast ja läätsest. Teataval määral aitab valguspildi teravustamiseks silmas kaasa ka vikerkest ehk iiris. Mainitud süsteemi osadest on sarvkestal alati ühesugune kumerus ja seega ka püsivalt ühetaoline valguse murdmise võime. Lääts seevastu on oma kumeruses (ripslihase varal) muutuv organ ning samuti on muutuv iirise keskel asetseva silma-ava suurus.

Analoogiliselt fotoaparaadile suudab silm üheaegselt teravustada ehk fookustada vaid teatavas kauguses asetsevaid esemeid; fookustatuist kaugemal või lähemal asetsevad objektid püsivad sel puhul ähmastena. Ruumist läbi akna välja vaadates näeme aknaraame vaid ähmastena; oleme aga pilgu suunanud aknaraamidele, siis muutuvad ähmasteks akna taga asetsevad esemed. Silma dioptrilise süsteemi kohanemist erinevas kauguses asetsevate esemete vaatlemisel nimetatakse silma akommodatsiooniks. Vastandina fotokaamerale ei toimu silmas pildi teravustamine mitte läätse lähendamise teel kaamera tuhmklaasiga võrreldavale reetinale või sellest eemaldamisele, vaid läätse kumeruse muutmise abil. Puhkavas, kaugetele esemetele suunatud silmas on lääts suhteliselt lame: läätse elastne kihn on tema loomuliku kinnituse tõttu ripsjätketega püsivalt pingutatud, mille tõttu läätse ees- ja tagapinna kumerus on väiksem elastse kihnu pool taotletavast. Selline ripsjätketest väljuv alaline läätsekihnu pinge väheneb akommodatsiooni (ripslihase kontraktsiooni) puhul ripsjätkete ette- ja sissepoole liikudes, mille tagajärjel lääts (eriti tema eespind) kumerdub. Kõrgemate loomade silm on ehituslikult kohanenud

kaugemal asetsevate objektide vaatlemiseks. Akommodatsiooniseadist kasutab ta vaid lähedaste (alla 5 m kaugusel asetsevate) esemete puhul. Põllumajandusloomadel on akommodatsioonivõime vähene ja vastavalt sellele on ka ripslihas vähe arenenud.

Pilti ähmastavateks ja ebamäärastavateks *silma anomaaliateks* on astigmatism ja sfääriline ning kromaatiline aberratsioon.

Sfääriline aberratsioon, mida põhjustab läätse perifeeriale langevate valguskiirte tugevam murdumine tsentraalsetega võrreldes, korrigeeritakse diafragmana toimiva iirise poolt: perifeersed kiired lõigatakse valgusvihust vikerkesta kaudu. *Kro-*



Joonis 286. Silmamuna kuju hüpermetroopia, emmetroopia ja müoopia puhul ühes hüpermetroopiat ja emmetroopiat korrigeerivate läätsedega.

maatiline ehk *värviline aberratsioon* on tingitud lühemalaineliste violettkiirte tugevamast murdumisest võrreldes punastega, millest tuleneb silmapõhjal kujuneva pildi piirjoonte värvilisus. *Astigmatismi* korral, mida põhjustab valgust murdvate pindade (sarvkesta) kumeruse erinevus eri meridiaanidel, ei koondu erineva kumerusega pindadele sattuvad kiired silmapõhja ainsasse punkti, vaid ellipsikujulisele alale.

Normaalse ehitusega (*emmetroopne*) *silm* fookustab puhkeseisundis paralleelsed kiired täpselt reetina pinnale. Niinimetatud lühinägevas ehk *müoopses* akommodeerumata *silmas* aga koonduvad paralleelsed kiired reetina ees, milline asjaolu on tingitud kas dioptrilise süsteemi liigsest murdmisjõust (kumerusest) või silmamuna piklikust kujust. On aga silmatelg tavalisest lühem või valguse murdmise võime liiga nõrk, siis koonduvad paralleelsed kiired reetina taga (kaugelenägev ehk *hüperme-*

troopne silm). Lühi- ja kaugelenägevust korrigeeritakse nõgus- või kumerläätsede (prillide) abil (joonis 286). Lühi- ja kaugelenägevus võivad esineda ka põllumajandusloomadel, kuid üldiselt on silma anomaaliad ja lühi- ning kaugelenägevus siin väikese tähtsusega. Häirivalt võivad nad esineda vaid võidusõidu- või ratsahobustel.

Silma retseptoorne ja analüsatoorne talitlus. Reetina valgustundlikeks elementideks (valguseretseptoriteks) on nägemisrakkude väljaspoolsed (pigmentepiteeli vastu suunatud) osad, mida nende kujule vastavalt nimetatakse kepikesteks ja kolvikesteks. Et nad on suunatud valgusallikast eemale, siis peab valgus nendeni jõudmiseks läbima kõik reetina (läbipaistvad) kihid peale pigmentepiteeli. Kepikesed on kohanenud hämarusele ja vastavalt sellele on nende valgustundlikkus ligi 1000 korda suurem kolvikeste omast. Esemete täpset kuju ja värvust nägemisanalüsaator kepikeste varal eristada ei suuda; nende eristamiseks on kohanenud kolvikesed. Vastavalt ülesandele on erinevad ka kepikeste ja kolvikeste arv ning paigutus eri loomaliikidel. Õise eluviisiga loomadel (öökullil, kassil jt.) on reetinas kepikesed ülekaalus, kuid päevaajal aktiivsetel loomadel on kolvikesi rohkem. Seejuures on kolvikesed koondunud peamiselt silma optilise telje ehk silmapõhja piirkonda. Optilise telje kohal asetseval alal (kuhu valguskiired suunduvad esemest, millele pilk on suunatud) puuduvad kepikesed peaaegu hoopis, kuid reetina perifeerial (saagserva naabruses) on seevastu kolvikesi vähe. Nägemisnärvi väljumispaigal (nägemispapilli kohal) puuduvad kepikesed ja kolvikesed üldse. Seetõttu ei aisti valguseanalüsaator siia (pimetähnile) langevat valguspilti.

Erutuslaine vallandajaks valguseretseptoris on kepikestes ja kolvikestes valguse mõjul toimuvad keemilised protsessid. Kepikestes esinev värvaine rodopsiin ehk nägemispurpur laguneb valguse toimel ja pimeduses regenereerub ta uuesti. Nägemispurpuri regeneratsioonivõime langeb A-vitamiini puudumise korral toidus, sest mainitud vitamiin esineb rodopsiini koostisosana. Silm kaotab sel puhul võime eraldada esemeid hämaruses (kanapimedus). Kolvikeste violetset valgustundlikku ainet nimetatakse jodopsiiniks.

Heledast ruumist hämarusse astumisel on üksikesemed nähtavad alles pärast teatava aja möödumist; analoogiline on lugu pimedusest valgustatud ruumi minnes. Sellist silma teatavat aega nõudvat kohanemist valguse erinevale intensiivsusele nimetatakse adaptatsiooniks. Silma tundlikkus kasvab hämaruses ja väheneb valguse käes.

Valgustuse kõrval sõltub silma tundlikkus veel paljudest teistest välisteguritest, vähenedes nälgimise, vitamiinide (eriti A-, aga ka B_1-, B_2-, C- ja PP-vitamiini) puudumise, hapniku vähesuse jne. puhul. Samuti väheneb silma valgustundlikkus kui ka nägemisteravus (esemete eraldamise võime) looma raugastudes.

Niinimetatud kolme värvi teooria järgi on kolvikesed

kohanenud punase, rohelise ja violetse valguse vastuvõtuks. Iga kolvike või nende koondis on täiel määral kohanenud üksnes ühele põhivärvusele (näiteks punasele), nõrgemalt teisele (rohelisele) ja veelgi nõrgemalt kolmandale (violetsele). Kõik teised värvitoonid tekivad mainitud kolme värvuse toimeefekti liitumisest. Kõikide kolme liiki retseptoorsete elementide üheaegse ja võrdse tugevusega ärrituse tagajärjel tekib valge värvuse aisting. Täieliku või osalise *värvipimeduse* korral puudub võime kõikide või üksikute värvuste eristamiseks. Tavalisemaid värvipimeduse vorme inimesel on punase ja rohelise eristamatus (*daltonism*). Täieliku värvipimeduse korral näivad kõik esemed (nagu hämaruseski) musta-, halli- ja valgetoonilistena.

Nägemisaisting ulatub ärritusmomendist ajaliselt *järelpildina* üle. Kui hetkeks heledale valgusele vaadata ja seejärel silmad sulgeda, kestab valguspilt vaatlejas mõni aeg edasi. Sellega seletubki, miks kiiresti vahetuvaid kinematograafilisi üksikpilte nähakse katkestamatuina.

Tingeliste seoste ehk kogemuste varal kujutleme vaadeldavat eset mitte ärrituse vastuvõtu kohal, s. o. reetinal, vaid organismist väljaspool (vaadeldava eseme asukohas) ja õiges asendis olevana.

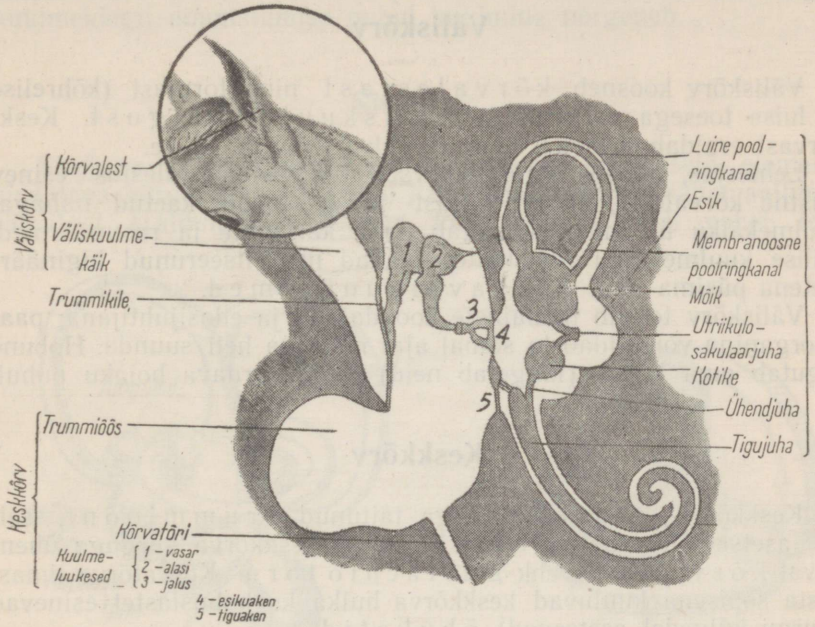
Esemete kauguse ja suuruse määramisel on suur osatähtsus nendel impulssidel, mida silmalihastes asetsevad (proprio-) retseptorid suunavad vastavate närvide kaudu peaajju. Vastavalt vaadeldava eseme kaugusele muutub silmalihaste toimel silmamuna optiliste telgede omavaheline suund kas kokkujooksvaks (konvergeeruvaks) või eemalduvaks (divergeeruvaks). Optiliste telgede konvergentsi või divergentsi astmest kui ka projitseeruva pildi paigutusest reetinal tekibki tingelisreflektoorsel (kogemuslikul) teel kauguse hinnang.

Loom näeb mitte üksnes silmadega, vaid ka ajuga; alles viimases moodustubki välismaailma tõeline pilt.

Nägemisanalüsaatori talitluslikke omapärasusi üksikutel põllumajandusloomadel

Hobuse silm pole kohanenud kaugemal seisvate objektide täpsete kontuuride eraldamiseks ning üldiselt ei ulatu ta nägemiskaugus üle $^1/_2$ kilomeetri. Seevastu aga suudab ta lähedas ümbruses eraldada isegi minimaalset liigutust, millist asjaolu kasutatakse hobuste dresseerimisel tsirkuses. Eriti torkavad hobusele silma maapinnal lamavad esemed, mis on tingitud reetina tsentraalvälja asendist. Nõrga valguse suhtes on hobuse silm inimese omast võrratult tundlikum: hobune näeb ka sellises pimeduses (sügisesel pilvisel ja kuupaistetul ööl), kus inimene enam midagi ei suuda eraldada. Omapärane on hobusele ka periskoopiline nägemisvõime: pead pööramata võib ta silmade liigutamise varal näha niihästi ette, kõrvale kui ka taha.

Hobune eristab punast, kollast, sinist, violetset ja rohelist värvust ning samuti akromaatilise (värvitu) valguse (valge, musta, halli) erinevaid astmeid. Valguse kvaliteedi kõrval eristavad hobu-



Joonis 287. Hobuse kõrva ehitus skeemiliselt. (O r i g.)

sed valguse erinevat intensiivsust ja geomeetriliste kehade kuju (ristkülikut kolmnurgast, sõõri ruudust jne.) ning suurust (18×18 sm ruutu 15×15 sm ruudust).

Veis eristab punast, kollast, rohelist ja sinist valgust, kusjuures pulli ärritab punane värvitoon.

Kanad nokivad hästi punase ja rohelise, halvemini sinise valgusega valgustatud toitu ja nad ei noki üldse toitu violetses valguses, milles nad ei näe. Nõrgas valguses näevad kanad päevalindudena halvasti.

KÕRV (*AURIS*)

Kõrv on retseptoorne organ kahesuguste ärrituste suhtes; peamine osa temast toimib helilainete detektorina, kuid sellele on (nn. sisekõrva osas) liitunud retseptoorne seadis (tasakaalu- ehk vestibulaaraparaat), mis erutub keha või pea asendilistest muutustest. Kummalgi osal on ka iseseisev juhtetee kuulmis- ja tasakaalunärvi näol, mis küll hiljem teineteisega anatoomiliselt ühiseks k u u l m i s n ä r v i k s liituvad.

Kõrv jaguneb välis-, kesk- ja sisekõrvaks (joonis 287). Nimetatuist asetsevad kaks viimast kaljuluus või selle trummiosas.

Väliskõrv

Väliskõrv koosneb kõrvalestast ning torujast (kõhrelise ja luise toesega varustatud) väliskuulmekäigust. Keskkõrvast eraldab teda kuulme- ehk trummikile.

Lehterjas, lihaste varal aktiivselt liikuvas kõrvalestas esinev elastne kõrvalestakõhr on väljast- ja seestpoolt kaetud nahaga; kuulmekäiku üle minnes kaotab nahk karvkatte ja rasunäärmed. Välise kuulmekäigu nahkkattes jäävad modifitseerunud higinäärmetena püsima vaid kõrvavaigunäärmed.

Väliskõrv toimib helilainete koondajana ja edasijuhtijana; paarisorganina võimaldab ta samal ajal määrata heli suunda. Hobune liigutab oma kõrvu (langetab neid) ka ähvardava hoiaku puhul.

Keskkõrv

Keskkõrvas eristatakse õhuga täitunud trummiõõnt, selles asetsevaid kuulmeluukesi ja keskkõrva kurguga ühendavat kõrvatõrve ehk Eustachio toru. Kõrvatõrve limaskesta sopisena kuuluvad keskkõrva hulka ka hobuslastel esinevad (kurgu külgedel asetsevad) õhukotid.

Kaljuluu väliskülje läheduses asetsev trummiõõs ühineb väliskuulmekäigu, kurgu ja sisekõrvaga nelja mulgu kaudu. Kolm neist on suletud; avatuna püsib vaid kõrvatõrve trummisuistik. Väliskuulmekäiku viiv avaus on suletud keskkõrva suunas lamelehterjalt ettekummunud õhukese (paksus umbes 200 mikronit) trummikilega, mille kõõlusjat keskkihti katab mõlemalt küljelt epiteel. Sisekõrvaga ühineb trummiõõs kahe siseseinas asetseva mulgu (ülal- ja eespool asetseva ovaalse esikuakna ja taganing allpool asetseva ümmarguse tiguakna) kaudu. Ovaalset akent suleb (sõõrja sideme varal akna servadele kinnitatuna) jaluseks nimetatava kuulmeluukese baas ja tiguakent sidekoeline membraan.

Kuulmeluukesed — haamer, alasi ja jalus — moodustavad üksteisega liigestudes luise silla, mis ühendab trummikilet esikuaknaga ja mille kaudu trummikile võnked umbes 50-kordselt tugevdatuina edasi juhitakse sisekõrva vedelikule.

