

Hingamine

Urmas Tartes

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

Hingamine	1
Gaasivahetuse mõiste ja olemus. Gaasivahetuse jaotamine	2
Ainevahetuse tase.....	2
Gaasivahetuse üldised printsiibid ja mehhanismid.....	5
Hingamissüsteemid	6
Gaasivahetus vees ja õhus	7
Õhukeskkonna iseloomustus.....	8
Gaasivahetus "normaalsetes" tingimustes	8
Veehingamine. Lõpused.	8
Kalade lõpusaparaat.	9
Hingamine õhukeskkonnas	10
Õhuhingamine veeloomadel	10
Gaasivahetus õhuhingajatel	12
Õhuhingamise üldprintsiibid	12
Kuivamaa eluviisile üle läinud lõpustega veeloomade hingamisorganid	12
Kopsudega hingamine.....	14
Lindude hingamine.....	15
Munade hingamine.....	17
Naha osa hingamises.....	18
Trahheedega hingamine	19
Putukate hingamine.....	21
Trahheede tööprintsiip	21
Trahheesüsteemi ehitus putukatel.....	21
Hingamise regulatsioonimehhanismid putukatel	22
Hemolümfi osa putukate gaasivahetuses	24
Adaptatsioonid keskkonna hapnikusisalduse muutumisele	24
Hapniku vähesus veekeskkonnas (hüpoksia)	24
Gaaside transport veres	25
Hingamispigmendid	26
Kohastumused hüpoksiale õhukeskkonna loomadel	28
Kõrgmäestiku mõju.....	29
Anaeroobne metabolism. Hapnikuvõla tasumine.....	30
Sõltuv ja sõltumatu hapnikutarbimise tüüp.....	30
Hapniku liig keskkonnas.....	31
Hapnikutagavarade loomine sukeldumiseks.....	33
Kohastumused hapnikutagavarade ökonoomseks kasutamiseks	33
Veeputukate hingamine	34
Temperatuuri, süsihappegaasi sisalduse, vee soolsuse mõju hingamisele.....	35
Kokkuvõte	36

Gaasivahetuse mõiste ja olemus. Gaasivahetuse jaotamine

Oksüdatsiooniprotsessid, mis kindlustavad energiaga organismide funktsioone, on seotud pideva O₂ juurdevooluga organismi ja oksüdatsiooniprotsessides tekkinud CO₂ organismist väljaviimisega ehk gaasivahetusega.

Hingamisprotsess koosneb kolmest lülist:

- 1) gaasivahetus väliskeskkonna ja hingamispinna vahel;
- 2) keha sisekeskkonna läbimine hingamisgaaside (O₂ ja CO₂) poolt lihtsa difusiooni teel (kolloidlahustes) või transportsüsteemide vahendusel;
- 3) gaasivahetus keha sisekeskkonna vedelike ja kudede vahel.

Esimest nimetatakse ka väliseks gaasivahetuseks (*external gas exchange*) ja kolmandat sisemiseks gaasivahetuseks (*internal gas exchange*). Ökoloogilisest vaatekohast lähtudes pakub suurt huvi just väline gaasivahetus, mis on eriti suures sõltuvuses keskkonnast ja selle teguritest. Samal ajal on ka teistes lülides omad spetsiifilised adaptatsioonid vastuseks keskkonnatingimuste muutustele gaasivahetuse aspektist vaadates.

Lülid 2 ja 3 toimuvad alati veekeskkonnas. Gaaside difusioon kolloidsüsteemides ei erine praktiliselt difusioonist vees. Veeloomadel toimub ka 1 lüli veekeskkonnas. Siiski. Isegi atmosfääriõhku hingavatel maismaaloomadel ei satu õhk reeglina vahetusse kontakti hingamispinnaga, vaid hingamispinna peal moodustatava veekilega. See on andnud alust formuleerida niinimetatud *Colosi paradoks*, et "hingamine toimub alati veekeskkonnas". Imetajate kopsude alveoolid alati kaetud arvestatava paksusega veekilega. Veri südame vasakus vatsakeses on alati suurema viskoossusega, kui paremas vatsakeses. Seda saab seletada ainult sellega, et kopsu kapillaarides eritatakse alveoolidesse palju vett.

Ainevahetuse tase

...mida enamasti mõõdetakse hapnikutarbimise e. hingamise intensiivsuse järele, on üheks kõige sagedamini mõõdetav füsioloogiline parameeter. Siinkohal on paslik teha ülevaade seda näitaja iseloomustamiseks kasutatavatest **terminitest**:

Standardainevahetuse tase (Standard metabolic rate, SMR) - on suurus, mille mõõtmisel ektotermne (kõigusoojane) loom on paigal, ei liiguta, ei seedi ja ei ole mistahes stressori mõju all (ei füüsiline, termiline, psühholoogiline jne. stress). Praktikas on väga raske saavutada. On

kirjeldatud juhtumeid, kus eksperimentaatori sisenemine laborisse muudab putuka ainevahetuse taset! Valguse lülitamine muudab rütme jne.

Põhiaiinevahetuse tase (Basal metabolic rate, BMR) - on minimaalne, elutegevuse tagamiseks vajalik ainevahetuse tase endotermsetel (püsisoojastel) loomadel. Loomulikult rahulolekus, termoneutraalses olekus, mitte seedides, stressivaba jms.

Standardainevahetuse taseme ja basaalse ainevahetuse taseme eristamine on vajalik, kuna SMR on minimaalne tase teatud temperatuuril. BMR aga termoneutraalses olekus.

Puhkeoleku ainevahetuse tase (Resting metabolic rate, RMR) - sarnaneb standard (basaalsele) tasemele, kuid loom on ainult paigal, võib seedida jms. Lihtsalt aktiivsus on minimaalne. Seega võib puhkeoleku ainevahetuse tase olla oluliselt kõrgem standardsest ainevahetuse tasemest.

Edasi natuke keerulisemaid mõisteid.

Kasutatakse ka mõistet **päeva keskmine ainevahetuse tase (average daily metabolic rate ADMR)** - looma tavalise ööpäeva keskmine tase.

Maksimaalne ainevahetuse tase (maximal metabolic rate MMR) - mõõdetakse kas maksimaalse füüsilise koormuse tingimistes või endotermide puhul ka maksimaalse külmastressi tingimustes. Siiski on väga raske näidata, et mõõdetud suurus ka tõepoolest on maksimaalne võimalik. Samas ei ole ühtegi liikumist, mis paneks tööle korraga näiteks kõik lihased. Seega sõltub maksimaalne ainevahetuse tase aktiivsuse tüübist ja võib olla erinev liikumisel ja termoregulatsioonil.

Loomade ainevahetuse tase ei ole määratud üksnes nende füsioloogilise seisundi ja aktiivsusega, vaid ka paljude muude teguritega: arengustaadium, keha mass, toidu ja hapniku kättesaadavus, söögi koostisest, fotoperioodist, hormoonitasakaal, vee soolsus veeloomadel, liikidest.

Tabel 1

Põhainevahetustasemele lähedane hapnikutarvidus

(Prosser, 1962)

Loom	mass/g	mlO ₂ /g/h	T °C	
Püsisoojased				
<u>Imetajad</u>				
Karihiir	3.6	10.6		
Koduhiir	21.1	3.4		
Tava-leethiir	21.7	2.27		
Laborihiir	20	1.69		
Laborirott	28.2	0.88		
Suslik	227	0.95		
Merisiga	460	0.76		
<i>Erinaceus</i>	684	0.738		
<i>Arctomys</i>	1868	0.483		mingi pisikiskja
Kass	3000	0.446		
Koer	20 000	0.36		
Lammas	46 800	0.25		
Inimene •	57 900	0.204		
Lehm	300 000	0.124		
<u>Linnud</u>				
Koolibri	3.8	10.7		
Pääsuke	22	6		
Tuvi	300	1.5		
Kõigusoojased selgroogsed				
<u>Kalad</u>				
<i>Salvelinus</i> (paalia, lõhilane)		0.349	15	aktiivne ujuja
Kohverkala		0.061	20	põhjaeluvius
Kerakala		0.038	20	
Vingerjas		0.036	15	
Kilpkonn	3000-4000	0.088	16	
Alligaator	53 000	0.0747	16	
Lõgismadu	2000-3000	0.068	16	
Konn	35	0.056	16	
<u>Putukad</u>				
<i>Chironomus</i> (vastsed)		0.192		
<i>Prodiamesa</i> (vastsed)		0.4-0.6		
<i>Tenebrio</i> (vastsed)		0.182	12	see ei ole optimumtemperatuur
<i>Haemonis</i> (veemardikas)		0.381		
<i>Schistocerca</i> (rändtirts)		0.63		(paigalolek)
		15.0		(lend)
<i>Calliphora</i> (imago)		1.7		
Liblikad		0.4-0.7		(paigal)
<u>Vähilaadsed</u>				
<i>Uca pugilator</i> (signaalkarp)		0.05	20	
<i>Emerita</i> (?)		0.11	20	
<i>Homarus</i>		0.50	15	
<i>Cambarus</i> (jõevähk)		0.10		
<u>Limused</u>				
<i>Helicella</i> (vöötiigu)		0.186	23	
<i>Zebrina</i> (torntigulane)	170	0.052	23	
<i>Limnea</i> (järvetiigu?) •		0.0114		
<i>Pecten</i> (kammkarp)		0.07	20	
Austrid		0.006	10	karpidel vere hapnikusidumisvõime madal
<i>Anodonta</i> (järvekarp)		0.002		
<i>Mytilus</i> (rannakarp)		0.055		
<u>Ussid</u>				
<i>Nippostrongylus</i> (lameuss?)		1.3		
<i>Rotylenus</i> (nematood)		0.66		
<i>Ascaris</i>		0.5		
<i>Echiuroidea</i> (kidavagel)		0.012		
<i>Enchytraeus</i> (valgeliimukas)		0.03		mullas ja veepõhjas
<i>Chaetopterus</i> (tiiblisandlane)		0.008		elavad merepõhjas sarvtupes
<i>Arenicola</i> (liivatõlv)		0.031		elavad liivas merepõhjas
<u>Ainuraksed</u>				
	Keha maht µl			selge tendents keha suurenedes ainevahetuse tase väheneb
<i>Trypanosoma (rhodesiense)</i>		60.0		l=15-30 µm, viburloom, unitõve tekitaja
<i>Bresslaia</i>	0.015	7.3		

<i>Tetrahymena</i>		2.85
<i>Paramecium</i> (kingloom)	0.6	1.3
<i>Pelomyxa</i> (amööb)	10.0	0.5

Võrreldava suurusega ja võrreldava hingamiselundiga hapnikutarviduse määrab suurel määral vere hapnikusidumisvõime. Karpidel on see eriti madal.

Gaasivahetuse üldised printsiibid ja mehhanismid

Gaasivahetuse mehhanismi aluseks on gaaside difusioon kontsentratsioonigradiendi suunas. See on määranud loomadel gaasivahetussüsteemide evolutsiooni põhimõttelised teed ja nende süsteemide ökoloogilise varieeruvuse mehhanismid erinevates elukeskkondades.

Ficki seadus:

$$\text{Ficki seadus} \quad dn = Ds \frac{dc}{dx} dt$$

dn - ülekantud aine hulk
 D - difusioonikoefitsient
 s - ristlõikepindala
 $\frac{dc}{dx}$ - kontsentratsioonigradiend
 dt - aeg

Hapniku kasutamise võimalused sõltuvad eelkõige hapniku kontsentratsioonist keskkonnas organismi vahetus läheduses.