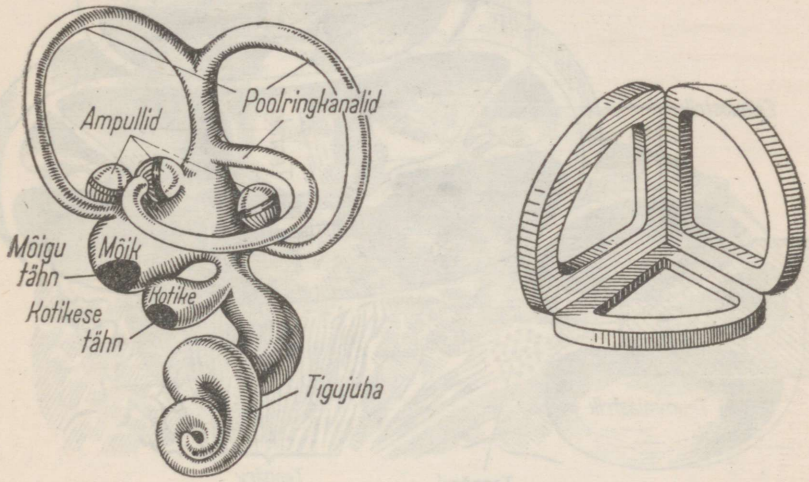
Nii trummiõõne sein kui ka kuulmeluukesed on kaetud õhukese limaskestaga. Analoogilist katet omab seespool ka (rennikujulist kõhre sisaldav) kõrvatõri.

Trummiõõnt kurguga ühendav kõrvatõri on tavaliselt suletud; sellega kõrvaldatakse hingamisrütmi mõju trummiõõnes valitsevale ühtlasele rõhule. Kõrvatõri avaneb neelamisliigutuste ja haigu-

tuste puhul; nii võrdsustub trummiõõnes asetseva õhu rõhk atmosfäärse rõhuga, mis on normaalseks kuulmiseks vajalik. Teisest küljest kandub kõrvatõrve kaudu välja trummiõõnes tekkiv lima, kuid sama teed mööda võivad keskkõrva kanduda nina või kurgu katarraalsed või põletikulised protsessid. Kõrvatõrve või välise kuulmekäigu ummistumise puhul kuulmine nõrgeneb.

Sisekõrv

Sisekõrv ehk kõrvalabürint paikneb retseptoorseid elemente sisaldava kõrva osana kaljuluu kaljuosas ja ta on välismaailmast täielikult eraldunud. Sisekõrva kirjeldamisel tuleb vahet teha

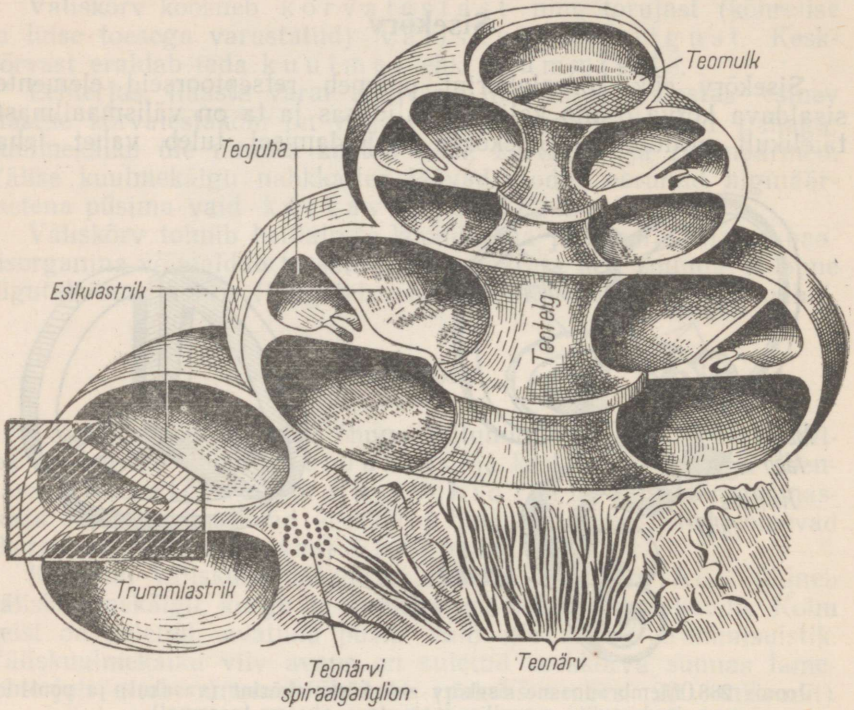


Joonis 288. Membranoosne sisekõrv ehk kõrvalabürint (vasakul) ja poolringkanalite ruumilise paigutuse skeem (paremal).

luulabürindi ja selles asetseva ning luulabürindist perilümfiks nimetatava vedeliku abil eraldatud membranoosse labürindi vahel, seda enam, et nad erinevad teineteisest mitte üksnes suuruselt, vaid ka kujult.

Luulabürint moodustub esikust, kolmest poolringkanalist ja teost. Keskel asetsev esik on ümarik (hobusel umbes herneterasuurune) ruum, mis keskkõrvaga seostub esikuakna kaudu. Poolringkanalid asetsevad esikust tagapool ja algavad temast või suubuvad temasse nelja (millest kolm on ampullitaoliselt laienenud) avause kaudu. Mainitud kolm poolringkanalit — dorsaalne, kaudaalne ja lateraalne — paiknevad üksteise suhtes nagu kuubi kolm naaberkülge, s. o. ruumi kolmes suunas (joonis 288). Tigu asetseb esikust eespool. Kujult sarnaneb

ta hobusel ja lambal lameda kuhikuga (hobuse luine tigu on 7 mm lai ja 4 mm kõrge), tipuga vastu trummiõõnt. Teobaasi läbib sisekuulmekäigu avaus, mille kaudu sisekõrva pääseb kuulmisnärv. Sisemuselt koosneb tigu tsentraalsest, teo tipul ahenevast luisest teoteljest ning seda mööda keerdtrepina (hobusel 2,5, veisel 3,5 ja seal 4 keeruna) ülestõusvast spiraalkanalist. Kanali



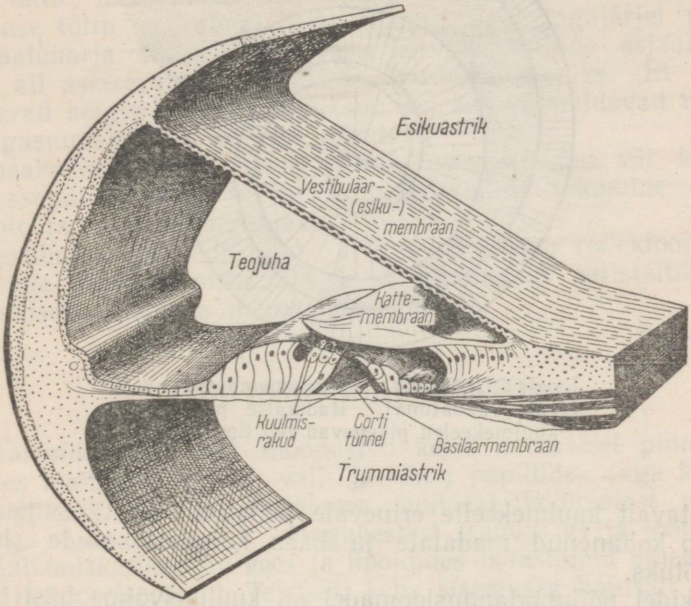
Joonis 289. Teo ruumiline skeem. Viirutatud ala on näidatud järgmisel joonisel suurendatuna.

teljepoolsest seinast ulatub teo valendikku (vastasseinani mitteküündiv) spiraalne luuplaat, mis jaotab spiraalkanali ülemiseks käiguks — esikuastrikuks — ja alumiseks trummiastrikuks. Kanali välises osas ja ta tipus ühinevad mõlemad astrikud (joonis 289).

Membranoosses labürindis eristatakse luise teo esikuastrikus paiknevat teojuha, luises esikus asetsevaid kotikest ja mõiku ning luistes poolringkanalites leiduvaid, kuid neist märgatavalt peenemaid membranoosseid poolringkanaleid. Kogu membranoosset labürinti täidab lümfitaoline vedelik — endolümf, väljastpoolt aga ümbritseb teda analoogiline peri-

lümf. Kotike on ühenduses teojuhaga, mõik aga poolringkanalitega; isekeskis ühinevad nad peene esiku-veejuha kaudu.

Teojuha on kolmekandiline spiraalne kanal, mis täidab esikuastrikust välimist ja alumist kolmandikku (joonis 290). Teo tipul lõpeb ta umbselt ja kotikesega ühineb ta kitsa ühendkanali kaudu. Esikuastrikust on ta eraldatud väga õhukese Reissneri membraani ja trummiastrikust spiraalset luuplaati vastasseinaga ühendava basilaarmembraani varal. Basilaarmembraan



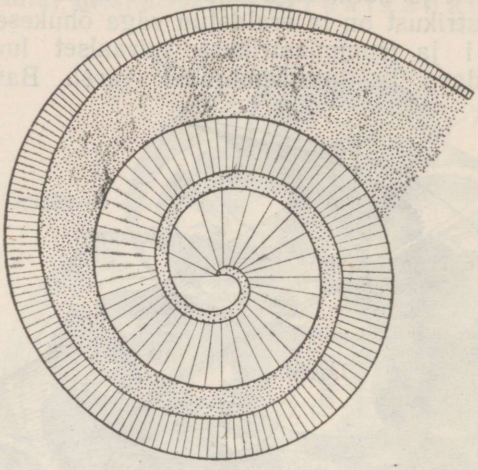
Joonis 290. Teojuha ruumiline skeem.

koos tema peal asetseva retseptoorse seadisega moodustab spiraal- ehk Corti elundi. Teo tipu suunas kord-korralt laienev basilaarmembraan sisaldab endas arvult tuhandetesse ulatuvaid, spiraalplaadilt algavaid ja teo välisseinale kinnituvaid basilaarkiude ehk kuulmekeeli. Teobaasil on nende pikkus keskmiselt 50 mikronit ja teo tipul kuni 500 mikronit (joonis 291).

Basilaarmembraani peal asetsevad reastunud karvakestega kaetud retseptoorsed kuulmisrakud; rakkude baasi haaravad ümber kuulmisnärvi lõpmed ja kuulmisrakkude kohal asetseb sültja ilmega katte- ehk Corti membraan.

Niinimetatud resonatoorsele kuulmisteooriale vastavalt kanduvad välisõhu võnked väliskõrva ja kuulmeluukestest moodustunud ahela kaudu sisekõrva luises labürindis asetsevale perilümfile; siin tekkinud lainetuse iseloomule vastavalt hakkavad võnkuma (resoneerima) teatava pikkusega kuulmekeeled,

põhjustades samal kohal asetsevate kuulmisrakkude tõukumist (karvakeste puutumist) vastu kattemembraani, millest tekkiv erutuslaine kuulmisnärvi kaudu peaajusse kantakse, kus teda (ajukoores asetsevas kuulmistsentrumis) helina aistitakse.



Joonis 291. Teojuha basilaarmembraani skeem (pealt vaadatuna). Radiaalse paigutusega kuulmekeeled pikenevad teo tipu suunas.

Vastavalt kuulmekeelte erinevale pikkusele teo tipus ja baasil on tipp kohanenud madalate ja baas kõrgete toonide (helide) vastuvõtuks.

Kõikidel põllumajandusloomadel on kuulmisvõime hästi arenenud. Hobune kuuleb nõrgemaid helisid kui inimene. Kuulatamine on hobustel esmaseid reaktsioone kaugel asetsevate ärrituste puhul. Hobune eraldab hooldaja häält kõrvaliste inimeste häälest. Arenenud on temal, nagu ka veisel, rütmi eristamise võime (hobune eristab metronoomi löökide sajalist minutisagedust kaheksakümnelisest minutisagedusest). Veevoolu heli soodustab hobusel urineerimisrefleksi ilmumist.

Võime hääle suunda fikseerida baseerub asjaolul, et häälelained jõuavad kummassegi kõrva pisut erineval ajal, millest järeldub, kumb kõrv asetseb hääleallikale lähemal. Ajalise erinevuse puududes seisab hääleallikas otse meie ees. Liikuvate kõrvadega loomad suudavad hääle suunda määrata ka pead pööramata.

Vestibulaar- ehk **tasakaaluaparaadi** (kotikese, mõigu ja poolringkanalite) sein moodustub õhukesest sidekoelisest kestast, mida seestpoolt katab kihistumata lame-epiteel. Retseptoorne (pikkade karvakestega kaetud) epiteel esineb siin üksnes piiratud aladega paikades, mis kotikeses ja mõigus (nende kohal asetsevate lubjakristallide — otoliitide tõttu) on märgatavad valgete ovaalsete

tasakaalutähnidena ja poolringkanalite ampullides poolkuujate sültja konsistentsiga kõrgenditena — ampulliharjadena. Retseptoorse epiteeli ärritajaks on vestibulaaraparaadis endolümfi ja otoliitide liikumine.

Poolringkanalite retseptoorsed alad ärrituvad sellistest endolümfi liigutustest, mis tekivad pea pööramisel ja kogu keha liikuma hakkamisel või peatumisel; nende ärritajaks on seega kiirendus. Pea kiire pööramise korral ei järgne poolringkanalite endolümf mitte momentaanselt samale liikumissuunale, vaid jääb inertsuse tõttu sellest ajaliselt maha. Selle tagajärjel paindub tasakaaluharja sültjas kate pisut kõrvale, milline asjaolu ongi tema all asetsevate karvrakkude ärritusmomendiks. Et kanalid asetsevad kõigis kolmes ruumi suunas, siis võimaldavad nad aistida igasuunalisi pea ja kere liigutusi.

Tasakaalutähnide ärritus toimub seevastu pea või ka kogu keha asendi muutuse korral. Lubjakristallide liikumine on siin retseptoorse epiteeli ärritajaks.

Vestibulaaraparaadi liigne ärritus põhjustab reflektoorsel teel vereringe- ja hingamishäireid koos kiirenenud peristaltikaga ja oksendusega (näiteks merehaiguse puhul).

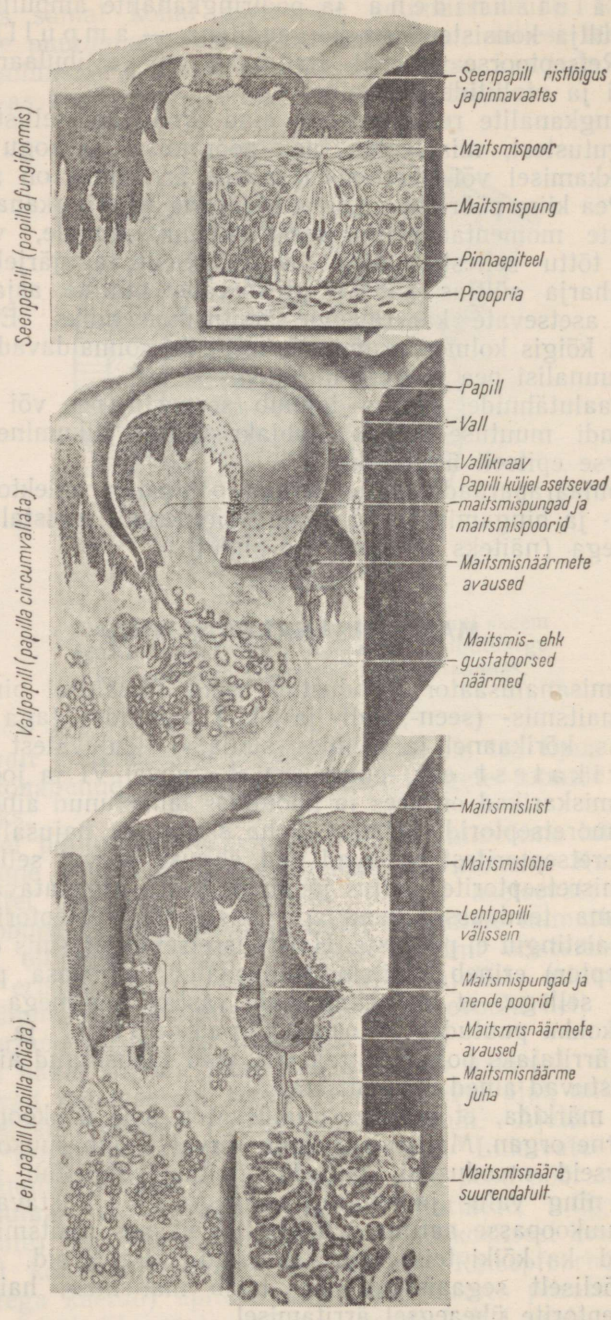
MAITSMISANALÜSAATOR

Maitsmisanalüsaator moodustub keele dorsaalsel pinnal asetsevates maitsmis- (seen-, vall- ja leht-) papillides (aga ka kurgu tagaseinas, kõrikaanel ja pehmes suulaes) leiduvatest maitsmiskarikatest ehk -pungakestest (tahvel VI ja joonis 292).

Maitsmiskarikad on vees ja lipoidides lahustunud ainetest ärrituvad kemoretseptorid. Teistest, keha sisemuses hajusalt esinevatest kemoretseptoritest erinevad nad ehituse kõrval selle poolest, et maitsmisretseptorite ärritus jõuab maitseks nimetatava aistingu kujul looma teadvusse, kuna aga teiste kemoretseptorite ärritus vastavat aistingut ei põhjusta. Haistmisretseptorist (mis on samuti kemoretseptor) erineb maitsmisanalüsaatori algusosa peale ehituse veel sellega, et ta ärritub vaid vastava esemega (ainega) otseselt kokku puutudes (kontaktretseptor) ja et adekvaatseks ärritajaks pole siin gaasjad, vaid lahustunud ained. Vees mittelahustuvad ained on maitseta.

Tuleb märkida, et maitsmisanalüsaator pole suukoopas ainus retseptoorne organ. Maitsmiskarikate kõrval leidub suukoopas teisi retseptoorseid moodustisi, millede ärritus põhjustab puute- ja rõhumis- ning valu- ja temperatuuriaistingut. Vastavalt sellele ärritab suukoopasse sattunud toit mitte üksnes maitsmisretseptoreid, vaid ka kõiki teisi siin leiduvaid retseptoreid. Seega on maitse tõeliselt segaaisting, mis tekib maitsmis-, haistmis- ja puuteretseptorite üheaegsel ärritamisel.

Vastandina haistmis-, nägemis- ja kuulmisretseptorile, mille-



Joonis 292. Maitsmispapillide mikroskoopiline ehitus. (O r i g.)

dest igaüks on varustatud iseseisvate, üksnes neid teenindavate aferentsete närvidega, kantakse maitsmisretseptori ärritusest tekkinud närviimpulsse peaajju kolme erineva (keele-, näo- ja keelekurgu) närvi kaudu.

Maitsmiskarikad asetsevad kas maitsmispapillide tipul (seenpapillid) või nende külgedel (vall- ja lehtpapillid). Sea maitsmiskarikad on koondunud peamiselt seenpapillidesse, kus nende koguarv ulatub kuni 18 000-ni. Mäletsejalistel seevastu näivad maitsmiskarikate peamiseks koondumiskohaks olevat vallpapillid (lehtpapillid mäletsejalistel puuduvad); siin on nende koguarv umbes 35 000. Vallpapille ümbritseva kraavi ja lehtpapillide vahel asetsevate lõhede põhja avanevad albuminoossete maitsmisnäärmete juhad, millede kaudu kraavi valguv nõre kõrvaldab varem toiminud ärritusaine, võimaldades seega juurdepääsu maitsmisnäsade piirkonnale uutel maitsmisainetel. Seenpapillides sellised «uhtenäärmed» puuduvad; siin tagavad keele liigutused ise maitsmiskarikate sattumist uude keskkonda. Ühtlasena püsivas keskkonnas kaotab keemiline ärritaja peatselt oma toime (maitseadaptatsioon).

Maitsmiskarikad paiknevad munajate, umbes 50—60 mikroni pikkuste ja 40-mikronise jämedusega moodustistena pinnaepiteelis, millest nad erinevad rakkude kuju ja paigutuse poolest. Pikad niitjad maitsmisrakud epiteeli vaba pinnani ei küüni: välispinnaga seob maitsmiskarikaid lühike kanalikujuline ruum — maitsmislohuke. Maitsmiskarikatel on tihe seos närvisüsteemiga. Keele-kurgu närvi läbilõikamisel hävivad ka vastavas keelepooles maitsmiskarikad ja närvikiudude regenereerudes ilmuvad nad uuesti.

Maitsmisretseptori ärritus võib põhjustada nelja erinevat aistingut: hapu, soolase, mõru või magusa maitset. Kõik teised maitseliigid aga tekivad nende põhimaitsete liitumise tagajärjel. Oletatakse, et neljale põhimaitsele vastavad ka nelja liiki maitsmiskarikad, kuigi karikate ehituses vastav erinevus puudub.

Hapu maitsega on happed ja happelised soolad, kusjuures hapususe intensiivsuse määrajaks on vesiniku-ioonide kontsentratsioon. Ühekanguste hapete eristamine maitse järgi pole võimalik. Soolane maitse on mitmetel (kloori, broomi ja joodi) sooladel, magus maitse mitmesugustel suhkruliikidel ja mõru maitse alkaloididel (morfium, kokaiin, pilokarpiin, hiniin, aaloe jt.).

Maitsmisretseptori tundlikkus on inimesel kõige suurem mõrude ja kõige väiksem magusate ainete suhtes. Veis eristab magusat ja mõru maitset. inimesest halvemini ja kanal peaaegu puudub tundlikkus mõru maitse suhtes. Eriti tundlik on ebatavaliste maitsete ja lõhnade suhtes hobune.

Seedekanali haiguste puhul langeb maitsmisanalüsaatori tundlikkus ja ühes sellega väheneb ka toidu maitsvus. Sellise bioloogilise reaktsiooni abil tagatakse seedekanalile haiguse puhuks vajalik puhkus.

Maitsmisretseptori ärrituse iseloomust ja tugevusest sõltub mitte üksnes süljenäärmete, vaid ka teiste seedeorganite töö. Eritatava sülje kogus ja koostis muutuvad selle järgi, milline on suhu sattunud toit. Eriti ilmekalt tõestas seda akadeemik I. P. Pavlov koera puhul. Mittesöödavad ained, mida koer püüab suust kõrvaldada, tingivad veetaolise (vedela) sülje eritumist; söödavate ainete puhul aga on sülg limarikas, tihe ja veniv.

Maitsmisretseptori vahendav toime seedeorganite talitluse intensiivistamisel on seda suurem, mida suurema isuga loom vastavat toitu sööb. Toidu maitsvust võib paremaks muuta ühelt poolt toidu mitmekesistamisega ja teiselt poolt maitseainete abil, milledeks loomade puhul on näiteks keedusool, aedvilja- ja loomsed keeduvedelikud, pärm, piim, nisukliid jne. Parema isu puhul paraneb ka toidu kasutamine.

HAISTMISANALÜSAATOR

Haistmisanalüsaator koosneb ninakoopa kaudodorsaalses osas paiknevast haistmisretseptorist (ninakoopa haistmisregioonist), aju haistmissibulatesse suunduvatest haistmiskiududest koos ajusiseste juhteteedega ja ammoni sarves asetsevast ajukooresisesest haistmistsentrumist.

Haistmisretseptor on liigiti erineva ulatusega kemoretseptor, mis on kohanenud gaasjas olekus esinevate lõhnade vastuvõtuks vastandina teistele (keele maitsmispungakestes, siseorganites, veresoonte seintes jm. esinevatele) kemoretseptoritele, millede adekvaatseks ärrituseks on vees lahustunud keemilised ained. Haistmisorgan on teleretseptor, teised kemoretseptorid aga kontaktretseptorid.

Loomariigis on haistmisanalüsaatoril liigiti erinev tähtsus saagi otsimisel, toidu hindamisel ja vaenlase avastamisel ning vastavalt sellele on arenenud ka tema algusosa — haistmisretseptor. Hästi arenenud haistmisvõimega loomi nimetatakse makrosmaatseiks (kiskjalised, aga ka kõik põllumajandusloomad) ja nõrga haistmisvõimega loomi mikrosmaatseiks. Makrosmaatsetel loomadel on mikrosmaatsetega võrreldes ulatuslikum haistmisala ninakoopas ja suurem arv haistmisnärvi kiude.

Ninakoopa haistmisregiooni limaskest (haistmisretseptor) erineb ümbritsevast hingamisregiooni limaskestast kollase või pruuni värvusega, epiteeli suurema paksusega ning haistmisrakkude sisaldusega ja prooprias asetsevate haistmisnäärmetega.

Haistmisrakud on sellised närvirakud, millede epiteelisisene tuumapealne osa on muutunud retseptoriks ja millede basaalne osa läheb üle haistmisnärvis kulgevaks kiuks. Raku kepjas retseptoorne jätke ulatub nuiakujuliselt jämenenud tipuga epiteeli pinnale ning on siin kaetud väheste (5—8) haistmiskarvakestega. Pealt katab haistmisepiteeli päriskihis asetsevate haist-

misnäärmete poolt valmistatud nõre. Oletatavasti toimivad gaasjad produktid haistmisrakkudesse ärritavalt vaid mainitud sekreedikihis lahustatuina.

Haistmistundlikkus muutub ühe ja sama aine suhtes mitmekordselt, sõltuvalt niihästi välistest (rõskus, temperatuur, õhurõhk) kui ka seesmistest teguritest. Nohu (ninakatarri) puhul näiteks kaob haistmisvõime hoopis. Nagu teistes analüsaatorites, nii muutub ka siin tundlikkus adaptatsiooni tagajärjel: mida kauem teatav lõhn toimib haistmisorganisse, seda nõrgemaks muutub tundlikkus tema suhtes, kadudes lõpuks hoopis. Täieliku adaptatsiooni puhul ühe lõhna suhtes võib tundlikkus teiste lõhnade osas püsida muutumatuna.

Lõhnade klassifitseerimiseks ei ole leitud ühtlast alust. Tavaliselt jaotatakse lõhnasid erinevate aistinguliikide järgi. Nii kõneldakse vürtsi-, õie-, puuvilja-, kopitus-, kõrbe- ja roisulõhnast.

Põllumajandusloomadest on lõhnatundlikkus kõige arenenum hobusel. Hoopis nõrgalt on lõhnatunne arenenud kodulindudel.

Analüsatoorsetest võimetest on hobusel haistmine tähtsaim. Hobune on nn. ninaloom. Oma kaaslasi ja vaenlasi, oma kohta tallis ja rakmeid eristab ta lõhna järgi; samal alusel peamiselt valib ta ka taimi söömisel. Hobune pigemini nälgib või januneb, kui et ta sööks halvaks läinud toitu või jooks lõhnavast ämbrist.

Haistmisanalüsaatori ärritus mõjustab kogu organismi, mis järeldub vererõhu, südame ning hingamistalitluse ja hapnikutarviduse muutustest erinevate lõhnade puhul. Süstemaatilised uurimised põllumajandusloomade osas selles suhtes kahjuks puuduvad.

Lõhnade eristamise võimet selgitatakse loomadel tingelisreflektoorsel teel.

AINEREGISTER

abaluu 95
abduktor 107
abort 494
adaptatsioon 621
adekvaatne ärritus 551
adetsiduaadid 491
adrenaliin 359, 530, 536
adrenokortikotroopne hormoon 533
aduktor, aduktorlihas 107, 118
adventiitsia ehk adventitsiaalkest 66, 159, 326, 328
aevastus 284
aferentne juhtetee 549
aferentsed lümfisooned 317
„ närvid 554
agranulotsüüdid 298
ahhilleuse kõõlus 119
ainevahetus 362, 363, 365
„ põhi- 400
ainunäsalised sileneerud 415
ainupoegijad 432, 497
ajaline sünnitus 494
ajuke 566
ajukelmed 557
ajukese kaudaalsed harud 565, 566
„ külgharud 566
„ poolkerad 566
„ talitlus 588
„ uss 566
„ ühendharud 566
ajukolju 86
„ luud 86
ajukoore dünaamiline stereotüüp 608
ajukäärud 569
ajumantel 565, 569
aju poolkerad 564
ajusild 566
ajusisesed juhteteed 632
ajusääred 567
ajutised seosed 594
ajuvatsakesed 566
akromaatiline aine 16
„ valgus 619
aksillaararter 340
aksillaarnärv 563
akson 41
aktiivne immuniseerimine 313
aktiivsed liikumisorganid 105
aktiivsuse-hüpertroofia 122
aktsessoorsed sugunäärmed 447
alakihid 66
alakõrge 265
alalaug 617
alalau langetaja 110
alalõualuu 90
alalõuanääre 162
alamoka langetaja 110
alanokk 205
alasi 88, 624
albumiinid 54
albuminoidid 54
albuminoosid 55
albuminuuria 420
albumoosid 243
alimentaarne toitumisviis, tavaline 500
allantois 489
allantoisivedelik 489
allüürid 120
alusnahk 134, 138
alveolaarjuhad 272
alveolaarkotikesed 272
alveolaarpuu 272
alveolaarõhu koostis 290
alveoolid 503
amfigoonia 470
amiinhapped 52, 53, 249
amiinhapped, asendatavad ehk mitteolulised 378
amitoos ehk amitootiline jagunemine 17
ammoni sarv 568
amnionipõis 488
amnionivedelik 489
ampulliharjad 629
amülaas 202
amülopsiin 239
anafaas 17
analüsaator 550, 612
androgeenid 545
aneemia 368
aneemiline anoksüa 295

anokseemia 286, 295
anoksüa 295
„ aneemiline 295
„ anokseemiline 295
„ histotoksiline 295
„ respiratoorne 295
„ tsirkulatoorne 295
anöstrum 466
antagonistid 107
antibiootikud 389
antidiureetiline hormoon 423, 530, 534
antigeenid 313
antikehad 313, 314
antiperistaltilised liigutused 234, 260
aordinärv 355
aort 333, 338, 340
aplatsentaalid 491
apnoe 287
apteerid 150
arahnoidkelme 557
areoolid 177
arter, brahhiokefaal- 338
„ keskmete 197
„ kõhu- 197
„ lõua- 197
„ rangluualune 338
arterid 326, 340, 342
„ elastsed 327
„ muskulaarsed 327
arterioolid 326
asfüksia 287
askorbiinhape 388
assimilatsioon 362
assotsioonikiud 571
astaasia 589
asteenia 589
astigmatism 620
astriklihas 115
astrotsüüdid 43
ataksia 589
atoonia 588
atrioventrikulaarsõlm 333
atroofia, inaktiivsuse- 122
atsetüülkoliin 580
Auerbachi pleksus ehk põimik 196, 198
aurumine 408
autotroofsed organismid 363
A-vitamiin 388
avitaminoosid 384

bakteriaalne seedimine 219, 250
basaalmembraan 20
basedovi tõbi 540
bifurkatsioon 267
bilirubiin 247
biliverdiin 247
biogeensed elemendid 43
biogeneetiline põhiseadus 487
biokalorimeeter 393
biotiin 385, 388
blastomeerid 483
blastotsüst 485
brahhiaalarter 340
brahhiaalpõimik 563
brahhiokefaalarter 338
brahhiokefaalühistüvi 338
bronh, pea- 274
„ primaarne 274
bronhid 264, 268
„ diafragmasagara 268
„ kesksagara 268
„ para- 277
„ sekundaar- 274
„ südamesagara 268
„ tertsiaar- 277
„ tippsagara 268
bronhiaalarter 274, 340
bronhioolid 268, 272
brutoenergia 397
bruto-kasuefekt 130
Burdachi väät 559
B_{12}-vitamiin 385, 388

CO-hemoglobiin 294
Corti elund 627
C-vitamiin 385, 388

daltonism 622
dekaltsineerimine 34
deltalihas 117
dendriidid 40
dentiin 165
depoopõrn 322
depoorasv 376
depooveri 302
depressoorsed refleksid 355
desamineerimine 377
desmolaasid 238
detserebratsioonijäikus ehk rigiidsus 126, 589
detsiduaadid 491
detsiidua 491
diafragma 60, 114, 210
diafragmahingamine 282
diafragmanärv 285
diafragmasagara bronhid 268
diafüüs 72
diapedees 311
diartroos 80
diastaas 260
diastool 344
diastoolne südametoon 346
„ vererõhk 353
„ verevoolu kiirus 355
diferentseeriv pidurdus 601
difuusne platsenta 491
dioptriline seadis 613
disahhariid 49

dissimilatsioon 362
distantsiretseptorid 551, 613
diöstrum 428, 462, 466
dominant 584
doonor 311
dorsaalne sammas, seliaaju 559
duodeenum 188
D-vitamiin 388
dünaamilised lihased 106
dünamomeeter 128
düspnoe 287

ebalehm 497
ebasõõre 264
Eck-Pavlovi fistul 382
eesaju 564
eesjäsemete lihased 116
„ liigesed 98
„ luud 95
„ lümfisõlmed 319
„ sidemed 98
eeskõhupiirkond 212, 217
eesmagu 174
eesmagude motoorika 225
eesmaod 180
eespurihambad 169
eessagar 532
efektor 549
eferentne juhtetee 549
eferentsed närvid 554
ejakulatsiooniprotsess 467
ejektsioon 520, 521
eksaltatsioonifaas 122
ekskavatsioonid ehk õõnestised 217
ekskretoorne seedeorganite talitlus 219
ekspiratsioon 281
ekstensor 107
eksteroretseptorid 551
ektomarginaalvagu 569
ektosülviuse vagu 569
ekvatoriaalplaat 16
elastsed arterid 327
„ kiud 25
ellipsoidliiges 81
elu kestus 13
eluline maht, kopsude 283
elusaine mitterakulised vormid 18
email 166
emaka-arter, kaudaalne 440
„ keskne 440
„ kraniaalne 440
emakakael 434
emakakaelakanal 434
emakakaela tupeosa 434
emakakeha 434
emakanäärmed 437
emakas 425, 434, 456
emakasarv 434
emakaseemendus 468
emakasuue, seesmine 434
emakasuue, välimine 434
emasloom 424
emassuguorganid 425, 429
emassuguorganite veresoonestik 440
emassugurakk 424
ematäht 16
embol 307
embrüo 487
embrüoloogia 487
embrüonaaldisk 485
embrüonaalne periood 11
embrüonaalsõlm 485
emise laktatsioon 522
emmetroopne silm 620
endokard 333
endokriinorganid 525
endolümf 626
endomeetrium 436
endomüüsium 107
endoneurium 555
endoteel 22
endoteliokoriaalne platsenta 493
energia, bruto- 397
„ neto- 397
„ seeduv 397
„ vahetus- 365, 391, 397
enneaegne sünnitus 494
ensüümid 237
enterogastroon 530
enterokinaas 246
enterokriniin 530
entoderm 485
ependüüm 559
ependüümirakud 43
epidermis 22, 134
epiduraalõõs 557
epifüüs 72, 525, 531
epifüüsiõhr 72
epikard 330, 333
epineurium 555
epiteel, germinatiivne 430
„ katte- 20
„ kihistumata 20
„ kihistunud 20
„ mitmerealine 20
„ näärme- 20, 23
„ ülemineku- ehk siirde- 22
epiteelialused lümfotsütaarsed moodustised 315
epiteelkiht, limaskesta 159
epiteelkoed 19
epiteliokoriaalne platsenta 492
erektsioon 467
erepsiin 239, 249
erutatavus 548
erutus 581
erutuslaine 548
erutuslainete kontsentratsioon 581
„ summatsioon 582
erutusprotsesside irradiatsioon 602

erutusprotsesside kontsentratsioon 602
„ vastastikune induktsioon 602
erutusrütmi transformeerimine 581
erütroblastid 325
erütrotsüüdid 307
esikuaken 624
esikuastrik 626
esimene signaalisüsteem 597
esmane uriin 417, 421
eupnoe 287
Eustachio toru 624
E-vitamiin 388