Kujutame ette olukorra, kus rakkude hapnikuvajaduse rahuldamine toimub ainult difusiooni teel kolloidsüsteemis. Spetsiaalsed transportsüsteemid puuduvad. Keskkonna hapnikusaldus on tavaline. Missugused organismid saavad sellistel tingimustel elada? Sellisel juhul on võimalik elada sfäärilistel organismidel, kelle maht on ligikaudu 1 mm^3 .

Seega hingamine ilma spetsiaalse gaasivahetussüsteemita ja on võimalik ainult väikestel organismidel, või organismidel, kus elavad keharakud igäüks eraldi võetuna pole keskkonnast palju kaugemal kui 0.5 mm. Sellistel organismidel madal ainevahetuse tase ja nad on suures sõltuvuses keskkonnatingimustest. Erandiks on siiski ainuraksed organismid, kelle ainevahetuse tase võib küündida küllaltki kõrgele (Tabel 1)

Evolutsioon on viinud hulkraksetel organismidel väliskatete valdava osalemiseni hingamisfunktsioonides, sest sootoru omab sulgumisaparaati ja on põhiliselt täis toidumassi ning ei saaks seetõttu gaasivahetuses osaleda. Ainult mõnedes veeloomade rühmades (meripurad, kalad) ja õhuhingamisele üle läinud selgroogsetel (*Dipnoi*, *Tetrapoda*) täidavad hingamisfunktsioonid

sooltoru tekised.

Enamus lihtsamaid selgroogseid kasutab hingamiseks kogu keha pinda. Lihtne nahahingamine on iseloomulik kõikidele väikese aktiivsusega veeselgrootutele.

Näited spetsiaalsete gaasivahetusorganiteta organismidest:

Ainuraksed.

Käsnad - keha pind on struktuurne, poorne.

Ainuõõssed

Meduusid - elusad rakud on keha pinnal, keha põhiosas koosneb indiferentsest vee ja mineraalainete massist.

Lameussid

Ümarussid

Rõngussidel (*Annelidae*) juba mõnel on lõpused. Suurem osa ilma.

Katete diferentseerumine, mis on tekkinud paremate kaitsekohastumuste eesmärgil (Näiteks tugeva kutiikula või koja teke) viib kas siis katete üldise läbitavuse vähenemisele või ka gaasivahetuse osaleda saava pinna vähenemisele. Sama efekti omab ka keha mõõtmete suurenemine ja ainevahetuse taseme tõus. (Maht muutub proportsioonis lineaarmõõtme kuubiga, pindala ruuduga.) See tingib kompensatsiooniks spetsiaalsete katete piirkondade (lihtsamal juhult epiteeli väljakasvud) tekkimisele, mille läbitavus ja pindala kindlustavad gaasivahetuse.

Enamusel hulkraksetel organismidel hingamisfunktsioonid lokaliseeritud kattedekudede spetsiaalsetesse piirkondadesse, mille kaudu toimub O_2 difusioon väliskeskkonnast organismi ja CO_2 difusioon organismist väliskeskkonda. Need ongi hingamisorganid. Selline hingamise tüüp omakorda on tingib O_2 ja CO_2 transpordivajaduse hingamisorganite ja kudede vahel. Loomadel täidab seda funktsiooni reeglina vereringe. Samas tuleb silmas pidada, et gaasivahetusvõime jääb alles kõikidele kattedekudedele, mis on kas otseses kokkupuutes veega või vähemalt mingil määral niisked (maismaaloomad). Esimesed hingamiselundid tekivad rõngussidel ja nendeks on lõpused!

Hingamissüsteemid

Suuremad loomad ei saa lootma jääda üksnes difusioonile, vaid vajavad spetsiaalseid süsteeme gaasivahetuse tagamiseks. On kolm põhimõttelist spetsiaalset gaasivahetussüsteemi.

Lõpused on kehast välja sopistuvad keha jätked, mis on tugevalt voldilised või muul moel pinda suurendavad. Kuigi ta on väline struktuur, on ta sageli kaetud spetsiaalsete katetega ja ei ole

väliselt nähtav (kalad, mõned krabid). Lõpuseid ventileeritakse kas (vee) pumpamisega, ripsmetega või lõpuseid liigutades.

Kopsud on keha sisse sopistunud, sageli keeruka ehitusega struktuur. Ventileeritakse põhiliselt õhu konvektsioonliikumise tekitamisega. Harva piisab lihtsast difusioonist.

Trahheed koosnevad paljudest õhku täis torudest (trahheedest), mis ulatuvad avausest (hingamisavast) otse kudedeni. Trahheesüsteemi ventileerimiseks kasutatakse nii konvektsioonliikumise tekitamist kui ka difusiooni.

Palju kasutatakse hingamises autoventilatsiooni – mehhanism, kus üks liigutus täidab mitmeid funktsioone, sealhulgas ka gaasivahetuspindade ventilatsiooni. Näiteks karbid pumpavad vett läbi oma keha toidu hankimiseks ja sellega ka uhatakse ka lõpuseid; sama teevad käsnad, vähid. Putukate lendamisel ventileeritakse trahheesüsteemi lennuliikude liigutuste abil. Kalad teevad ujumisel lihtsalt suu lahti.

Gaasivahetus vees ja õhus

Veekeskkonna iseloomustus

Veeloomad kasutavad hingamiseks vees lahustunud hapnikku. 15• C juures kuiva õhu rõhul 1 atm (1013 hPa) vee pinna kohal lahustub 1 l vees 34 ml hapnikku. Tavaliselt kujuneb õhu ja vee pinna vahel tasakaaluolukord. Lisaks hapniku osarõhule vee pinna kohal, mõjutavad tema lahustuvust veel temperatuur ja teiste lahustunud ainete olemasolu (vt. tabel 2).

Vee hapnikusisaldusele avaldavad mõju ka paljud ökoloogilised tegurid. Vee segamine (kiire vool, kärestikud, kosed, torm, lainetus) suurendab vee hapnikusisaldust. Vaikse ilmaga või väikestes seisvates veekogudes on olukord vastupidine. Rohelised taimed soodustavad samuti vee hapnikusisalduse tõusu. Soojas vees pinnakihtides intensiivse fotosünteesi tagajärjel hapnikusisaldus tõusta kõrgemaks, kui seda võiks oodata hapniku lahustuvust arvestades. (Üleküllastuse tulemusel võivad lõpustele tekkida gaasimullid ja kalad võivad lämbuda - kes on akvaariumi pidanud, teab!)

Väga hapnikuvaene on palju orgaanilisi aineid sisaldav vesi (muda, detriit), sest orgaaniliste ainete lagunemisele kulub hapniku hulk võib olla suurem, kui vette juurde tuleva hapniku hulk. See nähtus võib eriti võimenduda kõrge temperatuuri juures ja talvel jää all. Tiikide ja järvede põhjas, meresüvikutes tekib ja on tihti hapnikupuudus. Kõikidest nendest teguritest tingituna looduslikes

Tabel 2

°C	Hapniku hulk vees (ml/l) (Krogh, 1941)	
	Magevesi	Merevesi
0	10.29	7.97
5	9.22	6.89
10	8.02	6.35
15	7.22	5.79
20	6.57	5.31
30	5.57	4.46

vetes lahustunud hapniku hulk on mitte ainult väike vaid ka väga muutuv. Hästi aereeritud veekogudes on see tavaliselt 7-11 ml/l. Sageli võib hapniku hulk vees langeda kuni kümnendike ml-ni liitris vees.

Õhukeskkonna iseloomustus

Atmosfääriõhk sisaldab 20.95% hapnikku. Süsihappegaasi sisaldus on 0.03%. Vastavalt suur on ka tema osarõhk nt. merepinnal, kuiv õhk - 212 hPa. Reaalselt on tema osarõhk väiksem, kuna õhus on alati veeaur, kuid praktiliselt alati on tema osarõhk piisav efektiivseks gaasivahetuseks hingamisorganite pinnal. 20°C on õhus 32 korda rohkem hapnikku kui vees, selle difusiooni kiirus 300 000 korda suurem kui vees.

Õhukeskkonnas limiteerib gaasivahetust õhu kuivus. See tuleneb sellest, et tegelik gaasivahetus vere ja väliskeskkonna vahel ei erine põhimõtteliselt veeloomade gaasivahetusest. Verre saab hapnik saabuda üksnes olles eelnevalt lahustunud hingamisepiteeli katvas õhukeses veekiles. See on tingitud bioloogilise vajaduse hoida hingamispinnad pidevalt niisked. Kuivas õhus pole see sugugi mitte lihtne, kuid just see vajadus on suunanud maismaaloomade hingamisorganite ehituse ja funktsioonide evolutsiooni ja elupaiga valiku.

Gaasivahetus "normaalsetes" tingimustes

Veehingamine. Lõpused.

Veekeskkonna olemus on tingitud ka vastava hingamissüsteemide morfoloogia ja funktsioonid. Madala ainevahetusega organismidel piisab siiski ainult suhteliselt passiivsest gaasivahetusüsteemist katete kaudu.

Kõrgema ainevahetuse tasemega loomadel (aktiivselt liikuvad organismid) passiivne kehapinna kontakt (ka muudel põhjustel) ei rahulda organismi hapnikuvajadust. Lisahingamisorganiks vees (ka kuivamaaloomadel on lõpuseid!) on lõpused mitmesugused hingamisjätked, mis on hästi varustatud (veresoontega) ja ei pea omama erilist toetusstruktuure.

Loomad püüavad alati selle poole, et lõpused ja vesi omavahel oleksid liikumises. Mõnedel loomadel on nende pind kaetud liikuvate ripsmetega või/ja neid liigutatakse pidevalt vees. Teistel loomadel on nad asetatud nii, et neid uhab suunatud. Tulenevalt vee hapnikusisaldusest, viskoossusest ja massist pole võimalik vett hingamiseks edasi-tagasi liigutada. See teguviis ei tasuks ennast energeetiliselt ära.

Hulkharjasussidel (esimesed lõpustega loomad!) täidavad hingamisfunktsioone parapoodiumid (*Nereis* harjasliimuka jäsemed, vabalt ujuvad vormid); *Arenicola* liivatõlv (kaevunult liivas), omab ehtsaid lõpuseid; palooloussid põhjaeluviisiga, urgudes; Kombitsmühklstel *Terebellidae* on "hingamiskimbud", *Sabellidae* lehvikuslased - elavad tupes, kust sirutavad muuhulgas välja ka hingamiselundeid. Okasnahksed kasutavad hingamiseks eelkõige ambulakraaljalgu, kuid ka neil on lisaks nahalõpused, kus õhukese kehaseina kaudu toimub ripsmete aktiivse töö tulemusena vee gaasivahetus kehavedelikuga. Molluskitel on samuti hulk ripsepiteeli, mille töö tulemusena uhatakse lõpusepinda veega. Vähkidel on lõpuste uhamiseks spetsiaalsed keha jätked skafognaadid. Veeputukatel trahheelõpused (veresoonte asemel on suur hulk trahheoole).

Kõige suurema täise ja efektiivsuse on saavutanud

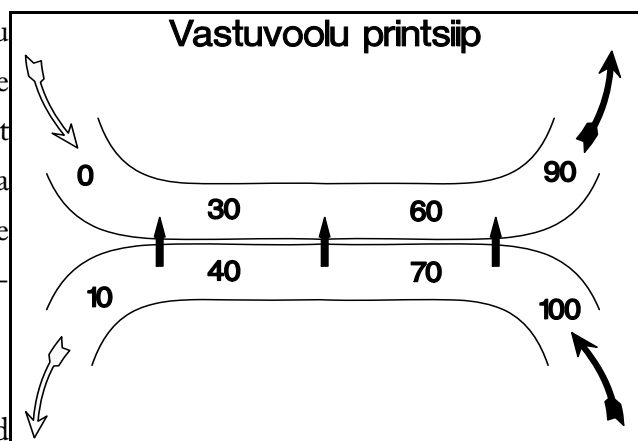
Kalade lõpusaparaat.