Fabriciuse paun 209
fagotsütoosi teooria 311
fagotsüüdid 311
fastsiad 109
femoraalarter 342
femoraalnärv 564
fermendid 237
„ hüdrolüütilised 238
„ oksüdatiiv-reduktiivsed 238
fermentatiivne seedimine 219
fermentide jaotus 237
fetaalne atroofia 498
„ periood 11
fibriin 297, 306
fibrinogeen 297
fibrotsüüdid 27
fibulaarnärv 564
fistul, Thiry-Vella 248
flegmaatiline närvitüüp 606
fleksor 107
fleksuur 449
folliikul 142
folliikuli kasvu stimuleeriv hormoon 530, 532
folliikulivedelik 430
follikuliin 432
fooliumhape 388
fosfaatpuhver 305
fosfatiidid 52
fosfor 366
fotosüntees 362
funktsionaalne arter 338
funktsionaalsed närvid 554, 590
füsioloogiline lahus 304
füüsikaline soojuseregulatsioon 406

gaaside sidumine veres 292
„ vahetus alveolaaröhu ja vere vahel 290
„ vahetuse suurus 397, 398
gaasivahetus 365, 391
galopp 120
gameet 470
ganglionid 40
„ kaudaalsete keskmete 576
„ prevertebraal- 574
ganglionid, täht- 576
„ vertebraal- 574
gastriin 530
gastrokneemius 119
germinatiivne epiteel 430
gliarakud 43
Glissoni kihn 198
globiin 308
globuliinid 54
glomeerul 417
gluuteusnärv 564
glükogeen 50
glükosuuria 371, 420
glütseriidid 51
glütseriin 51
Golgi aparaat 13
Golli väät 559
gomfoos 80
gonaadid 424, 425, 525, 543
gonadotroopsed hormoonid 532, 545
granuloosa 430
granulooskiht 134
granulotsüüdid 298

haamer 624
haigutus 284
haistmisaju 568
haistmisanalüsaator 632
haistmiskolmnurk 568
haistmiskulglad 568
haistmiskäik 265
haistmisnärv 265, 268, 571
haistmisrakud 632
haistmisregioon 265
haistmisretseptor 632
haistmissagar 569
haistmissibul 568
haistmistsentrum 632
haistmisvagu 569
hajutatud platsenta 491
hall hobune 147
hallollus 65
hamba esikupind 166
hambajuur 166
hamba keelepind 166
„ kontaktpind 166
hambakroon 166
hamba mälumispinnad 166
hambasombud 166
hambavalem 169
hambaõõs 165
hambad 160, 165
„ eespuri- 169
„ hõõrumistüübilised puri- 223
„ lõike- 167
„ lühikroonilised 166
„ piima- 167
„ pikakroonilised 166
„ puri- 167
„ tagapuri- 169

hammas, vahe- 169
hammastik 167
„ anisognaatne 170
„ difüodontne 167
„ isognaatne 170
„ lõikamistüübiline 223
„ monofüodontne 167
„ pigistus- 223
hapniku sidumine veres 292
hapnikuvõlgnevus 294
harkorgan 525, 541
harkorgani sagariku koorollus 541
„ „ säsiollus 541
Hassali kehakesed 542
hatikud 437
Haversi kanalid 35, 36
„ lamellid 35
„ süsteem 35, 74
hem 308
hemoglobiin 292, 297, 308
hemokoriaalne platsenta 493
hemolüsiinid 308
hemorroidaalnärv 564
hemotroofne toitumine 500, 517
hemotsütoblastid 325
hermafrodiidid 424
hepariin 307
heterotroofne 363
higistamistsentrum 141
hiilus 321
hiirjas hobune 147
hilinemispidurdus 601
hingamine, diafragma- 282
„ kostaal- 282
„ kõhulõõkne 274
„ seesmine 262
„ väline 262
hingamiselundkond 262
hingamiskäik 265
hingamisliigutused 281
hingamisliigutuste humoraalne regulatsioon 286
hingamisliigutuste regulatsioon 285
hingamismaht 288
hingamisorganid 262
„ lindude 274
hingamisorganite talitluslik seos teiste organitega 288
hingamispiiu 267
hingamisregioon 265
hingamisteed 264
hingamisteede kaitserefleksid 284
„ talitlus 270
hingamistsentrum 285
hingamisõhk 283
hingliiges 81
hipokampuse lõhe 569
Hisi kimp 333
histiotroofne toitumine 500
histiotsüüdid 27
histoonid 54
histotoksiline anoksüa 295
hobusejõud 128
hobusekabi 150
hobusesaba, seljaaju 559
hobuse veotöö iseloomustus 130
hobuse värvused 147
holokriinsed näärmed 25, 139
homoiotermsed loomad 404
hoosulg 150
horisontaalsed refleksid 551
hormoonid 525, 530
hormoonipreparaatide kasutamine zootehnikas 546
hormooniühik 529
hulgihatikuline platsenta 491
hulgipoegijad 432, 497
humoraalne immuunsus 313
„ kaitse 314
H-vitamiin 388
hõre seeme 475
hõõrla 207
häbe 425, 438
häbemeluu 99
häbememokk 438
häbemepilu 438
häälekurd 267
häälepilu 267
hüaluronidaas 477
hüdrolaasid 238
hüdrolüütilised fermendid 238
hüperglükeemia 371
hüperkapnia 286
hüpermetroopne silm 620
hüpertoonilised lahused 303
hüpertroofia, aktiivsuse- 122
„ kompensatoorne 70
hüpofüüs 525, 531
hüpoglükeemia 537
hüpokaltseemia 541
hüpokapnia 286
hüpotaalamus 567
hüpotoonilised lahused 303
hüpotüreoos 538
hüpovitaminoosid 384
hüpped 120
hüümen 438

identsed kaksikud 483
iduketas 452
idurakud 442
iileum 188
iiris 615
iliohüpogastrikusnärv 563
ilioingvinaalnärv 564
imendumine 252
imenduslik seedeorganite talitlus 219
imeti 501
imikuperiood 11
immuniseerimine, aktiivne 313

immuniseerimine, passiivne 313
immunoloogia 311
immuunsus, humoraalne 313
„ tsellulaarne 313
impulss 548
inaktiivsuse-atroofia 122
indiferentne temperatuur 401
individuaalse arenemise perioodid 9
infundibulaarpilu 206
infusoorid 251
ingvinaalkanal 212
inkretoorsed organid 24, 525
innaaeg 461
innaperiood 462
innatsükkel 428, 462
innatsükli muutused 464
insuliin 530, 537
intermediin 530, 534
interoretseptorid 551
inspiratsioon 281
insuliin 202
interlobulaarne sidekude 65
intermediaarne ainevahetus 363
interstitsiaalkude 64
interstitsiaalrakud 444
interterritoriaalne substants 32
intima 326
intralobulaarne sidekude 65
intraparenhümatoosne sidekude 65
intratorakaalne rõhk 282
intsisiivid 167
invertaas 239, 249
irradiatsioon 581
irritaablus 548
isasloom 424
isassuguorganid 426, 442
isassugurakk 424
ishiaadikusnärv 564
isomeetriline kontraktsioon 122
isotooniline kontraktsioon 122
isotoonilised lahused 303

jalad 55, 60
jalus 88, 624
jejuunum 188
jodopsiin 621
jooksmeluu 104
joomine 223
jugulaarjätke 87
jugulaarveenid 340
juhteteed 632
juttollus 415
juuretupp 142
jõhvkarvad 146
jäikliiges 81
jämekäärsool 192
jämesool 159, 188, 192
jämesoole liigutused 234
järelpilt 622
järeltoime 582

jäsemed, ees- 60
„ taga- 60
jäsemekesend 60
jäsemelõpund 60
jäsemete luude nimetused 92, 93
„ „ vastavus 92, 93
„ osad, distaalsed 63
„ pinnad 61
„ „ dorsaalne 61
„ „ fibulaarne 63
„ „ lateraalne 61
„ „ mediaalne 61
„ „ plantaarne 61
„ „ radiaalne 63
„ „ tibiaalne 63
„ „ ulnaarne 63
„ „ volaarne 61
„ skelett 95
„ vööde 95
„ vaba osa 95
jäsemetüvend 60
jätke 78
jääklämmastik 306
jääkpiim 520
jääkõhk 283

kaaliumiühendid 367
kaar 80
kaareroided 84
kabi, hobuse- 150
„ sarv- 150
kabjaluu 98
kabjamehhanism 156
kabjanahk 150, 153
kabjapadjand 154
kabjapügalad 153
kabjatohl 150
kabja ülesanded 156
kaelalülid 83
kaenlaarter 340
kaenlaveenid 340
kahehõlmaline puriklapp 330
kaitsepidurdus 600
kaksteistsõrmiksool 188
kaljuluu 88
kallikreiin 538
kalorimeetria, kaudne 394
„ otsene 393
kaltsium 366
kambiaalsed rakud 28
kanapimedus 621
kandeserv 150
kandluu 101
kanna luud 101
kannusjätke 104
kapaunimine 544
kapillaaristik 326
karbohüdraasid 238
karboksühemoglobiin 309
karbonaatpuhver 305

kardia 175
kardianäärmed 177
karotiidarterid 340
karotiidarterite ühistüvi 338
karotiidnärv 355
karotiidsiinus 286
karunkulite algmed 436
karvad 134, 142
„ jõhv- 146
„ kompimis- 146
„ vill- 145
karvade harjad 145
„ lahud 145
„ pöörised 145
karvajuur 142
karvakutiikula 142
karvanääps 142
karvapapill 142
karvapaun 142
karvarood 142
karvasibul 142
karvasäsi 142
karvatipp 142
karvavahetus, permanentne 142
„ sesoonne 142
karüokinees 16
kaseinogeen 243
kastratsioon 544
kasuefekt 130
kasv apositsiooni teel 33
„ interstitsiaalne 33
kasvav munarakk 430
kasvuhormoon 530
katend 567
katte-epiteel 20
kaudaalne emaka-arter 440
„ keskmete ganglion 576
„ kõrisõlm 274
„ õõnesveen 342
kaudne kalorimeetria 394
keel 160, 163, 164
keelealune närv 572
keelekeha 164
keele-kurgu närv 197, 571
keeleluu 90
keelemandel 172
keelepära 164
keeleselg 164
keele-suulae kaar 161
keeletipp 164
keemiline soojuseregulatsioon 406, 410
keerised, muna- 459
kehaosad 57
kehaosade jaotus 57
keha piirkonnad 58
keharinge 335
keharinge veresooned 338
kehatemperatuur 403, 404
keha väliskate 133
kepikesed 617
kere 57
kere skelett 81
kereskeleti liigesed 85
„ sidemed 85
kereõõnte vedelik 313
keskaju 564, 567
keskaju katend 567
keskaju nelikküngastiku plaat 567
„ talitlus 589
keskkõhupiirkond 212, 217
keskkõrv 624
keskmed 188, 212
keskmete arter 197
keskmine tuharalihas 118
„ vererõhk 353
keskmise tihedusega seeme 475
keskne emaka-arter 440
kesksagara bronhid 268
keksseinand 272, 278
keksseinandi kardiaalne osa 278
„ postkardiaalne osa 278
„ prekardiaalne osa 278
kesksool 188
kestad 66
kest, adventitsiaal- 66
„ konjunktivaal- 66
„ lihas- 66
„ limas- 66
„ seroos- 66
„ sise- 66
ketasplatsenta 491
kihid 66
kihistumata epiteel 20
kihistunud epiteel 20
kihn 64
kiht, granuloos- 134
„ läike- 134
„ Malpighi 134
„ papillaar- 136
„ pilaar- 136
„ retikulaar- 136
„ sarv- 134
„ submukoos- 68
„ subseroos- 68
„ termostaatiline 136
kihv 169
kihvalihas 110
kiidekakambrid 184
kiidekakanal 184
kiidekalehed 183
kiidekas 180, 183
kiilluu 87
kiilluu-urge 94
kiilu keskvagu 153
„ külgvagu 153
kiilupadjand 154
kiilutipp 153
kiird 418

kiirgumine, soojuse 408
kiirpärg 477
kiiruluud 88
kiirusagar 569
kilpköhr 267
kilpnäärme kitsus 538
„ kolloid 538
„ sagarad 538
kimmel 147
kimp 65
kinaasid 238
kirju hobune 148
kiud 25
„ elastsed 25
kiudkest 615
kiud, kollageensed 25
„ Purkinje 39, 333
„ retikuliin- 26
kitsus 455
klaaskeha 614
kliitor 440
kloaak 209
koaanid 265
koaanlõhe 206
kodarluu 96
koduloomade asend zooloogilises süsteemis 6
koduloomade mõiste 5
kodustamise tulemused 9
koed, epiteel- 19
„ lihas- 19, 37
„ närvi- 19, 40
„ tugi- 19, 25
koe-elemendid 12
kogumistoruke 417
koleeriline närvitüüp 606
koletsüstokiniin 248, 530
koliin 385, 388
kolju 86
„ aju- 86
„ näo- 86
koljubaas 90
kolju tervikuna 90
kolju-urked 86
koljuõõs 91
kollageen 34
kollageensed kiud 25
kollaskeha 433
kollateraalsidemed 98
kollaüdi 324
kollektiivsed torukesed 417
kolmas pindluulihas 119
kolmehõlmaline puriklapp 330
kolme värvi teooria 621
kolmiknärv 197, 268, 571
kolostrum 512, 517
kolvikesed 617
kommissuurkiud 571
kompakta 72
kompensatoorne paus 349
kompimiskarvad 146
komplementaarõhk 283
kondriosoomid 13
kondrotsüüdid 32
konjunktiiv 617
konjunktivaalkest 66
konjunktivaalõõs 617
kontaktiretseptor 551, 629
kontaktplatsenta 491
kontraktsioon, isomeetriline 122
„ isotooniline 122
„ lihaste 122
„ tetaaniline 124
kontraktsioonid, antiperistaltilised 234
kontraktsioonistaadium 123
kontsluu 101
kontuursulg 150
koobalt 368
koolon 188
koondunud lümfisõlmekesed 315
koorealused tuumad 569
koorerefleksid 594
koorion 489
koorium 134
koorollus 65, 142, 534, 541
koprodeum 209
kopsualveoolid 273
kopsuarter 333
kopsud 262, 272
kopsud, lindude 274
kopsude eluline maht 283
„ talitlus 279
„ ventilatsioon lindudel 285
kopsudes toimuv gaaside vahetus 289
kopsujuured 272
kopsukelme 272
kopsuringe 335
kopsuringe veresooned 337
kopsu sagarikud 272
kopsutiib 272
kopsutiibade diafragmasagar 272
„ südamesagar 272
„ tippsagar 272
„ vahelihasesagar 272
kopsutiiva kesksagar 272
kopsuveen 337
kopsuviled 277
kopsuvärat 268, 272
koriaalsed gonadotroopsed hormoonid 531, 533
koronaararter 338
koronaarsoonestik 329
korteks 569
kortikaalollus 534
kortikosteroon 530
kortikotroopne hormoon 530, 536
kostaalhingamine 282

kotike 626
kotüledoonid 437, 492
kraniaalne kõrisõlm 274
„ õõnesveen 340
kraniosakraalne närvisüsteem 573
kretiinid 539
kromaatiline valgus 619
kromatiinaine 16
kromosoomid 16
krüptorhiid 442
kubemeimetid 501
kubemekanal 115, 442
kubeme lümfisõlmed 319, 320
kude, interstitsiaal- 64
„ närvi- 19, 40
„ retikulaar- 25
kuklaluu 86
kuklamulk 86, 91
kuklapõnt 87
kuklasagar 569
kuklatagune side 85
kunstlik seemendus 468
Kupfferi tähtrakud 200, 383
kurgukitsus 160
kurgu kõriosa 170
kurgumandel 172, 202
kurgu ninaosa 171
kurgupuri 161
kurgu-suulae kaar 161, 170
kurk 159, 170, 264, 265
kusejuhad 412, 418
kuseorganid 412
kuseorganite talitlus 418
kusepõie kael 418
„ keha 418
„ tipp 418
kusepõis 412, 418
kuseteed 412, 417
kusi 420
kusiti 412, 418, 426, 447
kusiti peeniseosa 418, 447
„ vaagnaosa 418, 447
kustutav pidurdus 601
kuulmekeeled 627
kuulmekäik 88
kuulmeluukesed 624
kuulmisnärv 571
kuulmisrakud 627
kvadraatlihas 118
K-vitamiin 388
kõhrerakkude isogeensed grupid 32
kõhreõõs 32
kõhrkoeliikide esinemispaigad 33
kõhrkude 32
„ elastne 32, 33
„ fibroosne 32, 33
„ hüaliinne 32
kõht 57
kõhuaort 338
kõhuarter 197, 340, 342
kõhuimetid 501
kõhukelmealune rasvkude 31
kõhulihased 115
kõhulõõkne hingamine 274
kõhunääre 202
kõhuorganite topograafiline asend 214, 215
kõhu ristfastsia 212
„ valgejoon 211
kõhuõõs 57, 210
kõigusoojased loomad 403
kõrgem närvitalitlus 591
kõrgetoodanguliste lehmade gaaside vahetuse suurus 398
kõri 264, 267
kõrihargus 267
kõripealise kõhr 267
kõri ristlihas 267
kõrirõngad 267
kõrisõlm 264, 265
„ kaudaalne 274
„ kraniaalne 274
kõrisõlme esik 267
kõrv 147, 623
kõrva alasi 88
„ jalus 88
kõrvalest 624
kõrvalrakud 178
kõrvavaigunäärmed 624
kõrva vasar 88
kõvakelme 557
kõva suulagi 265
kõõlus, ahhilleuse 119
käed 55, 60
kägiveenid 340
kämblaarterid 340
kämblaluud 96
kärss 160, 264
käärsool 188, 192
käärsoole-labürint 194, 195
käärsoole spiraalling 194
käävjad lihased 106
käävrakud 300
köber 78
köha 284
köprus 78
küliskäik 120
külgkompleksid 24
kümosiin 239, 243
küpsemisjagunemine 432
kürb 426
kürvatupesopis 450
kürvatupp 426, 450
küülus 313
küümus 221
küümuse kogus 221
„ koostis 221
„ üleminek jämesoolde 234

küünarluu 96
küünarvarre fastsia pingutajalihas 117
„ luud 96
küünra lümfisõlmed 319

laapferment 243
lahkliha 218, 440
lahksugulised loomad 424
lahus, füsioloogiline 304
„ keedusoola- 304
„ Loki 304
„ Ringeri 304
„ Türoode 304
lahused, hüpertoonilised 303
„ hüpotoonilised 303
„ isotoonilised 303
„ puhver- 305
laia fastsia pingutajalihas 118
laktaas 239, 249
laktatsioon 512
laktatsioonikõver 516
laktatsiooniperiood 512
lakteeritava lehmaudara näärme-lõpposad 503
laktogeenne hormoon 519
laktoos 50
laktotroofne toitumine 500, 517
lamellid, Haversi 35
„ vahe- 35
„ üld- 35
Langerhansi saared 202
lanoliin 139
latentne tiinus 483
latentsusstaadium 123
lateraalne sammas, seljaaju hallolluse 559
laukõhr 617
lehter 454
leukiinid 316
Leydigi rakud 444
libedik 174, 180, 184
lihakeha kulinaarne jaotus 59
lihas, abaluualune 117
„ aduktor- 118
„ astrik- 115
„ brahhiaal- 117
„ brahhiokefaal- 116
„ delta- 117
„ eesmine sääreluu- 119
„ harja- 118
„ harjaalune 117
„ harjaüline 117
„ jugulomandibulaar- 111
„ kaela pikk- 114
„ kahekõhuline 111
„ keskmine tuhara- 118
„ kihva- 110
„ kindra- 119
lihas, kolmas pindluu- 119
„ kolmepealine sirutaja- 117
„ korakobrahhiaal- 117
„ kvadraat- 118
„ külg- 207
„ küünarvarre- 117
„ küünarvarre fastsia pingutaja- 117
„ laia fastsia pingutaja- 118
„ luudevaheline 117, 119
„ mitmejagune 111
„ nimme ruut- 114
„ nina külg- 110
„ „ rist- 110
„ niude- 118
„ niude-roiete 114
„ oimu- 110
„ pea kraniaalne põik- 114
„ „ pikk- 114
„ „ põik- 111
„ „ sirg- 114
„ „ ventraalne sirg- 114
„ pektoraal- 116
„ pindmine tuhara- 118
„ poologa- 111
„ psoas- 118
„ põlveliigese neljapealine reie- 118
„ põse- 110
„ randme kodarmine sirutaja- 117
„ „ küünarmine sirutaja- 117
„ reie kahepealine 118
„ rihm- 114
„ rindkere rist- 115
„ „ sirg- 115
„ rinnaku-pea 114
„ rist- 115
„ roide taandaja- 115
„ romb- 116
„ rätsepa- 118
„ sarna- 110
„ selgmine saag- 115
„ selja ülilai 116
„ semimembranoosne 118
„ semitendinoosne 118
„ silmamuna taandaja- 110
„ silma sõõr- 110
„ sisemine põik- 115
„ suu sõõr- 110
„ süva tuhara- 118
„ tiib- 110
„ toppur- 118
„ trapets- 116
„ vahe- 114, 207, 210
„ varba külgsirutaja- 117
„ „ pindmine painutaja- 117
„ „ süva painutaja- 117
„ „ ühissirutaja- 117

lihas, ventraalne saag- 116
„ väline põik- 115
„ õlavarre-pea 114
„ õrn- 118
„ ülipikk 114
„ ümar- 117
lihase algus 107
„ anatoomiline ristlõige 106
„ füsioloogiline ristlõige 106
„ lõpp 107
lihased, dünaamilised 106
„ eesjäsemete 116
„ hingamis- 114
„ kaela ristjätketevahelised 114
„ kaksik- 118
„ karvapüstitajad 142
„ keeleluu- 110
„ kere 111
„ kõhu- 115
„ käävjad 106
„ lindude 119
„ miimilised 110
„ mälumis- 110
„ nimme ristjätketevahelised 114
„ ogajätkete-ristjätkete 111
„ ogajätketevahelised 111
„ orbitaal- 110
„ pea 110
„ „ dorsaalsed sirg- 111
„ plaatjad 106
„ randmepainutajad 117
„ ristluu-saba 114
„ roietevahelised 115
„ selgroo- 111
„ silma sirg- 110
„ spinaal- 111
„ statodünaamilised 106
„ sulg- 106
„ söör- 106
„ sääre- 119
„ tagajäsemete 118
lihaskest 66, 159, 185, 187, 194
lihaskesta lihaskiht 159
lihaskiuliikide erinevused 39
lihaskoed 19, 37
lihaskude, sile- 37
„ somaatiline 38
„ südame 39
„ vööt- 38
lihasmagu 206
lihasmao talitlus 258
lihaste abiorganid 109
„ abslouutne jõud 128
„ elastsus 121
„ erutatavus 121
„ jõuallikad 127
„ kontraktsioon 122
„ omadused 121
lihaste süsteem 105
„ toonus 125
„ töö 127
„ väsimus 128
lihastiku seos teiste organisüsteemidega 129
lihtliigesed 81
liiges 80
„ ellipsoid- 81
„ hing- 81
„ kukla- 85
„ niude-ristluu 85
„ ratas- 81
„ reie-põlvekedra 101
„ reie-sääre 101
„ ristluu-niudeluu 101
„ rübi- 81
„ õla- 95
liigesed, eesjäsemete 98
„ jäik- 81
„ liht- 81
„ liit- 81
„ lülidevahelised 85
„ tagajäsemete 101
liigeseketas 81
liigesekõhr 81
liigesepinnad 80
liigeseõõs 81
liigeste nimetused 92, 93
„ vastavus 92, 93
liikumisorganid, aktiivsed 105
„ passiivsed 105
liikumistüübid 120
liikumistüübid, galopp 120
„ hüpped 120
„ küliskäik 120
„ sammukäik 120
„ traav 120
liitliigesed 81
limaskest 66, 159, 185, 194
limaskest, kutaanne ehk nahkjas 159
„ päris- 159
limaskesta epiteelkiht 159
„ lihaskiht 196
limaüdi 325
lindude hingamisorganid 274
„ isassuguorganid 461
„ lihased 119
„ munajuha 451
„ munasari 451
„ seedeorganid 205
„ skelett 102
„ suguorganid 451
„ toiduvõtt 256
„ väliskate 149
lipaasid 238, 249, 260
lipaas, mao 239, 243
„ pankrease 202
lipiidid 51

lipoidid 51, 52
lipokaiin 538
lisanärv 572
lisasugunäärmed 426, 447
lohk 80
loivad 60
Loki lahus 304
lokomotoorne süsteem 72
loode 487
loomade dressuur 602
„ erinevusi inimesega võrreldes 55
loomad, higistavad 408
„ homoiotermsed 404
„ kõigusoojased 403
„ lahksugulised 424
„ lõõtsutavad 408
„ poikilotermsed 403
„ püsisoojased 404
looma maandamine 121
loomorganismi koeline koostis 18
„ koostisse kuuluvad elemendid 43
loomse proteiini faktor 380
loomulik seemendus 468
loote arenemine 483
loote-eelne arenemisetapp 9
lootejärgne arenemisetapp 9
lootekestad 488, 489
looteline arenemisetapp 9
lubikoor 459
lumbaalpõimik 563
luteiin 433
luteiniseeriv hormoon 530, 532
luu, aba- 95
„ alalõua- 90
luuauk 80
luud, ajukolju 86
luude arv 76
luud, eesjäsemete 95
luude seostumise vormid 80
luud, kanna 101
„ kiiru- 88
„ kämbla- 96
„ küünarvarre 96
„ nina- 89
„ näokolju 89
„ oimu- 88
„ otsmiku- 88
„ pisara- 89
„ põia- 101
„ randme- 96
„ rinnavöötme 95
„ sarna- 89
„ seesam- 97
„ suulae- 90
„ tagajäsemete 98
„ tiib- 90
„ tikkel- 97
luud, vahelõua- 89
„ varba- 97, 101
„ ülalõua- 89
luuhari 78
luu, häbeme- 99
luujätke 78
luukaar 80
luu, kabja- 98
„ kalju- 88
„ kand- 101
„ keele- 90
„ kiil- 87
„ kodar- 96
„ konts- 101
luukude 34
luukäik 80
luuköber 78
luuköprus 78
luu, küünar- 96
luulabürindi esik 625
luulabürint 625
luulakuunid 36
luulohk 80
luulõhe 80
luumulk 80
luunapp 80
luu, niude- 99
luupea 78
luupeake 78
luu, piirde- 98
„ pind- 101
luuplokk 80
luu, puusa- 98
„ pära- 99
luu põndapealis 80
luupõnt 80
luupöörel 80
luu, reie- 100
„ sahk- 89
„ sõel- 87
„ sõra- 98
„ sõrgatsi- 98
„ sääre- 100
„ süstik- 98
luutiib 80
luu, tsentraal- 101
luu-urge 80
luuvagu 80
luu, õla- 95
luuüdi 324
luuümbris 76
lõhe 80
lõigustusstaadium 483
lõppkompleksid 24
lõtvumisstaadium 123
lõuaarter 196
lõualiiges 90
lõõtsutavad loomad 408
läikekiht 134

läiketapet 615
lääts 614, 617
lühenemisstaadium 123
lülide arv 83
lülikaartevahelised liigesed 85
lülimulk 82
lümf 313
lümfikapillaaristik 326
lümfi moodustumine 361
lümfisiinused 317
lümfisooned 343
„ aferentsed 317
„ eferentsed 317
lümfisõlmed 316
„ bronhiaal- 319
„ eesjäsemete 319
„ kaela 319
„ kaenla 319
„ keskmete 320
„ keskseinandi 319
lümfisõlmekesed, koondunud 315
lümfisõlmed, kubeme 319, 320
„ kõhu 320
„ kõhuorganite 320
„ küünra 319
„ lumbaal- 320
„ mandibulaar- 319
„ maksa 320
„ mao 320
„ neerude 320
„ niude 320
„ parotiid- 319
„ pea 319
„ põlvekurru 320
„ põlveõndla 319
„ pärasoole 320
„ retrofarüngeaalsed 319
„ rinnakorvi 319
„ ristluu 320
„ südamepauna 320
„ tagajäsemete 319
„ udarapealsete 320
„ vaagnaseina 320
lümfisõlme koorollus 317
„ säsiollus 317
lümfisüsteem, mononodoosne 316
„ polünodoosne 316
lümfitsistern 343
lümfitüvi, parem 343
lümfi vool 361
lümfoidne süsteem 314
lümfotsüüdid 298
lüsosüüm 240, 516

madalam närvitalitlus 592
magu 159, 174
„ ees- 174
„ intestinaalset tüüpi 176
„ mitmekambriline 174
„ päris- 174
magu, viske- 183
„ ösofageaalset tüüpi 176
„ ösofagointestinaalne 176
„ ühekambriline 174
maitseadaptatsioon 631
maitsmisanalüsaator 629
maitsmiskarikad 165, 629, 631
maitsmisretseptor 163
makroelemendid 43
makrofaagid 27, 29, 314
makrofaagide süsteem 29
makrosmaatsed loomad 632
maks 198, 210
maksajuha 201
maksa kesksagar 198
„ keskveen 200
„ Kupfferi tähtrakud 200
„ lümfisõlmed 320
„ nibujätke 198
„ parem sagar 198
maksarakud 200
maksa ruutsagar 198
„ sabajätke 198
„ sabasagar 198
maksasagarikud 200
maksa talitlus 382
„ tsentraalveen 200
„ vasak sagar 198
maksaveenid 197
Malpighi kehakesed 323
„ kiht 134
maltaas 239, 249
maltoos 50
mammaarkompleks 501
mammotroopne hormoon 530
mandlid 172, 315
mao areoolid 177
maod, ees- 180
maod, mäletsejaliste 180
maoesik 183
mao histoloogiline ehitus 185
maoke, pavlovi 242
mao kurdääris 176
„ lihaskest 185
„ limaskest 185
„ lipaas 239, 243
maolohukesed 177
maolävi 175
maonõre 243
maonõre eritumine 242, 244
maonäärmete sekretsiooni neurokeemiline faas 245, 246
maonäärmete sekretsiooni reflektoorne faas 245
maoseede 220
maosekretsiooni uurimise meetodid 242
mao suur kõverik 174
„ vahetsoon 206
„ väike kõverik 174