Luukalade lõpused ja kopskalade kopsud ning ujupõis on sooltoru tekised. Kõikidel kaladel pumbatakse vett aktiivselt läbi lõpuste. Suhteliselt vähem efektiivne on pumpamine sõõrsuudel. Luukaladel moodustavad suuõõs ja lõpuseõõs kokku pumba, mis kindlustab intensiivse vee läbivoolu lõpustest. Kõhrkaladel lõpusekaas puudub. Seetõttu töötab see mehhanism nendel puudulikult. Kiirel ujumisel kasutavad nad vee pumpamiseks liikumist ennast, ujudes avatud suuga. Analoogne avatud suuga ujumist kasutavad ka kiiresti ujuvad luukalad (tuunid). On Näidatud, et väga suuritel kiirustel annab passiivne lõpuste ventilatsioon umbes 30% energiasäästu (Fredman, 1979).

Vesi liigub luukalade kalade lõpustes ainult ühes suunas. "Sissehingamist" ja "väljahingamist" nendel pole. Vee liikumine toimub pidevalt tänu sellele, et rõhk suuõõnes on peaaegu alati kõrgem rõhust operkulaarõõnes.

Vee suunatud liikumine on võimaldanud kasutada gaasivahetuse tagamiseks eriti efektiivset nn. **vastuvoolu printsiipi** (Joonis 1). Lõpustesse saabuvates veresoontes voolab veri vastu voovoolu. Mehhanismi efekt seisneb selles, et kogu lõpusepii ulatuses säilib vees sisalduvate gaaside (O_2 ja CO_2) kontsentratsioonigradient vere suhtes. Nii kasutatakse difusiooniks ära kogu lõpuste pind ja lõpustest lahkuva vere hapnikusisaldus on lähedane vee hapnikusisaldusele enne lõpustesse saabumist.

Tänu eeltoodud iseärasustele suudavad



luukalad veest eraldada kuni 85% selles sisalduvast hapnikust. Efektiivne on kaladel ka vere (hemoglobiini) hapnikusidumisvõime - 2.5-3x kõrgem, kui imetajatel. Väga kiirel veevoolul (ujumisel) langeb kalade hapniku omastamise efektiivsus 40-45%-ni. Kõhrkaladel on hapniku omastamise efektiivsus 70-77%. *Lampetra fluviatilis*, jõesilmu hapniku omastamise efektiivsus lõpustes on 10-25% (kõige algelisem ehitus).

Lõpusepiide hulk ja suurus ning sellele vastavalt gaasivahetuses osalev kogupindala varieerub suurel määral eri liikidel. See korreleerub hästi liikide ökoloogiliste eripäradega, sealhulgas liikumisaktiivsusega. Näiteks kiiresti ujuval makrellil on lõpuste kogupindala üle 5 korra suurem, kui põhjaeluvõisiga õngitsejal e. merikuradil, kes praktiliselt ei soorita mingeid aktiivseid liigutusi. Tursa ja havi lõpuste pindala on umbes 1.5x suurem kui lestal. Põhja-Ameerika rannikuveteselava aktiivse elulaadiga sinikrabil *Callinectes* on lõpuste pindala 1367 mm²/g, väheaktiivsel liigil *Libinia* on see 748 mm²/g.

Hingamine õhukeskkonnas

Õhuhingamine veeloomadel

Terve rida loomaliike (eelkõige luukalad) liike kasutab atmosfääriõhku kui täiendavat hapnikuallikat. See on iseloomulik enamasti magevees ja troopilistes estuaarides (ajutistes veekogudes) elavatele loomadele. Selliste veekogude põhjakiht on rikas orgaaniliste ainete sisalduse poolest ja kõrgel temperatuuril intensiivselt toimuvad lagunemisprotsessid suurendavad vees hapnikupuudust. Litoraalsete piirkondade loomad jäävad "kuivale" tõuse ja mõõna tõttu (krabid, okasnahksed jt.). Sellistes tingimustes omandab õhuhapniku omastamise võime suure tähtsuse.

Õhuhingamiseks võidakse kasutada lõpuseid, suu- ja lõpuseõõnte limaskestast pinda, soolt, ujupõit ja nahka. Kõige suurema kohastumusena kasutatakse selleks kopsu (morfoloogiliselt ja funktsionaalselt lähedane maismaaselgroogsete kopsudele).

Peab märkima, et ka paljud teised eelpool nimetatud võimalused ei jää oma efektiivsusest kopsudele alla. Kuni hingamispinnad on niisked, pole ka kuival hingamisega probleeme. Ainult lõpustega õhku hingates tekivad suured raskused. Nimelt oma ehituselt koosnevad nad pinna suurendamise eesmärgil õhukestest plaadikestest, mis vees on enam-vähem poolhõljuvas olekus. Kuiva kätte sattudes langevad lõpuselehekused kokku, mis tekitab hingamispinna järsu ja suure vähenemise. Nii surevad veest välja võetud kalad mitte üldisest kuivusest ja lõpuste kuivamisest, vaid just lõpuste kokkulangemise tõttu tekkinud äkilisest hapnikupuudusest.

Lõuna-Ameerika soodes elav kala *Synbranchus marmoratus* (Ameerika liitlõpus, angerjataolise kehaga) täidab perioodiliselt lõpuseõõne õhuga, hoides seda seal 12-15 min. (Lõpused on tal suurel määral redutseerunud.) Selle aja jooksul omastatakse õhust umbes 50% hapnikust. Kui veehingamise puhul küllastub arteriaalne veri 50-60%, siis õhuhingamise korral ulatub küllastatuse aste kuni 100%-ni. Õhuhingamise korral suureneb veres CO₂ sisaldus, mis likvideeritakse kiiresti veehingamisele tagasi minekul. Bioloogiliselt on selle liigi õhuhingamine seotud rohkem veekogude kuivamisega, kui vee hapnikuvaegusega.

Õhuhingamine esineb ka angersägalastel *Clariidae* ja ronikalal *Anabas*. Ka nendel ei toimu gaasivahetus lõpustes vaid lõpuseõõne voltjatel väljakasvetel, milles on rikkalikult verekapillaare. Angersägalastel on soomusteta väga limane nahk ja lõpuste taga epibranchiaalõõnes puukujuline lisahingamiselund. Ronikalal on selleks labürintelund lõpustepealses lisaõõnes. Katsetes on selgunud, et *Clarias* segahingamisel saab kala 54% hapnikust õhust. CO₂ viiakse välja lõpuste ja naha kaudu. 25 °C juures saab *Anabas* 80% hapnikku õhust. Õhu juurdepääsuta vees langeb ainevahetus 5 korda.

Paljudel liikidel toimub atmosfäärihingamine seedetrakti erinevates osades. Vingerjal *Misgurnus fossils* ja lõuna-ameerika kohversägalastel *Callichthyidae* toimub see tagasooles (vingerjal osaliselt eessooles). Seal on sileda pinnaga limaskest ja õhuke epiteel, milles on palju verekapillaare. Kala neelab veepinnalt õhku ja surub selle läbi soole.

Paljud liigid kasutavad õhuhingamisel ujupõit, mille seinas on ujupõies vajaliku gaasi sisalduse hoidmiseks hästi arenenud gaasinäärmed. Gaasinäärmeid kasutatakse ka õhuhingamiseks. Klassikaliseks näiteks sellise hingamissüsteemi kohta on vaaphaug *Lepisosteus osseus* ja mudakala *Amia calva* (kärkjäs ujupõis on neeluga ühenduses). Vaaphaug saab 70-80% hapnikust õhuhingamise teel. *Amial* sõltub see suhe temperatuurist: 10 °C juures toimub ainult veehingamine. Temperatuuri tõustes hakkab suurenema õhuhingamise osakaal. 30 °C juures on see umbes 75%. Hulkuimlased *Polypteridae* asustavad troopilise ajutisi mageveekogusid. Hingamiselundiks on tal ujupõis ja ta on obligatoorne aeroob.

Hästi on teada mudahüpiku *Perioptthalmus* maine eluviis, kes elab troopiliste merede soistel estuaaridel mangroovitihnikutes (jõe lehtersuue). Õhuhingamine toimub tal valdavalt naha kaudu (on ka epibranchiaalelund). Selle efektiivsus õhus on nii suur, et täielikult vette surutuna ilmnevad lämbumise tunnused. Gaasivahetus õhus toimub enamasti naha kaudu ka tavalisel angerjal, kes on võimeline kuival maal läbima pikki vahemaid ühest veekogust teise rännates. Naha roll hingamises sõltub tal täielikult keskkonnast - vees 10%, õhu käes 2/3.

Tõelised (ujupõit asendavad) kopsud on kopskaladel *Dipnoi*. Austraalias *Neoceratodus forsteri*, ameerikas *Lepidosiren paradoxa*, Aafrikas ürguimed *Protopterus*. Kopskaladel on õhuhingamiseks ka spetsiaalsed lisaavad - koaanid, mis võimaldavad hingata kinnise suuga. Need kalad pole ökoloogilisest aspektist ühelaadsed. Ameerika kopskala elab regulaarselt kuivavates seisuveekogudes. Austraalia kopskala elab jõgedes ja aeglastes vooluveekogudes, kus hapnikupuudust pole. Normaalse hapnikusisaldusega vees hingas neotseratodus (Austraalia) ainult lõpustega. Aafrika ka ameerika kopskalad tarbisid hapnikku ainult kopsudega, süsihappegaas eritus nii kopsudest kui ka lõpustest. Neotseratodusel on vajadus õhuhapniku tarbimiseks ainult kõrge liikumisaktiivsuse juures samal ajal teistel kopskaladel on see obligatoorne protsess.

Gaasivahetus õhuhingajatel

Õhuhingamise üldprintsüübid

Õhukeskkonna hingamiselundite morfoloogilisteks iseärasusteks on gaasivahetuspindade asetumine keha sees ja see ei puutu vahetult kokku väliskeskkonnaga nagu veeloomadel. Iseloomulik on nn. veehingamises sobilike "hõljuvate struktuuride" asendumine tugevamatega. Selle põhjustest oli juttu kalade puhul. Suur hulk limaskestast rakke hoiavad hingamisõõntes suure niiskuse. Samuti hoitakse niiskena hingamisteed. Selgroogsetel loomadel algab sissehingatava õhu niisutamine juba hingamisteedes - trahheedes ja bronhides. Sama printsüübi järgi on ehitatud ka selgrootute loomade kopsud või teised gaasivahetusorganid.

Kui hingamispind on keha sees, toimub välisõhuga ühendus väikeste avade kaudu. Sellise ehitusega kopsude füsioloogiline eelis seisneb selles, et väikese ava kaudu toimub hapniku difusioon kopsu kiiremini, kui veeauru difusioon kopsust välja. Tulenevalt õhu väiksemast viskoossusest ja massist on võimalik õhku liigutada edasi-tagasi.

Kuivamaa eluviisile üle läinud lõpustega veeloomade hingamisorganid

Selge tendents: lõpuste asemel hakkab hingamisfunktsiooni täitma lõpuseõõne sein. Kuivamaa eluviisile üle läinud eeslõpuselised molluskid *Prosobranchia*. Gaasivahetus toimub mantliõõne veresoontega rikastatud piirkondades. Analooigne, kuid märkas keerukama ehitusega on kopstigude mantliõõs - hingamispind on gofreeritud, mis suurendab gaasivahetuspinda. Mõlemal on algne veehingamiselund - kteniidium - redutseerunud. Mudakalast oli juba juttu.

Analoogselt muutuvad ka lülijalgsete hingamisorganid. Keerukamatel vähkidel (ka vees elavatel) asuvad lõpused kinnises ruumis, mis aeglustab oluliselt nende kuivamist õhus. Kui lisanduvad ka tugevad kattedkoed ongi võimalus tarbida õhuhapnikku. Iseäranis on õhuhingamisele spetsialiseerunud kookosevaras *Bigus latro*. Tema lõpused on sisuliselt redutseerunud ja asendunud nahavoltidega. Lõpusõõne seinad funktsioneerivad kopsudena. Selle liigi täiskasvanud isendid elavadki kuival maal.

Kõige rohkem kuivamaa vähilaadseid on kakandite *Isopoda* seas. Veevormidel on hingamis-elunditeks tagakeha jäsemel. Need on ka kuivamaaloomadel, küll morfoloogiliselt oluliselt muutunud ja omavad rea omapäraseid kohastumusi hingamispinna niisutamiseks (jalgade kapillaaride kaudu imatakse pinnasest niiskust, samuti keha peale kukkunud veetilgad juhatakse hingamiselunditeni.

Kopsud tekivad nendel veeloomadel, kellel lõpused ka vees asuvad õõnsustes või kilbikeste all. Ehk kohastumused, mis veeloomadel on tekkinud kaitseks õrnade lõpuste mehhaaniliste vigastuste eest, üleminekuga maaelule saavad kaitseks kuivamise eest. Siiski nendel vormidel, kellel hingamisfunktsioon kuivale maale üle minnes jääb nii öelda "lõpustele" e. veehingamisorganile, on suhteliselt halvasti kohastunud eluks vee defitsiidi tingimustes. Ka tuntud kookosevaras, kakandid jt. elavad alati vaid kõrge õhuniiskusega elupaikades.

Maismaa ämblikulaadsete raamatkopsud on juba oluline samm edasi, kuid mitte päris see, sest ta jääb ikkagi lõpuse derivaadiks. On huvitav teooria skorpionide kopsude tekkimisest mõõksabade tagakeha lõpustest. Lõpuseid kandev jalg kasvab katete külge ja sopistub sisse, moodustades kotikujulise ruumi - kopsu. Ühendus välisõhuga käib väikese augu kaudu. Kuid ka selline organ ei kindlusta veel täielikult kuivamaa elu.

Tekib küsimus, et kuidas nii? Skorpionid elavad ju isegi kõrbes. Nii see on. Enamus skorpione on siiski niiskete metsade elanikud. Kui nad ka esinevad ariidsetes piirkondades, tegutsevad nad siiski kivipragudes, kivide all ja teistes varjupaikades, kus niiskus on lähedane küllastatusele.

Tuleb silmas pidada terminite "kuivamaa loom" või "kserofiil" suurt suhtelisust. Enamus alamaid selgrootuid loomi elavad või vähemalt püüavad enamuse ajast viibida keskkonnas, kus õhuniiskus on lähedane küllastatusele (100%). Sellises olukorras ei kuiva ka õhu käes hingamispind ära, sest aurumine ja kondenseerumine sellelt on tasakaalus. Isegi enamuse väikseid kõrbeloomi on aktiivsed ikkagi normaalsetes niiskuse tingimustes. Ainult suhteliselt suured (ariidsete alade) loomad on võimelised mõnda aega viibima kuiva õhu käes. Sellisel juhtumil võtavad nad kaasa piisava veetagavara.

Selgroogsetel maismaaloomadel on hingamiseks need päris kopsud.

Kopsudega hingamine

Kui keha pind tungib sissepoole või on sisse sopistunud, nimetatakse saadud õõnsust kops. Terminit kops kasutatakse sõltumata sellest, kas gaasivahetuskeskkond on õhk või vesi. Veekeskkonnas hingab kopsudega näiteks meripura, kelle ainevahetuse tase on aga väga madal.

Enamusel maismaaloomadest toimub kopsudes asuva hingamispinna ventileerimine sissehingamise ja väljahingamise teel. Võimalik, et selline õhu edasi-tagasi liigutamise meetod aitab niiskust kokku hoida - pidev ühesuunaline õhu liikumine kuivatab kindlalt rohkem hingamisepiteeli. Samas on ka kuivamaaloomade seas näiteid ühesuunalise õhuvooluga ventilatsioonist (linnud, putukate trahheed).

Gaasivahetuse intensiivsuse suurendamise teed maismaaloomadel on analoogsed veeloomadele - suurendatakse gaasivahetuspinda ja ventileeritakse neid aktiivselt.

Esimestel maismaaselgroogsetel - amfiibidel on kopsud veel suhteliselt vähe arenenud. Neil kompenseeritakse see puudus nahahingamise suure osatähtsusega. On hästi jälgitav tendents kopsudega hingamise osatähtsuse ja elupaiga niiskuserežiimi vahel. Näiteks *Rana esculenta* saab umbes poole hapnikust kopsudega ja poole naha kaudu. *Rana fusca* saab juba üle 60% hapnikust kopsude kaudu. Süsihappegaasi väljutatakse enamasti aga naha kaudu. Sabakonnadel on primaarne nahahingamine. Kopsud aitavad hingamisele kaasa ainult eriolukordades. Kahepaiksete hingamisliigutused on samuti omapärased. Roideid neil pole ja õhk surutakse kopsudesse "neelates".

Reptiilide kopsud varieeruvad eri liikidel tugevalt, kuid on oluliselt suurema "kasuliku" pindalaga, kui konnadel. Hingamisliigutused on ka palju suurema efektiivsusega, toimudes rinnakorvi liigutustega. Ainult kilpkonnadel toimuvad need liigutused diafragma ja kilbi avauste lihaste koostööl.

Imetajatel on kopsud alveolaarse ehitusega. Sellisel saavutatakse väga suur hingamispiind, mis ületab keha pindala mitu korda. Konna kopsukoe 1 cm³ kohta tuleb 20 cm² gaasivahetuspinda. Normaalsel hiirel tuleb seda 800 cm².

Membraan, mis eraldab õhku kopsudes verest peab olema väga õhuke, et gaasid saaksid hästi difundeeruda. Inimese kopsus on alveolaarmembraani paksus mitte rohkem, kui 0,2 µm. Et seda

ette kujutada võib võrrelda mõne käsiraamatu (näiteks Schmidt-Nielsen'i ökofüsioloogia) lehega, mis on umbes 50 µm paks. Kui iga raamatu leht lõigata 250-ks paralleelseks kihiks, siis saame alveolaarmembraani ligikaudse paksuse. Inimese kopsude kogupindala on umbes 100 m².

Võimsad hingamisliigutused toimuvad nii rindkere kui ka diafragma võimsate liigutustena. See on loonud kokkuvõttes alused väga intensiivseks gaasivahetuseks ja ühtlasi ka homiootermiaks?!, sest püsiva kehatemperatuuri hoidmine põhineb tugevalt kõrgel ainevahetuse tasemel. Hingamiseks kuluva energia hulk moodustab umbes 1% kopsudest läbi käiva hapniku koguhulgast.

Teoreetiliselt on võimalik ka kopsudega vees hingata ja lõpustega õhu käes. Piiravaks teguriks, mis lõpustega õhu käes ei saa, puudutasime veeloomade juures (langevad kokku).

Miks kopsudega ei saa vett hingata (mitte tähtsuse järjekorras):

1) vesi on ca 50x viskoossem, kui õhk ja 30x hapnikuvaesem, kui õhk. Energeetiliselt ei suudaks see süsteem ennast majandada. Vett saab ainult läbi või mööda voolutada.

2) kopsukoe ja vee osmootsete rõhkude erinevus. Magevees tekib väga kiiresti plasmolüüs – vesi tungib rakkudesse ja need lõhkevad. Merevees on olukord parem, kuid ikkagi mitte normaalne. Üldiselt on nii, et merevette uppunute päästmine ja elustamine on lihtsam, kui magevees. Seda saab teha kauema aja möödudes. Ujuma õppige alati merevees!

3) niiskusekile kopsus pole päris lihtne veekile. Tal on ka oma struktuurielemente, mis veega kokku puutudes rikutakse ja ka ta ise lahustuks. On ka seotud osmoosiprobleemiga.

Hiirtega on tehtud katse, kus hiiri sunniti "hingama" atmosfääriõhu asemel vaid hapnikuga küllastatud vett. Hiired pandi isoosmootsesse lahusesse, mis on tasakaalus 8 atm õhurõhuga nii et 1 l vett sisaldab hapnikku niisama palju, kui 1 l õhku. Alguses püüdsid hiired muidugi pinnale tulla, kuid kui nad ära "uppusid" jäid nad päris mitmeks tunniks ellu. Kui aga need hiired tagasi õhu kätte tuua, siis õhuhingamine on neil uuesti võimatu, sest kopsukoe struktuurid on pöördumatult rikunud. Kindlasti olete aga kogunud, et veeloomad on palju vastupidavamad õhu käes, kui vastupidi.

Lindude hingamine

Lindude gaasivahetussüsteemi ehitus erineb paljuski teiste maismaaselgroogsete hingamissüsteemist. Lindude kopsud ei ole alveolaarse ehitusega (lendav roomaja!) ja on küllaltki vähese elastsusega. Tavalise linnu kopsu maht (kopsu kui organi ruumala, mitte kopsumaht!) on üksnes pisut suurem kui pool sama suure imetaja kopsu mahust. Samal ajal kopsu õhku juhtivate trahheate ruumala on palju suurem imetajate hingetoru ruumalast. Lisaks on lindude kopsudega seotud 5 paari elastseid õhukotte. Õhukottide ruumala on mitu korda suurem kui kopsudel. Gaasivahetuses õhukotid ei osale. Kopsukude koosneb mõlemast otsast lahtistest õhutorukestest -

parabronhidest, mis võimaldavad õhu ühesuunalise liikumise st. lindude kopse ei ventileerita nagu imetajatel õhku sisse-välja liigutades vaid õhk liigub ühes suunas.

Õhukotid jagunevad anatoomiliselt ja funktsionaalselt kahte gruppi - eesmised e. kraniaalsed ja tagumisteks e. kaudaalsed õhukotid. Tagumised õhukotid on suuremad, kui eesmised. Lindude hingetoru jaguneb kaheks bronhiks. Kumbki bronh läheb kopsuni ja ka läbi kopsu otse tagumisse õhukotti. Kraniaalsed õhukotid kinnituvad bronhi külge enne kopse. Ka osa väiksemaid õhukotte kinnitub kopsude külge.

1) Sissehingamisel täidetakse atmosfääriõhuga tagumise õhukotid ja osaliselt ka kopsud. Eesmised õhukotid täidetakse kopsudest tuleva õhuga. 2) Väljahingamisel surutakse õhk tagumistest õhukottidest kopsudesse ja eesmistest õhukottidest hingetorru. Sisse hingatud õhk väljub hingamissüsteemist alles järgmisel hingamistsükli jooksul. Nii tagatakse kopsudes õhu ühesuunaline liikumine. See võimaldab ka lindudel saavutada gaasivahetussüsteemi väga kõrge efektiivsus, kasutades juba kaladest tuttavat "vastuvoolu printsiibi" põhimõtet. Tegelikult lindude kopsus ei ole tegemist ideaalse vastuvoolu printsiibiga. Pigem võiks seda nimetada *ristvoolu* printsiibiks, st. enne parabronhidega kokku puutumist veresoon laguneb. Üldine gaasivahetuses osalev pind on lindudel suhteliselt väiksemgi, kui imetajatel. Konnadel 0.25 m²/kg kehakaalu kohta, hiirtel 5 m²/kg ja kanal 1.1 m²/kg.

Huvitav on märkida, et lindude hingamissüsteemis puuduvad igasugused klapid. Õhu vajalikus suunas liikumine tagatakse üksnes hingamisteede avade orientatsiooniga, hingamisteede kõverusega ja nende diameetri vastava muutumisega hingamistsükli eri faasides. Näiteks parabronhi diameeter võib muutuda 2.3x, mis tingib umbes 30 kordse seda läbiva õhu hulga muutuse.