maovärat 175
marrask 134
masseeter 110
maturatsioonijagunemine 432
Meckeli divertiikul 209
mediaanarter 340
mediaannärv 563
medistiinum 272
medullaarollus 534
meedia 326
meeleorganid 552
megakarüotsüüdid 325
mehaaniline seedeorganite talitlus 219
„ seedimine 219
Meissneri pleksus ehk põimik 196, 198
mekoonium 235, 517
melanhoolne närvitüüp 606
membranoosne labürint 625, 626
membranoossed poolringkanalid 626
meniskid 81
mesenhüüm 25
mesenteerium 188, 212
mesenteriaalarterid 340, 342
mesentsefaalne loom 589
mesoderm, somaatiline 485
„ splanhniline 485
mesoteel 22
metafaas 16
metaplasmalised moodustised 15
metöstrum 428, 462, 466
miimilised lihased 110
mikroelemendid 43
mikrofaagid 27
mikrofaunaline seedeorganite talitlus 219, 250, 251
mikrogliarakud 43
mikrosmaatsed loomad 632
mineraalained 47
mineraalainete vahetus 365
minimaalõhk 283
mitmerealine epiteel 20
mitokondrid 13
mitoosi staadiumid 17
mitootiline jagunemine 16
mokarenn 160
mokk, ala- 160
„ üla- 160
molaarid 169
mononodoosne lümfisüsteem 316
monofaasilise unega organismid 604
monosahhariidid 49
monotsüüdid 298
moorula 483
Morgagni taskud 267
motoorika, eesmagude 225
motoorsed närvid 554
multipleksne platsenta 491
muna idulasena 460
munajuha 425, 433, 451, 454
munajuha ampull 433
munajuha kitsus 433
„ lehter 433
„ talitlus 456
munakestade loomepaik 459
munakühm 430
munandid 426, 442
munandi keskseinand 444
munandikott 426, 450
munandikõidik 447
munandimanused 426, 444
munandimanuse kanal 444
„ keha 444
„ pea 444
munandi pärisside 446
„ saba 444
munandisagarikud 442
munandite peamine ots 442
„ sabamine ots 442
„ valkjaskest 442
munandivõrk 444
munanemine 432
munaprodukt siooni suurus 454
munarakk 473
„ kasvav 430
„ soikuv 430
munarakud 424, 430, 471
„ paljurebulised 472
„ väherebulised 472
munasari 451
munasarjaarter 440
munasarjad 425, 429, 430
munasarjade valkjaskest 433
munasarja parenhüümtsoon 66
„ strooma 433
„ vaskuloostsoon 66
munasarjavärat 430
munavalge keeriskiht 456
„ moodustumine 456
„ seesmine vedela munavalge kiht 456
„ tiheda munavalge kiht 456
„ välimine vedela munavalge kiht 456
munemisaeg 454
munemistsükkel 454
muskulaarsed arterid 327
muskulokutaannärv 563
must hobune 147
mõik, sisekõrva 626
mõõkjätke, rinnaku 84
mäletsejaliste maod 180
mäletsemine 226
mälumine 223
müeloidne süsteem 314
müelotsüüdid 325
müenteerpleksus 196
müenteerpõimik 574
müksödeem 539
mööpiteelirakud 505

müofibrillid 37, 38
müoglobiin 38, 293
müograaf 123
müogramm 123
müokard 333
müoloogia 64
müomeetrium 437
müoopne silm 620

nahaalune rasvkude 31
nahanäärmed 134
naharasu 139
naha sesoonsed muutused 148
nahk 133
nahk, alus- 134
nahkkiil 154
nahkpiire 153
nahk, päris- 134, 136
nahksein, lamellaarne 153
nahktald 154
nahk teiste organite mõjustajana 149
nahkääris 153, 154
napp 80
narustunud mulk 91
neelamine 224
neeluvagu 180, 185
neeruarter 417
neeruarterid 342
neerud 412, 413
neerude lümfisõlmed 320
neerukarikad 417
neerukehakesed 417
neeru koorollus 415
„ kortikaalollus 415
„ medullaarollus 415
neerunäsa 415
neerupapill 415
neerupealised 525
neerupealiste koorolluse talitlus 534
neerupüramiid 415
neeruringe 335
neerusagar 414, 415
neerusagarik 417
neeru-urge 413
neeruvaagen 412, 414, 417
neeruveen 417
neeruvärat 413
nefron 417
negatiivne induktsioon 603
neitsissigimine 424, 470
nelikküngastiku plaat 567
neljas ajuvatsake 566
netoenergia 397
neto-kasuefekt 130
neuraaltoru 485
neuriidid 41
neurilemm 42
neurofibrillid 40, 42
neuron 40
neurootiline seisund 602
neuroplasma 40, 42
nikotiinhape 385, 388
nimmearterid 340
nimmelülid 84
nimmepõimik 563
nimme ristjätketevahelised lihased 114
nimmeristluu 102
nimme ruutlihas 114
„ ühisveen 342
ninadivertiikul 264
ninakoobas 91, 264
ninakoopa esik 265
ninakõrkmed 91
ninakäigud 265
nina külglihas 110
ninaküljed 264
ninaluud 89
nina-moka peegel 160, 264
„ tõsturlihas 110
ninaots 264
ninapeegel 264
nina-pisara juha 618
ninaselg 264
nina ühiskäik 265
nisakanal 508
niudearterid 342
niudeluu 99
niudesool 188, 189
niudeveenid 342
nokk, ala- 205
„ üla- 205
noorloomaperiood 11
noorlooma udar 506
nukleinaas 239
nukleotidaas 239
nurgatoed, kapjade 150, 153
nõrgalt higistavad loomad 141
nõrgatüübilised loomad 605
nägemisanalüsaator 614
nägemisanalüsaatori talitlus 618
„ „ põllumajandusloomadel 622
nägemiskühmud 567
nägemisnärv 571, 614
nägemispurpur 621
näljaturse 371
näoarter 340
näokolju 86
näokolju luud 89
näonärv 268, 571
närv, diafragma- 285
„ haistmis- 265, 268
„ keele-kurgu 197
„ kolmik- 197, 268
„ kõrisõlme 268
„ näo- 268
„ olfaktoorne 265
„ rekurrens- 268

närv, uit- 197, 268
„ vaagna- 197
närvid 41, 554
närvi füsioloogilise juhtivuse seadus 556
närvikiud 41
närvikiudude isoleeritud juhtivuse seadus 556
närvikiudude talitlus 556
närvikude 19, 40
närvirakk 40
„ bipolaarne 40
„ multipolaarne 40
„ unipolaarne 40
närvirakkude inertsus 583
närvisüsteem 548
„ parasümpaatiline ehk kraniosakraalne 573
„ sümpaatiline ehk torakolumbaalne 573
„ tserebrospinaalne 572
„ vegetatiivne 572
närvisüsteemi fülogeneetiline areng 556
„ troofiline talitlus 590
„ vegetatiivse osa talitlus 577
närvitalitluse tüübid 605
närvitsentrum 549
nääre, ainurakuline 23
„ alalõua- 162
„ keelealune 162
„ kõhu- 202
„ kõrvasülje- 162
„ päranipu- 139, 150
näärmed, albuminoossed 24
„ alveolaarsed 24
„ apokriinsed 25, 140
„ Brunneri 196
„ duodenaal- 196
„ ekriinsed higi- 140
„ ekskretoorsed 24
„ funduse- 177
„ haistmis- 265
„ higi- 140
„ holokriinsed 25, 139
„ inkretoorsed 24
„ kardia- 177
„ keele- 162
„ Lieberkühni 196
„ liht- 24
„ liit- 24
„ lõhna- 140
„ Meibomi 139
„ merokriinsed 25
„ mokkade 161
„ mukoossed 24
„ nina- 265
„ olfaktoorsed 265
näärmed, põse- 161, 162
„ pülooruse- 177
„ rasu- 139
„ seede- 235
„ sega- 24
„ suukoopa- 161
„ suukoopa seinavälised 162
„ suulae 161
„ sülje- 162
„ tarsaal- 139
„ tubuloossed 24
näärme-epiteel 20, 23
näärmemagu 206
näärmemao nõre 258

obturatooriusnärv 564
Oddi sfinkter 248
oimuluud 88
oimusagar 569
oksendus 228
oksüdatiiv-reduktiivsed fermendid 238
oksühemoglobiin 309
oksütotsiin 505, 520, 530, 534
olfaktoorne närv 265
oligodendrotsüüdid 43
onkomeeter 358
ontogenees 488
oolemm 430
ootsüüdid 424, 470, 471
orienteerumisrefleks 598
orgaanilised ühendid 48
organ 63
organi asendid: eksternne 63
„ „ internne 63
„ „ profundne 63
„ „ superfitsiaalne 63
organipreparaadid 529
organismide keemiline koostis 44
organite anatoomilised reservid 70
„ ehituse muutused 68
„ ehitusprintsiip 63
„ füsioloogilised reservid 68
„ süsteem 63
„ talitluse ealised muutused 68
„ „ sesoonsed muutused 68
„ „ tsüklilised muutused 68
organi värat 66
organogeneesistaadium 485
ossifikatsioonitsenter 76
osteoloogia 64
osteomalaatsia 366
osteon 35, 74
osteoporoos 366
osteotsüüt 34, 36
otsaju 564

otsene kalorimeetria 393
otsmikuluu 88
otsmikusagar 569
otsmiku-urge 94
ovariaalfolliikul 430
ovarioektoomia 544
ovulatsioon 453
ovulatsiooni lohk 432
ovuleerumine 432

paaritumisrefleks 467
paaritussesoon 461
paaritu veen 197, 340
paindepinnad 81
paljasväljakud 150
paljunemine sugulisel teel 424
paljunäsalised sileneerud 415
paljurebulised munarakud 472
pankreas 202, 210
pankrease abijuha 202
„ kesksagar 202
„ lipaas 202
„ pea 202
„ parem sagar 202
„ peajuha 202
„ saba 202
pankreasesaared 202, 525, 537
pankrease sekretoorne talitlus 246
„ sekretsiooni neurokeemiline faas 247
„ sekretsiooni reflektoorne faas 247
„ vasak sagar 202
pankreosümiin 530
pantoteenhape 385, 388
papillaarkeha 136
papillaarkiht 136
papillid 164
„ leht- 164
„ maitsmis- 164
„ mehaanilised 164
„ seen- 164
„ vall- 164
parabioos 529
parabronhid 277
paralüüs 125
para-amiinbensoehape 385
parasümpaatiline närvisüsteem 573
parasümpatikotoonia 580
parathormoon 530, 541
paratüreoidnäärmed 525, 540
parem lümfitüvi 343
parenhüüm 64, 442
parenhüümtsoon 430
parietaalpind 63
parietaalrakud 178
parees 125
parootis 162
partenogenees 424, 470
passiivne immuniseerimine 313
passiivsed liikumisorganid 105
pavlovi maoke 242
pea 57
peaaju 564
peaajunärvid 571
peabronh 268, 274
pearakud 178
pea skelett 86
peenis 426, 447
peenisekavernid 449
peenisekeha 447
peenise korgaskeha 449
peenisekorkad 449
peenisepea 449
peenise sigmoidne koold 449
peenisesäär 447
peenisetipp 447
peenise valkjaskest 449
peensool 159, 188
peensoole liigutused 231
peksluukene 101
pektoraallihas 116
pendelliigutused 231, 260
pepsiin 239, 243, 258
pepsinogeen 239, 243
peptoonid 55, 243
perikard 330
perikonder 32
perilümf 626
perimeetrium 437
perimüüsium 107
perineum 218
perineurium 555
periodontsium 166
perioodiline kollaskeha 433
periorbiit 618
periost 76
peristaltilised liigutused 231, 260
peritoneaalõõs 212
peritoneum 66, 211, 212
pesakonnaviljakus 496
pessimum, ärrituse 125
Peyeri naastud 315
pidevalt polüöstrilised loomad 462
pidev teetanus 124
pidurdusprotsess 599
pidurdusprotsesside irradiatsioon 602
„ kontsentratsioon 602
„ vastastikune induktsioon 602
piim 513
piima alveolaarne osa 520
„ ejektsioon 520
piimahambad 167
piimajuhad 508
piimakanalid 508
piima moodustumine 518
„ tsisternaalne osa 520
„ varumine udaras 519
„ väljutamine udarast 520

piirdeluu 98
piirdeservad 151
piirdevagu 151
piklik aju 564, 565
pilaarkiht, kooriumi 136
pilkkõhred 267
pimetähn 617
pindluu 101
pirnsagarad 568
pisaraaparaat 618
pisarajuhad 618
pisarajärv 618
pisarakott 618
pisaraluud 89
pisaranäsa 618
pisarapunktid 618
pituitriin 534
plasmarakud 28
plastiline toonus 132
platsenta 262, 489, 491, 525
„ endoteliokoriaalne 493
„ epiteliokoriaalne 492
„ hajutatud ehk difuusne 491
„ hemokoriaalne 493
„ hormonaalne talitlus 545
„ hulgihatikuline ehk multipleksne 491
„ ketas- 491
„ kontakt- 491
„ päris- 491
„ sündesmokoriaalne 492
„ vööde- 491
„ ülesanded 493
platsentaalid 491
platsentoomid 437, 491
pletüsmograaf 358
pletüsmograafia 358
pleura 66, 278
pleuravedelik 279
pleuraõõs 278
plokinärv 571
plokk 80
poikilotermsed loomad 403
polaarne juhtivus, närviraku 581
polotsüüt 473
polüfaasilise unega loomad 604
polünodoosne lümfisüsteem 316
polüpeptiidid 55
polüsahhariidid 49, 50
polüuuria 420
poolringkanalid 625
portaalringe 200, 335
portaalveen 197, 200, 342
positiivne induktsioon 603
premolaarid 169
pressoorsed refleksid 355
prevertebraalganglionid 574
primaarne bronh 274
„ viljakus 496
primaarsed folliikulid 430
„ meelerakud 552
„ sugutunnused 424
primitiivorganid 485
primordiaalne skelett 75
profaas, mitoosi 16
profermendid 238
progesteroon 425, 433, 530, 531, 544, 545
projektsioonikiud 571
proktodeum 209
prolaan 533
prolaktiin 519, 530, 533, 544
pronkstõbi 536
proopria 68
proprioretseptorid 551
protamiinid 54
proteiidid 53, 54
„ fosfor- 54
„ glüko- 54
„ kromo- 54
„ nukleo- 54
proteiinid 52, 54
„ sklero- 54
proteinaasid 238
protenoidid 54
proteoosid 243
protrombaas 306
proöstrum 428, 462
psoaslihas 118
pterüülid 150
ptüaliin 239, 241
puberteet 427
puberteediperiood 11
pudendaalnärv 564
pugu 206
puguseede 257
puhverlahused 305
pulmonaalarter 274, 337
pulp 64
pulsirõhk 353
pulss 357
punalibled 297
punaliblede maksimaalne osmootne resistentsus 308
„ minimaalne osmootne resistentsus 308
punane hobune 147
punane pulp 323
punatuum 567
punaüdi 324
pupill 615
purihambad 167
„ hõõrumistüübilised 223
puristus 284
Purkinje kiud 39, 333
puusaluu 98
puusanukk 99
P-vitamiin 385
põhiainevahetus 400

põhiainevahetuse määramise tähtsus 403
„ suhe keha välispinnaga 402
põimik, Auerbachi 198
„ Meissneri 198
põisiknäärmed 447
põllumajanduslindude ulukeellased 9
põllumajandusloomade mõiste 5
„ seeme 475
„ ulukeellased 9
põlvekeder 100
põndapealis 80
põnt 80
põrgad 64
põrn 210, 321
„ depoo- 322
„ immuniseeriv 322
põrna dorsaalne ots 321
„ kaudaalne serv 321
„ kraniaalne serv 321
„ pulp 323
„ trabeekulid 322
„ ventraalne ots 321
„ värat 321
põrnad, siinus- 323
„ siinusteta 323
põsed 161
päkapadjand 154
päraluu 99
päraluukaar 99
päraluunukk 99
päramiste väljutamine 495
päranipp 102
päranipunääre 139, 150
pärasool 188
pärgsoonestik 329
päriskiht 159, 196
pärismagu 174
pärismao liigutused 228
pärisnahk 134
pärissoonkest 615
pärissõõre 264
põiaarterid 342
põialuud 101
pöörajanärv 571
pöörel 80
„ kolmas 100
„ suur 100
„ väike 100
pügostüül 102
püloorus 175
püramiidid 565
püramiidide ristus 565
püridoksiin 385, 388
püsisoojased loomad 404

radiaalnärv 563
rahhiit 366
rakk 12
rakkudevaheline aine 18
rakkudevahelised sillakesed 20
rakud, ependüümi- 43
„ glia- 43
„ kambiaalsed 28
„ kõrval- 178
„ mikroglia- 43
„ närvi- 40
„ pea- 178
„ parietaal- 178
„ plasma- 28
„ rasva- 28
rakukeha 12
rakuelu kestus 13
„ kuju 13
„ organoidid 13
rakurasv 376
raku sisaldised 15
„ suurus 13
rakuterritoorium 32
rakutsenter 13
randmeluud 96
rangluualune arter 338
Ranvier' soonised 42
rasvad 51
rasvade ainevahetus 373
„ imendumine 253
rasvarakud 28
rasvik 212
rasvkude 30
„ kõhukelmealune 31
„ nahaalune 31
„ rinnakelmealune 31
„ rinnaku- 31
„ silmakoopa 31
„ skrotaal- 31
„ vaagna 31
ratasliiges 81
raud 368
raudjas 147
raukumisperiood 11
rebukott ehk rebupõis 488
rebutael 453
reetina 617
„ optiline osa 617
refleks 549, 551
refleksid, toonilised 125
refleksikaar 549
refleksitsentrumid 580
refleksitsentrumite ainevahetus 583
„ koordinatsioon 584
refraktaarsusperiood 122
„ absoluutne 122
„ relatiivne 122
reieluu 100
reie nahanärv 564
reie-põlvekedra liiges 101
reie-sääre liiges 101
Reissneri membraan 627