Milleks selline ehitus? Lend vajab palju energiat ja kõrgel õhus on ju ka hapnikku vähem. Näiteks varblane suudab veel lennata (palju energiat nõudev tegevus) veel 6 km kõrgusel õhus. Alles rohkem kui 7.5 km kõrgusel nad ei ole võimelised lendama ja 9 km kõrgusel ka enam seisma. (Katsed on tehtud barokambris). Hiired muutusid liikumatus juba 3.7 km kõrgusel ja 6 km kõrgusel langesid koomataolisse seisundisse. Kuna varblane ja hiir on võrreldava suurusega, nende vere hapnikumahutavus on samuti võrreldav, siis on ainus põhjendus sellele gaasivahetussüsteemi ehitusprintsiipide erinevus. Teoreetilise arvutustega peaks lihtsa gaaside osarõhkude erinevuses tingitud arteriaalse vere küllastatus hapnikuga olema 6 km kõrgusel 24%. Tegelikult on see 80%, mis on küllaltki lähedane normaalsele. See näitab veelkord "vastuvoolu" printsiibi efektiivsust.

Looduses võib linde kohata ka kõrgmägedes (Himaalajad jt.), kus nad suudavad kergelt lennata üle inimestest mägironijate peade, kes ilma hapnikumaskita vaevalt liikuda suudavad. Miks teistel

loomadel "vastuvoolu printsiip" levinud pole? See on paras küsimus evolutsionistidele. Eks elu alus ongi ju mitmekesisus ja mitmekesisus ka füsioloogilisest aspektist.

Munade hingamine

Munas areneva embrüo hapnikuga varustamine on huvitav probleem. Enamus töid on tehtud kanade munadega, kuid põhiprintsiipe saab üldistada enamusele linnumunadele va. ekstremaalse suurusega munad. Kõige väiksem muna on koolibril 0.3 g. Jaanalinnu muna kaalub üle 1 kg. Suurim teadaolev linnumuna kuulus väljasurnud linnule *Aepyornis* - ligikaudu 10 kg.

Äsja munetud muna on mikrokosmos, kus on olemas kõik vajalik elusa tibu tekkimiseks välja arvatud hapnik. Sellepärast peab munakoore olema läbitav hingamisgaasidele, kuid ühtlasi on ta seetõttu läbitav ka teistele gaasidele. Füsioloogilisest aspektist on tähtis, et ta on läbitav süsihappegaasile ja veeaurule. Kui keskmiselt kaalub kanamuna pärast munemist 60g, siis 21 päeva jooksul tarbib ta 6 l hapnikku (8.6 g) ja eraldab 4.5 l süsihappegaasi (8.8 g). Seega on gaaside kaal praktiliselt sama. Veeauru eraldus 1 l (8.8 g e. 14.7% algkaalust). Enne koorumist kaalub muna 51 g. Kui tibu on koorunud, kaalub ta 39 g. 12 g kaaluvad munakoore ja mõned membraanid.

Äsja munetud munakoore (koos seesmise ja välimise membraaniga) läbilaskvus väike. Esimese päeva jooksul suureneb munakoore läbilaskvus mitmeid kordi. Munakoore ise on gaasidele väga vähe läbitav. Membraanid kuivavad mõnevõrra pärast munemist ja see suurendabki gaaside läbilaskvust.

Munakoores on umbes 10 000 poori diameetriga 0,017 mm. Kui keskmiselt muna pindala on 70 cm², siis tuleb 1,5 poori iga ruutmillimeetri kohta ja kooride kogupindala on 2,3 mm². Siitkaudu toimubki kogu gaasivahetus. Hapnikutarviduse tase suureneb haudumise vältel pidevalt. Umbes 28 tundi enne koorumist tibu teeb augu õhuruumi membraani ja algab hingamine kopsudega. 12 tundi hiljem hakkab tibu lõhkuma munakoort ja läheb siis täielikult üle kopsudega hingamisele.

Muna tõmbis otsas on seesmise ja välimise membraani vahel õhuruum. See suureneb haudumise jooksul vee aurumise tõttu. Kontrollimehhanism, kas muna saab neel praadida või mitte - hautud muna jääb veepinnale ujuma!

Kõrgmäestiku tingimused, kus hapniku osarõhk on madal, on tõsine väljakutse embrüo hapnikuvajaduse rahuldamisele. Seda probleemi on uuritud Kalifornia uurimiskeskuses valgel leghornil 3800 m kõrgusel (480 mmHg). Alguses arenesid ainult 16% viljastatud munadest.

Merepinnal oli tavaliselt 90%. Pärast kaheksandat põlvkonda jõudis munade arenemine 60%-ni.

Kuivõrd munade hapnikutarviduse rahuldamine sõltub vaid difusioonist, siis hõredamas õhus on ka difusioon kiirem nii et 3800 m kõrgusel toimub difusioon 1.5 korda kiiremini kui normaalrõhul ja sellest jätkuvalt täielikult muna hapnikutarviduse rahuldamiseks vaatamata väiksemale hapniku osarõhule. Miks siis areng ei toimu? Probleem seisneb selles, et hõredamas õhus suureneb ka veekadu oluliselt.

Kõrgmäestikis munetud (kanade)munad on väiksemad (väiksem suhteline pindala), inkubatsiooniperiood pikeneb. Pooride pindaja pinnaühiku kohta väheneb, kuigi munakoore paksus jääb muutumatuks. Summaarne hapniku läbitavus jääb samaks, kuid nii väheneb veekadu.

Kui võrrelda tavaliselt mägedes elavate (2800 m) lindude mune nende tasandikel elavate sugulastega, siis mägedes elavate lindude munade koore gaasijuhtivus on oluliselt väiksem võrrelduna madalamal elavate lindude munakoore gaasijuhtivusega. Madalama juhtivuse kompenseerib parem difusioon, kuid veekadu väheneb. Väga kõrgel elavatel lindude munade hingamine on kompromiss veekadude ja hapniku vähesuse vahel.

Linnud, kelle munad hautakse kõduneva taimemassi kuhilates (rihukana Austraalias), on teised probleemid. Kuigi niiskus kuhila sees on 100%, on kõdunemisprotsesside tõttu hapniku hulk kuni 14% ja süsihappegaasi hulk võib ulatuda kuni 9%-ni. Nende munad on õhukese koorega ja neil on suured poorid. Munade areng kestab kaks kuud.

Kuhilates oma mune hauduvate lindude munakoorte uurimine on kinnitanud mõningaid hüpoteese dinosauruste pesitsusharjumuste kohta. Leitud dinosauruste munakoorefragmendid olid õhemad ja suurema poorsusega, kui sama suures lindude munad. Dinosauruste munakoore gaasijuhtivus oli 8–24 korda suurem linnumunade gaasijuhtivusest. See lubab järeldada, et dinosauruste mune hauti samuti kõrge niiskusega keskkonnas, seega tõenäoliselt maa all. Analoogete omadustega on ka tänapäeva reptiilide munad, mida hautakse maa all.

Naha osa hingamises

Naha osa hingamises on normaalne ja tähtis **amfiibidele**, kellel on niiske ja hästi veresoontega varustatud nahk. Näiteks mõnedel salamandritel ja konnaliigil ei olegi kopse, kuid need elavad ka kogu aeg vees. Konnadel on naha kaudu hingamine aastaringselt ligikaudu sama. Talvekuudel on vastavalt kopsude osatähtsus väiksem kui nahal ja suvekuudel on kopsude osatähtsus suurem, kui nahal.

Roomajatel on nahk gaasidele peaaegu läbimatu. Ainult vee-eluviisiga roomajatel võib naha osa gaasivahetuses ulatuda 30%-ni, kuid primaarne gaasivahetusorgan on ikkagi kops.

Imetajatel on naha roll hingamises siiski tühine. Tihtipeale on toodud näiteid (minu enda bioloogiaõpetaja), kui lapsed on surnud, olles karnevaliks kas ennast saapaviksiga "neegriks" võõbanud või mõne muu värviga (kullavärv jms.). Siinkohal on surm hapnikupuuduse tõttu välistatud. Hapnikutarbimist naha kaudu praktiliselt ei ole võimalik mõõta (see on väga väike) ja süsihappegaasi eraldumine naha kaudu on vähem kui 1% kopsude kaudu toimuvast süsihappegaasi eraldumisest. Letaalne toime on siinkohal olnud "bodypaintinguks" kasutatud värvidel (sisaldavad mürgiseid ühendeid). Ka nahkhiirtel ei ole naha osa hingamises märkimisväärne, ainult lennul suureneb süsihappegaasi eritumine naha kaudu.

Trahheedega hingamine

Loomade sõltuvust niisketest (vesistest) elupaikadest vähendab eriliste hingamisorganite - trahheede tekkimine. Lõpused ja kopsud võivad põhimõtteliselt funktsioneerida nii vees kui ka õhus. Trahheed on ainsaks hingamisorganiks, mis saab talitleda ainult õhu käes. Sekundaarselt vette elama läinud putukatel on põhimõtteliselt säilinud õhuhingamine ja nende trahheesüsteemil on terve rida vastavaid modifikatsioone.

Eri rühmade lüljalgsete loomade trahheesüsteemid ei ole teineteisega homoloogsed. Seega tuleb sellist tüüpi hingamiselundeid vaadata kui spetsiifilisi kohastumusi eluks kuival maal, mis tekkinud sõltumatult erinevates fülogeneetilistes harudes lüljalgsetel paralleelselt või konvergenselt. Funktsionaalselt lähedaste, kuid ehituselt erinevate trahheesüsteemide lai levik lüljalgsetel näitab, et trahheehingamise mehhanismil on suur eelis kuivamaa eluks, võrreldes teiste hingamissüsteemidega.

Evolutsioonis on trahheed tekkinud kattedekudedest. Trahheeloomade eellased elasid reeglina pinnases või siis kõdukihis küllastatud niiskusetingimustes, hingates kogu keha pinnaga. Üleminek veedefitsiidiga keskkonda elama sai võimalikuks katete diferentseerumisele kahes vastandsuunas -

- 1) veekadude vältimiseks katete üldise läbitavuse vähenemine vähendab oluliselt võimalust ka gaasivahetuseks.
- 2) see tingib omakorda katetes piirkondade tekkimise, millel säiliks võime gaasivahetuseks - st. väga hea läbitavus ja piisav pindala.

Kuival maal väliste gaasivahetusorganite (lõpusetaoliste jätkete) areng või tekkimine on välistatud, sellepärast gaasivahetuspinna suurenemine on võimalik ainult katete läbitavate osade keha sisse

sopistumise teel. (Kehtib ka selgroogsete kopsude suhtes.) Nii see muutus hakkas järjest rohkem edasi arenema kuni tekkisidki trahheed - hingamiselund, mis koosneb harunevate torukeste süsteemist ning väikesest avausest ühenduseks välisõhuga.

Sellise evolutsiooni mudelit saame vaadelda kuivamaaeluviisile üle läinud tüüpiliste mereloomade - hulkharjasusside näitel. Mereloomadena on neile iseloomulik hingamine kogu keha pinnaga või ka keha pinna väljakasvetega e. lõpustega, samuti on gaasivahetusel abiks parapoodiumid. Maismaaeluviisile üle läinud vormid (pinnases) meenutavad välimuselt rohkem väheharjasusse (vihmaussi) nii välimuselt kui ka liikumisviisilt (*Nereis diversicolor*). Hingamiseks kasutavad nad kogu keha pinda. Osa liike liiguvad ka maapinnal (*Lycastis vivax*, *Nereis vitabunda*), kasutades neuropoodidega, meenutades välimuselt hulkjalgseid. Neil on tugev kutiikula, eriti peapoolses kehapooles. Ka nemad hingavad põhiliselt keha pinna kaudu, kuid juba ilmnevad trahheetaolised toruja sissesopistused keha pinnal. Hingamisfunktsioon tekib siin katete baasil, mitte lõpuste baasil, nagu vähkidel. Analoogse skeemi kohaselt on trahheed tekkinud ka ülejäänud vormidel. Edasises arengus "kasvavad" torud oma täiuslikumates vormides praktiliselt iga üksiku rakuni ja vereringe ei osale enam hapniku transpordis. Lihtsamate trahheesüsteemide korral jääb hapniku transportfunktsioon vereringe hooleks.