rejektsioon 226
rektum 188
rekurrensnärv 268
relaksatsioonistaadium 123
relatiivne faas 122
remastikatsioon 226
reproduktsioonitsükkel 427
resonatoorne kuulmisteooria 627
resorptiivne seedeorganite talitlus 219
resorptsioon 252
respiratoorne anoksüa 295
retikulaarkiht 136
retikulaarkude 25
retikuliinkiud 26
retikuloendoteliaalsüsteem 29, 312, 314
retraktsiooniõhk 283
retroperitoneaalne 218
retseptor 549, 551, 612
retsipient 310
riboflaviin 385, 388
rind 57
Ringeri lahus 304
rinnaaort 338, 340
rinnajuha 326, 343
rinnaimetid 501
rinnak 84
rinnakelme 278
rinnakelmealune rasvkude 31
rinnakorv 84
rinnakukeha 84
rinnakupide 84
rinnakurasvkude 31
rinnakuroided 84
rinnalülid 84
rinnavõõtme luud 95
rinnaõõs 57, 278
ripproided 84
ripskeha 615
ripsmed 617
ristluu 85
ristluu-niudeluu liiges 101
ristluunukk 99
ristluupõimik 563
rodopsiin 621
roe 233
„ soole- 260
„ umbsoole- 260
roided 84
„ kaare- 84
„ rinnaku- 84
„ ripp- 84
„ vallas- 84
roidekõhr 84
roidekõbruke 84
roidepeake 84
roiete arv 83
roietevahelised arterid 340
rombaju 564
romblihas 116
roojamine 233
roojamiskeskus 235
ruminatsioon 226
rõhk, intratorakaalne 282
rõhitus 228
rübiliiges 81
rütmilised segmentatsioonid 231

sabalülid 85
sabasagar 198
sagarik 65
sahharaas 249
sahkluu 89
sakiline teetanus 124
sakraalpõimik 564
salguke 146
salivatsioonikeskus 242
sammukäik 120
sangviiniline närvitüüp 606
sapikapillaarid 200
sapi moodustumine 248
sapipõiejuha 201
sapipõie kael 201
„ keha 201
„ põhi 201
sapipõis 201
sapi ühisjuha 201
sapp 200, 247
sarnaluud 89
sarkolemm 38
sarkoplasma 37, 38
sarved 157
sarvejuur 157
sarvekeha 157
sarvepügalad 157
sarvetipp 157
sarvkabi 150
sarvkest 614, 615
sarvkiht 134
sarvkiilud 153
sarvnaastud 154
sarvsein 150
sarvtald 153
sarvtalla keha 153
sarvtohl 157
sarvääris 150
Schwanni tupp 42
seedeensüümid ehk seedefermendid 235, 238
seedefüsioloogia 218
seedekanal 159
seedekanali alaosade maht 178
„ „ pikkus 178
„ bakterid 250
„ ekskretoorne talitlus 255
„ innervatsioon 197
„ lisaorganid 160
„ osatähtsus ainete ringkäigus 255

seedekanali sein 159
„ verevarustus 197
seedenõred 235
seedenäärmed 235
seedeorganite mehaaniline talitlus 222
„ sekretoorne talitlus 235
„ süsteem 159
seedesüsteemi talitlus 218
seedimine 218
„ bakteriaalne 250
„ eesmagudes 220
„ fermentatiivne 219
„ jämesooles 222
„ lindudel 256
„ mehaaniline 219
„ mikrofaunaline 250, 251
seeduv energia 397
seeme, hõre 475
„ keskmise tihedusega 475
„ tihe 475
seemendus, emaka- 468
„ kunstlik 468
„ loomulik 468
„ tupe- 468
„ uteriin- 468
„ vaginaal- 468
seemnearterid 342
seemnejuha 426, 444, 446
„ ampull 446
seemnekehakesed 424, 473
seemnekehakeste säilivus 476
seemneplasma 474
seemnerakud 474
seemnetorukesed 442
seerum 306
seesamluud 97, 110
seesmine hingamine 262
„ pidurdus 601
seganärvid 561
segmentatsioonid, rütmilised 231
sekretiin 247, 530
sekretoorne seedeorganite talitlus 219
sekretoorsed närvid 554
seksuaalne matuursus 11
seksuaalrefleksid 467
sekundaarbronh 274
sekundaarne viljakus 496
sekundaarsed folliikulid 430
„ sugutunnused 424
sekundaarsõlmekesed 316
seljaaju 558
„ juhtetalitlus 586
„ juhteteed 586
„ reflektoorne talitlus 585
„ tsentraalkanal 558
selgroog 81
selgrookanal 81
selgroolüli 81
serooskest 66, 159, 185, 187, 196
Sertoli rakud 442
sesoonselt monöstrilised loomad 461
„ polüöstrilised loomad 461, 462
sfääriline aberratsioon 620
sfügmograaf 357
sfügmogramm 357
sidekude 25
„ interlobulaarne 65
„ intralobulaarne 65
„ intraparenhümatoosne 65
„ kohev 25, 29
„ retikulaarne 29
„ tihe 25, 29
side, kuklatagune 85
sidemed 81
„ eesjäsemete 98
„ kollateraal- 98
„ tagajäsemete 101
„ volaar- 98
sigimistsükkel 427
signaalid 592, 594
signaalisüsteem, esimene 597
„ teine 597
siinuskäik 265
siinuspõrnad 323
siinussõlm 333
siinusteta põrnad 323
silelihaskoe talitlus 131
silelihaskude 37
silm 613
„ dioptrilise seadisena 619
silma akommodatsioon 619
„ analüsatoorne talitlus 621
„ anomaaliad 620
silmakoobas 614
silmakoopa rasvkude 31
silmalaud 617
silmaliigutajanärv 571
silma lisaorganid 613, 617
silmamuna 613, 614
silma retseptoorne talitlus 621
silma sidekest 617
sirgside 102
sirutuspinnad 81
sisekest 66
sisekõrv 625
„ luuline 625
„ membranoosne 625
sisekõrva esik 625
„ poolringkanalid 625
„ tigu 625
sissehingatava õhu koostis 289
skeleti jaotus 77
skeletiluud 77
skeletisüsteem 72
skelett, kere 81
„ lindude 102
„ primordiaalne 75
skleera 615

skrootum 426, 450
skrotaalrasvkude 31
soikuv munarakk 430
solaarpõimik 576
somaatiline lihaskude 38
„ mesoderm 485
somatopleura 485
somiidid 487
soojuse lahkumise füüsikalised teed 408
soojuseregulatsioon, füüsikaline 406
„ keemiline 406
soojuse taseme regulatsioon 405
soolade imendumine 254
soolanälg 365
soolehatud 196
soolekopad 192
soole lihaskest 194
„ limaskest 194
soolenaastud 196
soolenõre 248
soolepaelad 192
soolepigi 235
sooleroe 260
sooleseede 220
soolhape 258
sool, jäme- 188, 192
„ jämekäär- 192
„ kaksteistsõrmik- 188
„ kesk- 188
„ käär- 188, 192
„ niude- 188, 189
„ peen- 188
„ pära- 188
„ taga- 188
„ tühi- 188
„ umb- 188, 192
soolkanal 187
soolkanali histoloogiline ehitus 194
soolte keskmed 212
soonepõimikud 567
soonkest 615
sperma 474
spermaatikusnärv 564
spermatiidid 444
spermatogoonid 444
spermatotsüüdid 444
spermatozoidid e. spermid 444, 474
spermatozoidide eluvisadus 476
spermiogenees 444
spetsiaalne meelerakk 552
spetsiifilis-dünaamiline toime 403
spinaalganglion 561
spinaalloom 585
spinaallihased 111
spinaalne šokk 585
spinaalnärvid 561
spiraalkanal 626
spiraalkurd 184
splanhnikusnärv 576
splanhniline mesoderm 485
splanhnoloogia 64
splanhnopleura 485
spongioosa 72
spontaanne ovulatsioon 453
Stanniuse ligatuur 347
statodünaamilised lihased 106
steapsiin 202, 239
steriidid 52
stigma 453
strooma 65
struuma 540
subduraalõõs 557
subskapulaarnärvid 563
subkapsulaarõõs 417
subkuutis 134, 138
submukooskiht 68, 159, 196
submukoosne põimik 574
subserooskiht 68
substants, interterritoriaalne 32
substraadid 237
substraadispetsiifika 237
suguhormoonid 543
sugukaksiklased 424
sugukübsus 11
sugunäärmed 424, 425, 525, 543
suguorganid 424
sugurakud 470
suguteed 425, 433
sugutunnused, primaarsed 424
„ sekundaarsed 424
suhkrud 49
suhkurdiabeet 537
sulelaba 150
suleputk 150
suleroog 150
suletüvik 150
suleväljakud 150
sulgeliistud 20
sulg, hoo- 150
„ kontuur- 150
„ tüür- 150
„ udu- 150
sulglihased 106
supraskapulaarnärv 563
suprarenaalnäärmed 525, 534
suprasülviuse vagu 569
surnud ruum 284
sutuur 80
suukoobas 159, 160
„ päris- 160
suukoopa esik 160
suulaeluud 90
suulagi, kõva 160, 161, 265
„ pehme 160, 161
suunurgad 160
suupilu 160

suur kuklamulk 91
suuseede 219, 257
sõelluu 87
sõrad 156
sõraluu 98
sõrgatsiluu 98
sõrgatsinaastud 154
sõrmuskõhr 267
sõudjalad 60
sõõrmed 264
säsiollus 65, 541
säsiväädid 316
säuguke 146
säuk 146
sääreluu 100
sääreluuarter 342
sääreluuhari 101
söögitoru 159, 172, 174, 206
„ kaelaosa 172
„ kõhuosa 172
„ rinnaosa 172
söögitorumandel 206
süda 326, 330
südame blokaad 347
„ ekstrasüstool 348
„ erutusjuhtesüsteem 39, 333, 347
„ kaal 335
„ kiirendajanärv 351
südamekojad 330
südamekõrvad 330
südame lihaskude 39
„ lõtvumisfaas 346
„ löögiindeks 350
„ löögimaht 350
„ minutimaht 350
„ minutisagedus 349
südamepaun 330
südame pingumisfaas 344
„ plastilisus 335
„ refraktaarne faas 348
südamesagar, kopsude 268
südame talitlus 344
„ talitluse neuraalne regulatsioon 350
„ talitluslik automaatsus 346
„ tetaniseerimatus 348
südametoonid 346
südame tsükkel 344
„ tugevdajanärv 351
„ tühjumisfaas 346
südame-vahelihase sagar, kopsude 272
südame vatsakesed 333
südameveenid 338
sügoot 424, 471, 477
sülg 240
süljeeritus 240
sülje kogus 240
süljenäärmed 160, 162
sülviuse vagu 569
sümogeenid 238
sümpaatikusetüvi 574
sümpaatiline närvisüsteem 573
sümpatiin 536, 580
sümpatikotroopsed ained 580
sümpatomimeetiline aine 536
sümplastid 18
sünapsid 581
sünartroos 80
sündesmokoriaalne platsenta 492
sündesmoos 80
sünergistid 107
sünkondroos 80
sünnitus 494
„ ajaline 494
„ enneaegne 494
„ üleaegne 494
sünnituse eelstaadium 494
„ laienemisstaadium 494
„ väljutamisstaadium 494
sünnitusviljakus 496
sünoovia 81
sünostoos 80
sünoviaalpaunad 109
sünoviaaltuped 110
sünsarkoos 80
süsivesikud 49
süsivesikute ainevahetus 371
„ imendumine 254
süstikluu 98
süstool 344
süstoolne kiirus, verevoolu 355
„ rõhk 353
„ toon 346

Šumljanski-Bowmani kihn 417

tabelandmed kõhuorganite topograafilisest asendist 214, 215
tabelandmeid põllumajandusloomade östraaltsükli kohta 463
tagaaju 564
tagaaju talitlus 587
tagajäsemete lihased 118
„ liigesed 101
„ luud 98
„ lümfisõlmed 319
„ sidemed 101
tagakõhupiirkond 212, 217
tagakõhu põimik 576
tagapurihambad 169
tagasagar, hüpofüüsi 531
tagasool 188
tagasõõrmed 265
tagavööde 98
talbväät 559
talitluslik plastilisus 70

talitluste kortikalisatsioon 593
„ lokalisatsioon suuraju koores 609
tallanukid 153
tarsaalnäärmed 139
tasakaalukad elavad tüübid 607
„ rahulikud tüübid 607
tasakaalutud tüübid 606
tasakaalutähnid 629
teed loomade viljakuse tõstmiseks 499
teeka 430
teetanus, pidev 124
„ sakiline 124
teine signaalisüsteem 597
teleretseptorid 551, 613
telgniit 41
telofaas 17
temperatuur, indiferentne 401
teojuha 626, 627
teotelg 626
termoregulatsioon 404
termoregulatsiooni keskused 411
termostaatiline kiht, naha 136
tertsiaarbronhid 277
tertsiaarsed folliikulid 430
testosteroon 467, 531
tetaania 541
tetaaniline kontraktsioon 124
Thiry-Vella fistul 248
tiamiin 385, 388
tibiaalnärv 564
tigroidollus 40
tigu 625
tiguaken 624
tiib 80
tiiblihas 110
tiibluud 90
tiinus 480
tiinuse kestus 482
tiinuskollaskeha 433
tiinus, latentne 483
tiivad 60
tikkelluud 97
tingelised refleksid 592, 593, 596
tingetud refleksid 594
tingimused lihaste optimaalseks tööks 129
tippsagara bronhid 268
tiuratsiil 540
toidu kulgemise aeg seedekanalis 234
toiduvõtt 222
„ lindude 256
toidu üleminek maost soolde 229
toimespetsiifika, fermentide 237
toitearter 338
toitkört 221
toitumine, hemotroofne 500, 517
„ histiotroofne 500
„ laktotroofne 500, 517
toitumistsentrum 260
tonofibrillid 20
tonsillid 172, 315
toonilised refleksid 125
topograafilised mõisted 60, 61
torakaalnärvid 563
torakolumbaalne närvisüsteem 573
traav 120
trabeekulid 64
trapetskeha 566
treeningu tagajärjed 128
trefoonid 18
trofoblast 485
tromb 307
trombaas 306
trombokinaas 307
trombotsüüdid 300
troofilised närvid 554, 590
trummiastrik 626
trummikile 624
trummikoobas 88, 624
trüpsiin 202, 239, 246, 260
trüpsinogeen 239
tsellulaarne immuunsus 313, 314
tsellulaas 50, 239, 250
tselluloos 50
tsentraalkanal 558, 559
tsentraalluu 101
tsentraalveen 343
tserebrosiidid 52
tserebrospinaalne närvisüsteem 572
tsirkulatoorne anoksüa 295
tsirkulatsiooniorganid 326
tsirkuleeriv veri 302
tsütoplasma 12
tubuloossed näärmed 24
tugeva närvitüübiga loomad 606
tugikoed 19, 25
tupe-esik 425, 438
tupeseemendus 468
tupp 425, 438, 456
tuppjätke 212
tuum 12, 15
tuumakest 16
tuumamahl 16
tuumamembraan 16
tuumavõrk 16
tähtganglion 576
täiskasvanuperiood 11
tärklis 50
tühimik 217
tühisool 188
türeoidnääre 525
türeotroopne hormoon 530, 533
türoksiin 530, 538, 540
Türoode lahus 304
tütartähtede staadium 17
tüümus 525, 541

tüürsulg 150

udar 425, 500
udara alveoolid 503
„ ehitus 501
„ involutsioon 507
„ närvid 510
„ talitlus 510
udaratsistern 508
udaraveerandid 501
udara veresooned 510
„ viimasüsteem 503, 508
udusulg 150
uitnärv 197, 268, 572, 574
ulnaarnärv 563
umbsool 188, 192, 209
umbsoole keha 192
„ pea 192
umbsooleroe 260
umbsoole tipp 192
unearterid 340
uni 604
universaalne doonor 311
„ retsipient 311
uretraalsibul 449
urge 80
uriin 420
„ esmane 417, 421
uriini kogus 420
„ koostis 420
„ moodustumine 421
„ viimasüsteemi talitlus 423
urineerimistsentrum 423
urkekäik 265
urodeum 209
urogenitaalkurd 446
ute laktatsioon 524
uteriinseemendus 468