Trahheesüsteem esineb rohkemal või vähemal määral kõikides põhilistes maa-eluviisiga lüljalgsete klassidel.

Trahheeloomad:

kakandite pseudotrahheed - on ka sissesopistised, kuid mida uhatakse hemolümfiga, torud ei joua rakkudeni.

Mõnedel hulkharjasussidel *Polychaeta* näiteks *Lycastopsis*

Onychophora - küüsikloomad või ka Ürgtrahheeloomad (*Protracheata*)

Kõikidel ämblikulaadsetel on lisaks raamatkopsudele ka mingisugused trahheed.

Putukad - siin on esindatud trahheesüsteemi täiuslikumad ja keerukamad vormid.

Veelkord peab rõhutama: maismaalüljalgsete trahheed, isegi kui nad oma struktuurilt on väga lähedased, seisneb nende homoloogsus ainult selles, et nad on katete derivaadid ja täidavad sama funktsiooni. Detailsem ehitus ja päritolu on väga erinev. Trahheesid saame tinglikult vaadata ka kui kopsude analooge - alati on nad torujad sügavad kattekudede sissesopistused kehasse.

Putukate hingamine

Trahheede tööprintsip

Trahheesüsteemi töö põhineb difusioonil ja konvektsioonil. Hapniku difusioon õhus on kiire. Samal ajal CO₂ difusioon on aeglane, kuid ta lahustub hästi hemolümfis ja ta difundeerub seal kiiresti ja hästi. Veekaod muutuvad minimaalseks, kuna peentes torukestes toimub veeauru difusioon oluliselt aeglasemalt kui hapniku difusioon. Lisaks toimub pidev hapniku liikumine keha sissepoole. ("Vastuvool samas torus"). Täiuslikemates trahheesüsteemides on seda auku, mille kaudu õhuvahetus toimub - stigma - võimalik sulgeda. Samuti on teada, et väikeste pooride kaudu kiireneb gaaside difusioon pinnanähtuste tõttu. Tahke faasi ja õhu piirpinnal toimub difusioon eriti kiiresti. Seda on näidatud taimelehtede õhulõhedes, kus gaaside liikumine õhulõhede kaudu on nii suur, et näiliselt osaleks gaasivahetuses kogu lehe pind. Ainevahetuse taseme tõusuga lisatakse difusioonile trahheede aktiivne ventilatsioon.

Trahheesüsteemi ehitus putukatel

Õhk siseneb avatud trahheesüsteemi hingamisavade kaudu. Polüpneustilistel putukatel on neid 8-10 paari: 1-2 rindmikul ja 7-8 tagakeha lülidel. Oligopneustilistel 1-2 paari. Stigmade hulk ja asetus on sõltuvuses eelkõige elukeskkonnast.

Stigma juures asub aatriumi. Siin asub sulgemisaparaat. Sulgemisaparaate on kahte tüüpi - välised ja sisemised. Sisemise sulgemisaparaadiga stigmadel on ka õhu filtreerimisaparaat - tavaliselt hulk harjaseid. Hingamisavadest algavad trahheed on ehitatud samadest komponentidest nagu kattedki - epiteel ja kutiikula. Kutiikula koosneb kutikuliinkihist ja paksust prokutiikulast. Prokutiikula moodustab spiraalsed paksendid - teniidiumi, mis hoiab trahheesid kokkulangemise eest.

Trahheetüved jagunevad stigma juures kolmeks, üks haru viib hapniku südameni, teine sooltoruni ja kolmas närviketini. Trahheetüved harunevad ja nende läbimõõt väheneb ja neid numetatakse edasi trahheoolideks. Trahheoolide lõpus on alati **tähekujulised rakud**, mis realselt toimetavadki gaasivahetust kudedega.

Algselt olid trahheed metameersed ehk iga kehalüli tagas iseenda varustamise hapnikuga. Evolutsiooniline tendents on see, et naaberlülide trahheed liituvad ja moodustuvad ka pikisuunalised, mitmeid lülisid ühendavad trahheetüved.

Trahheesüsteemis on paljudel putukatel ka osad, mille seintel puuduvad paksendid ja mille

ruumala saab muutuda. Neid ruume nimetatakse õhukottideks ja nende abil on võimalik trahheesüsteemi aktiivne ventilatsioon. Siin võime leida analoogiat lindude kopsude ventilatsiooniga, kuid see analoogia on väga kaudne.

Hingamise regulatsioonimehhanismid putukatel

Avatud trahheesüsteemiga putukatel on kaks võimaluste hingamise reguleerimiseks:

- 1) hingamisliigutuste rütmi ja amplituudi muutmine;
- 2) stigmade töö muutmine.

Aktiivsuse suurenemisel, keskkonna hapnikusisalduse langemisel või süsihappegaasi sisalduse tõusul võidakse kasutada mõlemaid regulatsioonivõimalusi või ühte neist.

Putukate hingamisliigutuste rütmi reguleerivad kahte tüüpi närvikeskused, mis määravad tagakeha lihaste kokkutõmmete rütmi ja amplituudi. **Esmane keskus** kutsub esile hingamisliigutused. Esmaseks keskuseks on tagakeha ja tagarindmiku lülide ganglionid. Igaüks neis kontrollib oma lüli hingamisliigutusi. Nendest omakorda üks ganglion on juhtiva hingamiskeskuse rollis, määrates oma rütmiga kõikide teiste segmentide rütmi ja sellega kogu putuka keha hingamisliigutuste rütmi. Tavaliselt on selleks keskuseks metatorakaal või esimese tagakeha lüli ganglion. Juhtival keskusel on spetsiaalsed generaatorneuronid, millel on spontaanse (automaatse) aktiivsuse võime. Elektriliselt kujutab tema aktiivsus perioodiliselt tekkivaid elektrilise aktiivsuse "pakette".

Sekundaarsed närvikeskused asuvad pea- või rindmikuganglionides. Nende ganglionide impulsid võivad muuta esmastes keskustes tekkivate impulsside rütmi, stimuleerides või pidurdades esmase keskuse tööd. On näidatud, et prototserebreumis asuvad seenekujulised kehad oma impulssidega pidurdavad hingamisliigutusi. Pärast nende eemaldamist ilmneb hüperventilatsioon (Tuleb arvestada, et sellises katses tekitatakse putukale suur vigastus, mis võib raskendada tulemuste adekvaatset interpreteerimist!).

Sekundaarsed hingamiskeskused kindlustavad hingamisliigutuste adaptiivsed muutused. Pea- ja rindmikuganglionidel on suur tundlikkus hemolümfis pH muutuste suhtes. Suure süsihappegaasi sisalduse korral ja hapnikupuudusel kuhjuvate lõpuni oksüdeerimata ainevahetusproduktide tõttu muutub hemolümfis pH. See kutsub esile teistes hingamiskeskustes impulsside sagenemise, mis omakorda suurendavad sekundaarsete hingamiskeskuste rütmi intensiivistumise. Nii toimub regulatsioon ühtviisi hästi nii keskkonna hapniku- ja süsihappegaasisisalduse muutustele ning organismi muutuvatele ainevahetusele.

Oluline on siin, et näiteks imetajatel reageerib hingamiskeskus ainult vere CO₂ sisalduse suurenemisele.

Kui hoida süsihappegaasi sisaldus normis ja vähendada hapnikusisaldust, ei suuda imetaja organism sellele reageerida ja võib järgneda "meeldiv" surm.

Stigmade töö reguleerimine käib sulgumisaparaadi kaudu. Stigmadel on tavaliselt üks või kaks lihast. Ühe lihasega stigmal töötab see sulgurlihasena ja lihase lõtvudes stigma avaneb katete elastsuse tõttu. Kahe lihasega stigmal on üks sulgurlihas ja teine avav lihas. Kuid ka siin toimub avanemine rohkem elastsusjõudude mõjul. Lihaste lõtvudes stigma avaneb. Inspiratoorsed stigmad suletakse väljahingamise ajal ja ekspiratoorsed stigmad sissehingamise ajal. Trahheedesse saabuva õhu kogus sõltub stigmade avamise ajast ja avatuse astmest. Näiteks tirtsu *S. gregaria* inspiratoorsed stigmad on avatud tavalistes oludes ainult 20-30% hingamistsükli kestusest. Kui CO₂ sisaldus atmosfääris tõuseb 5%-ni, pikeneb sissehingamine 80-90%-ni ventilatsioonitsüklist. Vastavalt väheneb väljahingamise aeg. Selliselt säilitatakse hapnikutarbimise tase ja kompenseeritakse kõrge CO₂ sisalduse mõju. Kõrge süsihappegaasi sisalduse juures ei suleta ka stigmasid tihedalt, vaid nad jäävad osaliselt avatuks.

Stigmade töö regulatsioon põhineb peamiselt stigmade lihaste reflektorsel pidurdamisel ja ärritamisel sünkroonselt hingamisliigutustega. Mõnedel stigmal on peale selle veel ka kesknärvisüsteemist sõltumatu regulatsioonimehhanism, mis põhineb süsihappegaasi pidurdaval toimel närvi ja lihase vahelisele impulsside ülekandele. Suur süsihappegaasi kontsentratsioon halvendab ärrituse ülekannet närvilt sulgurlihasele. Osaline selle ülekande blokeerimine viib stigmade mittetäielikule sulgemisele. Täielikul blokeerimisel stigmad jäävadki avatuks. Nii on stigmal närvisüsteemist sõltumatu regulatsioonimehhanism. See on põhiline regulaator puhkestaadiumides, eriti diapausis.

Trahheolaarne kontroll kudede hapnikuvajaduse rahuldamisel

(See on gaasivahetuse kolmanda lüli analoog)

Hingamise regulatsioonimehhanismid muudavad adekvaatselt trahheedesse saabuva hapniku hulka vastavalt vajadusele. See aga ei ole võimeline reguleerima erinevate organite varustamist hapnikuga vastavalt nende aktiivsusele. Selleks kasutavad putukad trahheolaarset kontrolli.

Trahheolaarset kontrolliks kasutatakse kahte võimalust.

Regulatsioon trahheesüsteemi morfoloogiliste muutuste kaudu

Iga organit hapnikuga varustavate trahheede hulk sõltub selle organi hapnikuvajadusest ja keskkonna hapnikusisaldusest. Kui putukal lõigata läbi mingit keha osa hapnikuga varustava trahheetüvi, siis peagi võib märgata teiste trahheolide migratsiooni puuduliku trahheatsiooni piirkonda. Selles mängivad aktiivset rolli epidermaalrakud, haarates tsütoplasmaatiliste jätketega vigastamata lähimaid trahheole ja tõmmates neid lähemale.