vaagen 57
vaagnafastsia 212
vaagna laiside 101
vaagnaliidus 98
vaagnanärv 197
vaagna rasvkude 31
vaagnavööde 95
vaagnaõõs 57, 217, 218
vaagus 574
vabad närvilõpmed 552
vabaliiges 81
vabalt higistavad loomad 141
vaginaalseemendus 468
vaginaalõõs 442
vagotoonia 580
vagotroopsed ained 580
vagu 80
vaguneerud 415
vahad 52
vahe-ainevahetus 363
vaheaju 564, 567
vaheaju talitlus 590
vahehammas 169
vahekiiruluu 87
vahelihas 114, 207, 210
vahelõualuud 89
vahetusenergia 397
valge hobune 147
valgelibled 297
valgeollus 65
valge pulp 323
valgeviirg 152
valgu bioloogiline väärtus 378
valgud 52
„ mittetäisväärtuslikud 378
„ täisväärtuslikud 378
valguosa, munajuha 455
valkude ainevahetus 376
„ imendumine 253
„ osatähtsus organismide resistentsuses 382
„ vahepealsed lõhustusproduktid 55
valkpuhver 305
vallasroided 84
valverefleksid 589
varbaarterid 340, 342
varbaluud 97, 101
varikiht 491
vasar 88
vask 368
vaskuloostsoon 430
vasomotoorne tsentrum 359
vasomotoorsed närvid 554, 590
vasopressiin 359, 530, 534
vastsündinuperiood 11
vats 180, 181
vatsa alasopp 181
vatsahatud 182
vatsapiidad 181
vatsa umbsopp 181
vatsa-võrkmiku avaus 182
vatsa ülasopp 181
veen, maksa kesk- 200
„ „ tsentraal- 200
„ paaritu 197
„ portaal- 197, 200
veenid 326, 329, 340, 342
„ maksa- 197
vee imendumine 254
veevahetus 369
vegetatiivne närvisüsteem 572
ventraalne sammas 559
venüülid 326
vere füüsikalised omadused 303
„ hüübimine 306
„ kaitsereaktsioonid 311
„ keemiline koostis 305
„ kogus 302
vereliblede arv 298
„ settimise kiirus 308

vereliblede suurus 298
vereloomeorganid 314
vere osmootne rõhk 303
vereplasma 297
vere ringimisaeg 356
vererõhk 352
„ keskmine 353
vererühmad 309
vereseerum 297
veresooned 335
veresoonte talitlus 352
„ toonus 358
veresuhkur 306
veretransfusioon 310
vere viskoossus 303
verevoolu kiirus 355
„ pidevus 352
vere vormelemendid 297
„ ülesanded 300
veri 297
„ depoo- 302
„ tsirkuleeriv 302
vertebraalganglionid 574
vertikaalsed refleksid 551
vesi 46
vesivedelik 614
vestibulaaraparaat 628
viimajuhakesed 444
viimakäigud 508
viimasooned 317
viljakus 496
„ pesakonna- 496
„ primaarne 496
„ sekundaarne 496
„ sünnitus- 496
„ võõrutus- 496
viljastumispaik 426
viljastus 424, 470, 477
villikiniin 530
villkarvad 145
viskemagu 183
vistseraalpind 63
vistseromotoorsed närvid 554
vitamiinid 219, 384
„ rasvas lahustuvad 385
„ vees lahustuvad 385
vitaminoloogia 385
volaarsidemed 98
Volkmanni kanalid 36
võik 147
võrkmik 180, 182
võrkmikuliistud 182
võõrutusviljakus 496
väherebulised munarakud 472
väikeaju 566
välimine ülalõuaarter 340
väline hingamine 262
„ pidurdus 600
väliskuulmekäik 624
väliskõrv 624
väljahingatava õhu koostis 289
väratiringe 335
väratiringe veresooned 342
värativeenid 342
värvipimedus 622
vääntoruke 417
väätkeha 565
võõdeplatsenta 491
võõtlihaskude 38

õhukapillaarid 277
õhu koostis, sissehingatava 289
„ „ väljahingatava 289
õhukotid 171
õlaliiges 95
õlaluu 95
õlavarrepõimik 563
õrnkelme 557
õrnväät 559
õõnestised 217

ärrituse optimum 125
„ pessimum 125

östraalperiood 461
östraaltsükkel 428
östraaltsükli muutused 464
östradiool 544
östriool 544
östrogeen 530, 531
östrogeenid 425
östrogeensed ained 545
„ hormoonid 544
östroon 432, 467, 544
östrum 428, 462

üdiõõs 72
üksikfolliikulid 315
ülakõrge 265
ülalaug 617
ülalõualuud 89
ülalõuaurge 94
ülanokk 205
üldine ainevahetus 365
üleaegne sünnitus 494
üleminekuepiteel 22
ülepiiriline pidurdus 600

SISUKORD

Lk.

Eessõna 3

Üldisi andmeid põllumajandusloomadest 5

Kodu- ja põllumajandusloomade mõiste 5
Põllumajandusloomade ja -lindude ulukeellased 9
Kodustamise ehk domestikatsiooni tulemused 9
Loomade individuaalse arenemise perioodid 9

Loomorganismis esinevate koe-elementide, kudede ja keemiliste ainete rühmade iseloomustus; topograafilised mõisted ja organite ehitusprintsiip 12

Koe-elementid 12
Rakk 12
Elusaine mitterakulised vormid 18
Loomorganismi koeline koostis 18
Kudedest üldiselt 18
Epiteelkoed 19
Tugikoed 25
Sidekude 25
Rasvkude 30
Kõhrkude 32
Luukude 34
Lihaskoed 37
Närvikude 40
Loomorganismi koostisse kuuluvad elemendid 43
Organismide keemiline koostis 44
Vesi 46
Mineraalained 47
Orgaanilised ühendid 48
Süsivesikud 49
Rasvad ja lipoidid 51
Valgud 52
Loomade väliseid erinevusi inimesega võrreldes 55
Kehaosad ja nende topograafiline jaotus 57
Topograafilised mõisted 60
Organite ehitusprintsiip 63
Organite ehituse ja talitluse ealised, sesoonsed ja tsüklilised muutused 68
Organite anatoomilised ja füsioloogilised reservid 70

Skeletisüsteem 72

Skeletist üldiselt 72
Luude seostumise vormid 80
Kere skelett 81
Kere skeleti liigesed ja sidemed 85
Pea skelett ehk kolju 86

Lk.
Ajukolju luud 86
Näokolju luud 89
Kolju tervikuna 90
Jäsemete skelett 95
Eesjäsemete luud 95
Eesjäsemete liigesed ja sidemed 98
Tagajäsemete luud 98
Tagajäsemete liigesed ja sidemed 101
Lindude skelett 102

Lihaste süsteem 105

Skeleti lihastest üldiselt 105
Pea lihased 110
Kere lihased 111
Selgroolihased 111
Rinnakorvi- ehk hingamislihased 114
Kõhulihased 115
Eesjäsemete lihased 116
Tagajäsemete lihased 118
Lindude lihastest 119
Liikumistüübid ehk allüürid 120
Lihaste omadused 121
Lihaste kontraktsioon 122
Lihaste toonus 125
Lihaste jõuallikad ja lihaste töö 127
Lihaste väsimus 128
Tingimused lihaste optimaalseks tööks 129
Lihastiku talitluslik seos teiste organisüsteemidega 129
Hobuse veotöö iseloomustus 130
Silelihaskoe talitlus 131

Keha väliskate 133

Nahk 133
Rasunäärmed 139
Higinäärmed 140
Karvad 142
Hobuse värvused 147
Naha ehituse sesoonsed muutused 148
Nahk teiste organite talitluse mõjustajana 149
Lindude väliskate 149
Hobuse kabi 150
Sõrad 156
Kabja ülesanded ja kabjamehhanism 156
Sarved 157

Seedeorganite süsteem 159

Seedeorganitest üldiselt 159
Suukoobas 160
Keel 163
Hambad 165
Kurk 170
Tonsillid ehk mandlid 172
Söögitoru 172
Magu 174
Ühekambriline magu 174
Mäletsejaliste maod 180
Eesmaod 180
Mao seina histoloogiline ehitus 185

Lk.
Soolkanal 187
Peensool 188
Jämesool 192
Soolkanali histoloogiline ehitus 194
Seedekanali verevarustus ja innervatsioon 197
Maks 198
Pankreas ehk kõhunääre 202
Lindude seedeorganid 205
Kõhuõõs 210
Vaagnaõõs 217
Seedesüsteemi talitlus 218
Seedimise ja seedefüsioloogia mõiste ning ülesanded 218
Seedeprotsesside kulgemine seedekanali alaosades 219
Seedeorganite mehaaniline talitlus 222
Roe ja roojamine 234
Seedeorganite sekretoorne talitlus 235
Fermendid ja ensüümid 237
Sülg ja süljeeritus 240
Maonõre ja selle sekretsioon 242
Pankrease sekretoorne talitlus 246
Sapp 247
Soolenõre 248
Bakteriaalne ja mikrofaunaline seedimine 250
Imendumine ehk resorptsioon 252
Seedekanali ekskretoorne talitlus; seedekanali osatähtsus ainete ringkäigus 255
Seedimine lindudel 256
Toitumistsentrum 260

Hingamisorganid 262

Hingamisorganitest üldiselt 262
Hingamisteed 264
Ninakoobas 264
Kõrisõlm 265
Kõri 267
Bronhid 268
Hingamisteede innervatsioon ja verevarustus 268
Hingamisteede talitlus; nende ehituse kohanemine funktsiooniga 270
Kopsud 272
Lindude hingamisorganite erinevusi 274
Rinnaõõs 278
Kopsude talitlus ehk väline hingamine 279
Hingamisliigutused 281
Surnud ruumi osatähtsus kopsude õhuvahetuses 284
Hingamisteede kaitsereфleksid 284
Kopsude ventilatsioon lindudel 285
Hingamisliigutuste regulatsioon 285
Hingamisorganite talitluslik seos teiste organitega 288
Kopsudes toimuv gaaside vahetus 289
Sisse- ja väljahingatava õhu koostis 289
Alveolaarõhu koostis 290
Gaaside vahetus alveolaarõhu ja vere vahel 290
Gaaside sidumine veres 292
Hapniku sidumine ja vabanemine veres 292
Süsihappegaasi sidumine ja vabanemine veres 294
Hapnikuvõlgnevus 294
Anoksüa 295

Lk.

Veri 297

Vere morfoloogiline koostis 297
Vere põhilised ülesanded 300
Vere kogus 302
Vere füüsikalised omadused 303
Vere keemiline koostis 305
Vere hüübimine 306
Erütrotsüütide ehitus, koostis ja talitlus 307
Hemoglobiin 308
Vererühmad 309
Vere kaitsereaktsioonid 311
Lümf 313

Vereloomeorganid 314
Epiteelialused lümfotsütaarsed moodustised 315
Lümfisõlmed 316
Põrn 321
Luuüdi 324

Tsirkulatsiooniorganid 326

Üldine iseloomustus 326
Süda 330
Südame erutusjuhtesüsteem 333
Südame kaal ja plastilisus 335
Veresooned 335
Kopsuringe veresooned 337
Keharinge veresooned 338
Väratiringe veresooned 342
Lümfisooned 343
Südame talitlus 344
Südame tsükkel 344
Südametoonid 346
Südame talitluslik automaatsus 346
Südame tetaniseerimatus, refraktaarne faas ja ekstrasüstool . 348
Südame minutisagedus 349
Südame süstoolne ehk löögimaht 350
Südame talitluse neuraalne regulatsioon 350
Veresoonte talitlus 352
Verevoolu pidevus 352
Vererõhk 352
Verevoolu kiirus 355
Pulss 357
Pletüsmograafia 358
Veresoonte toonus; selle alalhoid ja muutumine 358
Lümfi moodustumine ja vool 361

Ainevahetus 362

Üldine iseloomustus 362
Mineraalainete vahetus 365
Vee-ainevahetus 369
Süsivesikute ainevahetus 371
Rasvade ainevahetus 373
Valkude ainevahetus 376
Maksa talitlus 382
Vitamiinid 384
Antibiootikud 389
Energia- ja gaasivahetus 391

Lk.
Gaaside vahetuse suurus 397
Põhiainevahetus 400
Kehatemperatuur ja selle regulatsioon 403
Soojuse taseme regulatsioon 405
Füüsikaline soojuseregulatsioon 406
Keemiline soojuseregulatsioon 410
Termoregulatsiooni keskused 411

Kuseorganid 412

Üldine iseloomustus 412
Neerud 413
Kuseteed 417
Kuseorganite talitlus 418
Uriini koostis ja kogus 420
Uriini moodustumine 421
Kuseerituse regulatsioon 422
Uriini viimasüsteemi talitlus 423

Suguorganid 424

Suguorganitest üldiselt 424
Emassuguorganid 429
Munasarjad 429
Suguteed 433
Isassuguorganid 442
Munandid 442
Seemnejuha 446
Aktsessoorsed ehk lisasugunäärmed 447
Peenis 447
Munandikott 450
Lindude suguorganid ja nende talitlus 451
Munasari 451
Munajuha 454
Munajuha talitlus 456
Lindude isassuguorganid 461
Paaritussesoon 461
Innatsükkel ja innaperiood 462
Seksuaalrefleksid 467
Kunstlik seemendus 468
Sugurakud 470
Munarakud ehk ootsüüdid 471
Sperma ja spermatozoidid 474
Viljastumine 477
Tiinus 480
Loote arenemine 483
Lootekestad 488
Platsenta 491
Sünnitus 494
Viljakus 496
Teed loomade viljakuse tõstmiseks 499

Udar 500

Üldine iseloomustus 500
Udara ehitus 501
Udara talitlus 510
Piim 513
Ternespiim ehk kolostrum 517
Piima moodustumine 518
Piima varumine udaras 519

Lk.
Piima väljutamine udarast 520
Emise laktatsioon 522
Ute laktatsioon 524

Endokriinorganid 525

Üldine iseloomustus 525
Epifüüs 531
Hüpofüüs 531
Neerupealised ehk suprarenaalnäärmed 534
Pankreasesaared 537
Kilpnääre 538
Paratüreoidnäärmed 540
Harkorgan 541
Sugunäärmed ehk gonaadid 543
Platsenta hormonaalne talitlus 545
Hormoonipreparaatide kasutamine zootehnikas 546

Närvisüsteem 548

Üldine iseloomustus 548
Retseptorid 551
Närvid 554
Närvikiudude talitlus 556
Närvisüsteemi fülogeneetiline areng 556
Ajukelmed 557
Seljaaju 558
Seljaaju- ehk spinaalnärvid 561
Peaaju 564
Piklik aju 565
Ajuke ehk väikeaju 566
Keskaju 567
Vaheaju 567
Haistmisaju 568
Ajumantel 569
Peaajunärvid 571
Närvisüsteemi vegetatiivne osa 572
Närvisüsteemi vegetatiivse osa talitlus 577
Refleksitsentrumid ja nende omadused 580
Refleksitsentrumite koordineeritud talitlus 584
Seljaaju reflektoorne talitlus 585
Seljaaju juhtetalitlus 586
Tagaaju (pikliku aju ja ajusilla) talitlus 587
Ajukese talitlus 588
Keskaju talitlus 589
Vaheaju talitlus 590
Akad. I. P. Pavlovi õpetus närvisüsteemi troofilisest talitlusest . . 590
Kõrgem närvitalitlus 591
Suuraju koore talitlusest üldiselt 591
Tingelised refleksid 593
Pidurdusprotsess 599
Erutus- ja pidurdusprotsesside irradiatsioon, kontsentratsioon ning vastastikune induktsioon ajukoores 602
Uni 604
Närvitalitluse tüübid 605
Ajukoore dünaamiline stereotüüp 608
Talitluste lokalisatsioon suuraju poolkerade koores 609

Analüsaatorid ehk meeleorganid 612

Üldine iseloomustus 612
Silm 613

Lk.
Silmamuna 614
Silma lisaorganid 617
Nägemisanalüsaatori talitlus 618
Nägemisanalüsaatori talitluslikke omapärasusi üksikutel põllumajandusloomadel 622
Kõrv 623
Väliskõrv 624
Keskkõrv 624
Sisekõrv 625
Maitsmisanalüsaator 629
Haistmisanalüsaator 632
Aineregister 634

Техвер Юлиус Тынисович

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

На эстонском языке

Эстонское Государственное Издательство
Таллин, Пярнуское шоссе, 10

•

Toimetaja A. Kruus

Tehniline toimetaja H. Kohu

Korrektorid M. Juske ja H. Peel

Ladumisele antud 24. XII 1956. Trükkimisele antud 22. IV 1957. Paber 60×92, 1/16. Trükipoognaid 41,75 + 13 kleebist. Arvutuspoognaid 46,31. Trükiarv 3000. MB-02874. Tellimise nr. 4272. Trükikoda «Tartu Kommunist», Tartu, Ülikooli 17/19.

Hind rbl. 15.15

4—10

Alates 1. I 1961 ...
Hind 1 rbl. 52 kop.

Trükivead

Lehekülg, rida	On trükitud:	Peab olema:
Lk. 175, rida 4 ülalt	vistseraapinna	vistseraalpinna
„ 272, „ 2 „	moodustavad	moodustuvad
„ 565, joonise allkiri	Hobuse ajutüvi ja külgvatsakeste põhi	Peaaju anatoomilised alaosad

Tellim. nr. 4272.

A
21658
3706217

TÜ RAAMATUKOGU
1 0300 00370621 7