Trahheoolide migratsioon toimub isegi intaktsetel putukatel keskkonna vähendatud hapnikusisalduse juures. Kui putukad viibivad pikka aega hapnikuvaeses keskkonnas, muutub nende trahheoolide hulk ja asetus. Nii kompenseeritakse hapnikupuudus trahheesüsteemi intensiivsema arenguga. See süsteem toimib aga aeglaselt. Kiired muutused hapnikuvajaduse rahuldamiseks toimivad **regulatsiooniga trahhevedeliku kaudu**. Tavaliselt on trahheoolide lõpuosa täidetud vedelikuga. Vedeliku tase (hulk) sõltub konkreetse koe hapnikuvajadusest. Kui näiteks lihaskude on puhkeseisundis, on ka trahhevedeliku tase "kõrge", ta ulatub kaugemale. Lihase aktiivsuse suurenedes vedeliku tase lüheneb ja tema asemele tuleb õhk. Ka keskkonna hapniku- ja süsihappegaasi sisalduse muutumisel vedeliku tase muutub. Vedeliku tase sõltub siin koe ja selle vedeliku osmootsete rõhkude vahest.

Hemolümfi osa putukate gaasivahetuses

Klassikaliselt väidetakse, et putukate hemolümf ei osale gaasivahetuses. See on osaliselt õige. Hapnikku putukate hemolümf tõepoolest ei transpordi, kuid CO₂ transpordil hemolümf siiski osaleb. Nimelt ei välju kudedes vabanenud süsihappegaas kohe trahheesüsteemi vaid seotakse vere puhversüsteemidega (bikarbonaatidena tavaliselt). Kui vere puhverdusvõime on ammendatud, alles siis väljutatakse kogunenud süsihappegaas ühe purskena. Aktiivsel putukal kõrge ainevahetuse taseme juures pole neid tsükleid eriti märgata (võimalik, et ka puhverdussüsteemi ka ei kasutata), kuid puhkeseisundites putukatel on tükliline süsihappegaasi eraldamine väga tavapärane mehhanism. Selline gaasivahetus võimaldab trahheesid ventileerida ka passiivselt, ilma täiendavat energiat ventilatsiooniks kulutamata ning samuti viia miinimumini veekadusid.

Kui putukas on trahheesüsteemi õhuga täitnud, siis hapniku tarbimise tulemusena muutub seal õhurõhk madalamaks, kui atmosfääris, samuti muutub hapniku osarõhk madalamaks, kui atmosfääris. Trahheesüsteemi jäiga ehituse tõttu aga trahheed kokku ei lange ja kui putukas veidi stigma avab, liigub õhk õhurõhu toimel trahheesüsteemi. Nimelt sellel ajal, kui süsihappegaasi verre kogutakse, pole tarvis midagi trahheedest väljapoole viia ehk kogu õhu liikumine on ühesuunaline – väljast keha sisse.

Adaptatsioonid keskkonna hapnikusisalduse muutumisele

Hapniku vähesus veekeskkonnas (hüpoksia)

Mitmesugused adaptatsioonid on täheldatavad ka seoses veekogude hapnikurežiimiga, sest atmosfäärihingajatel on hapnikupuudusega reeglina vähem probleeme. Madala hapnikusisaldusega veekogudes elavatel liikidel (ka sama liigi isenditel) on pikemad lõpuse-

lehekesed, rohkem lõpusekaari - seega suurem hingamise pindala (Ficki seadus!).

Hapnikusisalduse muutumisele on vastavad kohastumised ka füsioloogilisel tasemel. Hapnikusisalduse langemisele (hüpoksia) reageerivad kalad vastavalt lõpustest läbi voolava vee huilga suurendamisega (hingamisliigutuste sagedus või maht või mõlemad võimalused - hüperventilatsioon). Hapnikusisalduse suurenemisel (hüperoksia) vastupidi.

Tavaliselt kaasneb hüperventilatsiooniga südame rütmi aeglustumine, mis viitab ainevahetuse taseme mõningasele langusele ja vastavalt ka vähenenud hapnikuvajadusele. Ilmselt on ajutise hapnikupuuduse üleelamiseks toimunud kohastumine kahel teel - gaasivahetusaparaadi töö intensiivsuse tõstmine ja organismis mõningane hapniku kokkuhoid.

Hingamise regulatsioonimehhanismid on kaladel uuritud ebapiisavalt. Hingamisliigutuste rütmi stimuleeritakse hingamiskeskusest piklikajus. Selle keskuse autonoomsele rütmile toimivad vere O_2 ja CO_2 kontsentratsiooni dünaamikast tingitud rütmi reguleerivad mehhanismid. On näidatud, et kalad reageerivad vee hapnikusisalduse muutustele vere hapnikusisalduse muutumise kaudu. Keskkonnas hapnikusisalduse muutumisele reageerib kala organism väikese viivitusega, mis vastab vajalikule ajale kutsumaks esile vere hapnikusisalduse vastavat muutust. Hapnikureseptorite asukoht kaladel pole täpselt selgitatud. Tõenäoliselt asuvad nad lõpustes, seljaaordis või suuõõnes. Kuivõrd süsihappegaasi difusioon ja lahustuvus on vees ca 25x parem, kui õhus. Seega on gaasivahetust limiteeriv ja reguleeriv faktor just vee hapnikusisaldus. Maismaaselgroogsetel on regulatsioon süsihappegaasi sisalduse järgi, sest õhus hapnikupuudust normaalselt ei esine.

Gaaside transport veres

Olulisi kohastumusi (vee) hapnikusisalduse muutumisele leiame ka **vere hapniku transport-funktsioonides**. Hapniku transport veres toimub kahte võimalust mööda:

- 1) vereplasmas lahustunud kujul
- 2) pöörduvalt hingamispigmentidega sidumisega.

Vereplasmas lahustunud hapniku hulk on piiratud ja see meetod hapniku transpordiks on lihtsalt kaasnev nähtus (*inimesel jaguneb transport umbes 98% hemoglobiiniga ja 2% lahustunult plasmas*). On teada vähesed ringeelundkonnaga vormid, näiteks antarktilised jääkalad (*f. Chaenichthyidae*), kelle veres hemoglobiin (või selle analoog) puudub ja hapniku transport toimub vereplasmas lahustunud kujul. Veri on nendel värvitu. Need kalad elavad hästi aereeritud külmas vees, on

passiivse eluviisiga ja madala ainevahetuse tasemega. Neile on iseloomulik suur veresoonte hulk lõpustes, suurenenud nahahingamine, suur süda ja vastavalt intensiivne vere voolamine lõpustes. Kuid isegi selliste kohastumistega on nende vastupanuvõime hüpoksiale oluliselt väiksem kui hingamispigmentidega liikidel.

Kui loomal on vereringesüsteem, mis kannab edasi ka hapnikku, siis reeglina on veres ka hapnikku edasi kandev pigment. Ühtedel loomadel osaleb see hapniku transpordil pidevalt, teistel hapnikuvaeguse olukorras, kolmandatel on tema tähtsus hapniku depoovarude loomisel. Hingamispigment võib olla lihtsalt kolloidses vormis vereplasmas (hemolümfis) või rakusiseselt.

Hingamispigmentid

Hemotsüaniin (vaske sisaldav pigment, hapnikuga seotult sinine, muidu värvitu, hemoglobiini järel levikult teisel kohal) - esineb alati lahustunult vereplasmas. On vähilaadsetel, paljudel molluskitel ja ämblikulaadsetel, mõõksabadel (*Limulus*).

Klorokruoniin (rauda sisaldav, rohelist värvi) - plasmas lahustunult neljas hulkharjasusside perekonnas *Sabellidae*, *Serpulidae*. Ühel liigil *Serpula* on ta veres koos hemoglobiiniga.

Hemerütriin (rauda sisaldav, hapnikuga seotult violetne, ilma värvitu) - esineb erilistes verekehakestes (rakkudes) mõnedel hulkharjasussidel ja kombitspärgetel (*Tentaculata*).

Hemoglobiin (rauda sisaldav, hapnikuga seotult helepunane, ilma tumepunane). Selgroogsetel loomadel vererakkudes, okasnahksetel verekehakestes, lahustunud kujul rõngussidel (vihmaussi veri on pinanel!), lüljalgsetel (alamad vähid, putukatest hironomiididel *Chironomidae* ja kiinil *Gastrophilus*), molluskitel verekehakestes, mõnedel lameussidel (trematoodid), ümarussidel (*Ascaris*, *Nippostrongylus*, *Eustrongylides*, *Camallanus*), ainuraksed (*Paramecium*, *Tetrahymena*). Isegi mõnede puude juuremügarad sisaldavad hemoglobiini, seda vaid sümbioosis bakteritega.

Selgrootute hemoglobiin erineb molekuli struktuurilt oluliselt selgroogsete hemoglobiinist. Erineb aga vaid valguline osa - globiin - erinevatel loomadel suuruselt, aminohapete koostiselt, lahustuvuselt jt. füüsikaliste parameetrite poolest. Heem ehk hapniku ja süsihappegaasi siduja on kõikidel sama. Funktsionaalsetelt omadustelt on hemoglobiinid väga sarnased. Evolutsioonis on hemoglobiin tekkinud sõltumatult palju kordi. Sellest ka erinevused ja väga laialdane levik.

Lihastes (teissuussetel, kui ka põhilistel esmassuussetel loomadel) kannab hapnikku edasi müoglobiin, mis on hemoglobiini monomeer. Müoglobiinil on hemoglobiiniga võrreldes on

suurem hapnikusidumisvõime.

Süsihappegaasi transporditakse pigmentidega suhteliselt vähem, sest ta lahustub vees palju paremini, kui hapnik. Ta on peamiselt plasmas lahustunud kujul karbonaatioonina. pH-d tagavad vere puhversüsteemid kannavad hoolt sealjuures, et veri liiga happeliseks ei muutuks.

Hemoglobiiniga seotud transport sõltub hemoglobiini (erütrotsüütide) hulgast, selle keemilistest omadustest, eriti hemoglobiini hapnikusidumisvõimest. Okshemoglobiini dissotsiatsioonikõver iseloomustab hemoglobiini hapnikuga küllastatuse astet erinevate hapniku osarõhkude juures. Maismaa selgroogsetel on sellel tavaliselt sigmoidne kuju, kaladel hüperboolne kuju. Sellel kõveral võetakse standardparameetritena kaks punkti: hapniku osarõhk, mille juures hemoglobiin on 100% küllastatud hapnikuga ja hapniku osarõhk, mille juures küllastatuse aste on 50%.

Hemoglobiini suurema hapnikusidumisvõime korral nihkub kõver vasemale (küllastumine toimub madalama hapniku osarõhu juures). Oma mõju on siin keskkonnatingimustel. Näiteks temperatuuri tõustes sidumisvõime väheneb.

Suur tähtsus on vere pH (happelisusel). Happesuse suurenedes hemoglobiini hapnikusidumisvõime väheneb ("Bohri efekt"). See on väga oluline gaasivahetuse juures kudede ja vere vahel. Kudedest tuleb verre palju CO₂, pH langeb ja hapnik vabaneb hemoglobiinist kergemini.

Hemoglobiini omadused võivad erinevatel liikidel tugevasti varieeruda sõltuvalt kohastumustest elukeskkonna gaasirežiimile. Nii on seisvates, orgaanilise ainega rikastes veekogudes elavatel kaladel hemoglobiini hapnikusidumisvõime suurem, kui kiire vooluga vees või merevees (mitte sügavike loomad!).

Hemoglobiini suurel hapnikusidumisvõimel on ka omad puudused. Vastavalt antakse halvemini ju hapnikku ära kudedele. Nii on hästi aereeritud veekogudes kõrge liikumisaktiivsusega loomadel hemoglobiini hapnikusidumisvõime mõnevõrra madalam. Sellisel juhul antakse hapnik kiiremini üle kudedele.

Hapniku küllastus (P ₉₅) ja vabanemise (P ₅₀)			
Liik	Osarõhk (kPa)	P ₉₅	P ₅₀
Havi	15-17	1.3	0.3-0.4
Karp	15-17	1.3	0.3-0.4
Angerjas	15-17	1.3	0.3-0.4
Latikas	16	3.0	0.6
Kammeljas	16	5.2	1.3
Forell	15-17	9.1	1.5-2.0
Tursk	15	9.1	2.4
Skumbria	20	13.3	2.3
Inimene	37	11.0	3.5

Halbade hapnikutingimustega veekogudes elavatel kaladel on enamasti väheliikuv eluviis, mille puhul hapniku kudedele andmise kiirus pole

nii oluline. Peale selle on nendel liikidel hästi väljendunud "Bohri efekt", mis soodustab hapniku vabanemist.

Vere hapnikusidumisvõime ja elukeskkonna hapnikurežiimi korrelatsioon on jälgitav ka ühe ja sama liigi piires, eriti erinevatel arengustaadiumidel. *Lampetra fluviatilis* jõesilmu vastsetel, kes on mudaeluviisiga on hapnikusidumisvõime ligi 6x suurem, kui täiskasvanud loomal.

Vastureaktsioonides hüpoksiale on suur osa ka erütrotsüütide hulgal. Hapnikupuuduse tundemärkide ilmnemisel toimub depooerütrotsüütide vabastamine verre, mis suurendab vere hapnikumahtuvust. Iseloomulik on, et see reaktsioon on paremini väljendunud liikidel, kes elavad halvematse hapnikutingimustes.

Kohastumused hüpoksiale õhukeskkonna loomadel

Atmosfääriõhu koostis on praktiliselt muutumatu ja tavaliselt maismaaloomade gaasivahetusel hapnikupuudust ei esine. Üksnes mõnedel erijuhtudel, spetsiifilistes ökoloogilistes tingimustes, mis mõjuvad õhu koostisele, on ilmnunud teatavad adaptatsioonid. Sellisteks kohtadeks on näiteks urud, puuõõnsused jt. kinnised peidupaigad, kus loomade elutegevuse tagajärjel koguneb CO₂ (hüperkapnia) ja väheneb hapniku osarõhk. (Süsihappegaas on õhust raskem ja see soodustabki tema kogunemist). Näiteks mutide urgudes on õhu süsihappegaasi sisaldus 0.3-3.8 % (max 5.5%), hapnikusisaldus 15-20%. Kalifornia susliku urgudes vastavalt 2.4-2.9% ja 17.6-18.3%, jänese urus 6-8% ja 13-14%. Mida suurem loom, seda rohkem ta õhu koostist mõjutab. Sarnaselt on muutunud koostisega õhk ka puuõõnsustes elavatel loomadel- ja lindudel.

Ebasoodus gaasirežiim võib kujuneda ka talvel lume all. 45-80 cm paksuse lumekohi all tõuseb CO₂ sisaldus 2.8-4.0%-ni. Siin aitavad õhuvahetusele kaasa lume pinnale ulatuvad kõrred ja põõsad ja nii ongi tavaliselt rohkem loomi sellistes kohtades. (Muidugi pole see ainus põhjus, ka toit jms.)

Urgudes elavad loomad taluvad hüperkapniat ja hüpoksiat paremini kui teised loomad, kes ei puutu oma elus taoliste nähtustega kokku. Adaptiivsed mehhanismid sellise olukorra talumiseks on eelkõige seotud vere gaasitranspordiomadustega. Suurenenud on hemoglobiini hapnikusidumisvõime. Tavaliselt on uruloomadel mõnevõrra väiksem ainevahetuse tase, mis samuti vähendab hapnikuvajadust. Lisaks ka hingamiskeskuse suur tolerantsus vere süsihappegaasisalduse suhtes. (Imetajatel reguleeritakse hingamisliigutuse sagedust vere süsihappegaasisalduse kaudu.). Need kohastumused on eriti iseloomulikud talveuinakute ajal. Huvitaval kombel on taolised reaktsioonid jälgitavad ka siili kerratõmbumise ajal hädaolukorras.

Õõnsustes elavatel lindudel pole erilise kohastumusi kirjeldatud. Ilmselt on nende hingamine niisamagi piisavalt efektiivne ka sellises olukorras.

Kõrgmäestiku mõju

Suurem hulk teadmistest, kõrgmäestiku- ja madala õhurõhu toimest tuleb uuringutest inimesel. Mägironijad tunnevad füüsilise suutlikkuse vähenemist 3000–4000 m kõrgusel. Põhiline õhu omaduste muutumine hingamise suhtes tekib õhurõhu muutumisega. Kui rõhk langeb, väheneb ka koos sellega hapniku osarõhk. Eelkõige on see iseloomulik olukord mägedes. Eriti hästi on sellest aspektist uuritud imetajad.

Kohastumused on kahte põhilist tüüpi:

- 1) adaptatsioonid hüpoksiale
- 2) kohastumused paremaks hapniku omastamiseks.

Hüpoksiale kohastumused toimivad põhiliselt kudede tasemel, milleks on üldine kudede vastupidavuse suurenemine hapnikupuudusele ja anaeroobse glükolüüsi intensiivistumine.

Kohastumused paremaks hapniku omastamiseks kujutavad endast kompensatoorseid reaktsioone kudede normaalse hapnikuvajaduse rahuldamiseks hapniku raskendatud verre pääsemise tingimuses. Need reaktsioonid toimuvad mitmel tasandil ja erineva kiirusega.

Kõige kiiremini hakkavad toimima hingamissageduse ja südame löögisageduse suurendamine - intensiivistatakse kopsude ventilatsiooni ja tsirkulatsiooni. Paralleelselt sellega suurendatakse vere hapnikumahutavust - suurendatakse erütrotsüütide hulka. See protsess toimub teatava ajalise nihkega. Alguses ja lühiajalisel toimel on võimalik kasutada veredepoost varurakke. Pikemal aklimatisatsioonil asendub hüperventilatsioon ja südame löögisageduse kiirendamine üldise erütropoesiprotsesside muutumisega, mille tulemusena suureneb veres hemoglobiini hulk. (Sportlaste kõrgmäestikutreeningud, "veredoping"). Kõrgmäestikuloomadel võib sama efekti anda ka lihtsalt vere hulga suurenemine, ilma hemoglobiini suhtelist hulka suurenemata.

Samuti on kõrgmäestikuloomadel hemoglobiini hapnikusidumisvõime suurenenud. Ehk me näeme mehhanismidelt analoogseid kohastumusi nagu kaladelgi.

Kudede tasemel toimuvad samuti muutused hapnikuvaesemast verest parema hapniku omastamise suunas. Sellest küljest on iseloomulik ensümaatiliste süsteemide aktiivsuse muutumine ja kudede hingamispigmenti - müoglobiini - hulga suurenemine. Müoglobiinile on iseloomulik suurem hapnikusidumisvõime, kui hemoglobiinil ja nii moodustub lihastes teatav hapnikuvaru.

Anaeroobne metabolism. Hapnikuvõla tasumine

On organisme,

- 1) kes üldse ei talu vähimatki hapnikupuudust (mõned ripsloomad jms)
- 2) elavad väga hapnikuvases keskkonnas, kuid on võimelised hapnikku omastama võimaluse korral (siseparasiidid)
- 3) aeroobsed organismid, kes on võimelised suhteliselt pikka aega (tunde) viibima anaerobioosis (konnad, vihmaussid, putukad (diapaus), taliuinakus imetajad). Näiteks koger võib olla 5.5 kuud täielikult läbi külmunud jääs täiesti ilma hapnikuta.
- 4) aeroobid, kes on väga tundlikud hapnikupuuduse suhtes - imetajad, linnud, putukad, peajalgised molluskid.

Loomad, kes satuvad mõneks ajaks hapnikupuudusse peavad rahuldama energiavajaduse mitteoksüdatiivsete e. anaeroobsete protsessidega. Tavaliseks teeks on siin glükolüüs. Ilma hapniku osaluseta tekib siin piimhape, mis seotakse tavaliselt lihastes. Hiljem aeroobsetes tingimustes hapniku puudujääk kompenseeritakse intensiivsema hingamisega ja piimhape oksüdeeritakse (ka pärast jooksmist kõik lõõtsutavad!). Piimhappe kogumisele paneb piiri siiski vere puhverduisvõime.

Teine võimalus on anaeroobse glükolüüsi jääkproduktid eritada välja, kuid suhteliselt energiarikaste ainete eritamine on suhteliselt ebaratsionaalne. Kolmandaks võimaluseks on piimhappe edasine lagundamine. Näiteks kuldkala suudab samuti hästi taluda anoksiat. Tema kehas moodustatakse piimhappes etanool mis eritatakse kehast välja. Mis on sellise süsteemi eelis? Kalade vere puhverduisvõime on väga väike ja kala peab maksimaalselt vältima piimhappe liia sattumist verre. Etanool lahustub vees väga hästi ja ka difundeerub kergelt lõpuste kaudu välja. Sel moel väldib kala atsidoosi, kuigi etanooli kui väga energiarikka ühendi eritamise on mõnes mõttes ka suur raiskamine. Kas kala ei saa alkoholi joobet? Inimesele on toksiline alkoholikogus veres 0.25%. Tavaliselt autojuhtidele on lubatav piir 0.05%. Kuldkalal on kõige suurem etanooli kogus mõõdetud 0.024%, mis on umbes pool inimesele lubatavast kogusest nii et kalad "purju" tõenäoliselt ei jää.

Sõltuv ja sõltumatu hapnikutarbimise tüüp

Paljud loomad, nagu ka eelpool nägime, on võimelised kompenseerima keskkonna hapnikusisalduse muutumise (kui see väheneb) hingamise intensiivistamisega ja kui see tõuseb, siis vastavalt hapnikutarbimise stabiliseerimisega optimaalsel nivool. Selliseid loomi nimetatakse **sõltumatu hapnikutarbimise** tüübiga loomadeks. Loomulikult on nii veeloomadel kui ka

maismaaloomadel teatud kriitiline hapnikusisalduse piir, millest allapoole langedes hingamiselundid enam ei ole võimelised tagama organismi varustamist hapnikuga. Kui hapnikusisaldus langeb alla seda piiri, algab hapnikutarbimise kiire langus. Kriitiline hapnikusisaldus on eri liikidel väga erinev. Sõltumatu hapnikutarbimise tüübiga loomad on näiteks:

Enamus ainurakseid (*Tetrahymena*, *Paramecium*, *Trypanosoma*); Ainuõõssed (*Hydra*); Rõngussid (*Tubifex*, *Lumbricus*, *Hirudo*); Okasnahksete munad; Mõned parasiitussid (*Trichinella*, *Nematodirus*, *Haemonchus*, *Rhabditis*); Molluskid (austrid, *Mytilus* (rannakarp) jt.); Vähilaadsed (aerjalaline *Calanus*, *Uca* jt.); Putukad; Enamus veeselgroogseid, kõik maismaaselgroogsed ja putukad. See nimekiri pole muidugi täiuslik, kuid annab ettekujutuse funktsiooni levikust loomadel.

Kas siis, kui hapnikku saab keskkonda rohkem, kui tavaliselt, jääb nende loomade hapnikutarbimise tase tavalisele nivoole. Näiteks kui imetajatel asendada õhk puhta hapnikuga, jääb nende hapnikutarbimise tase muutumatuks. Juurde tuleb muidugi hapniku toksilisuse probleem.

Vastand on **sõltuva hapnikutarbimisega** tüüp. Sellisel juhul on looma hapnikutarbimine täielikus sõltuvuses keskkonna hapnikusisaldusest. Sõltuva hapnikutarbimistüübiga loomad on: Osa ainurakseid (*Spirostomum*); Mõned ainuõõssed aktiinid (*Cassiopea*); Vabalt elavad ussid (*Sipunculus*, *Erpobdella*, *Nereis*), Enamus parasiitusse (imiussid *Trematoda*, *Scistosoma*, paelussid *Diphyllobothrium*, nematoodid *Ascaris*, *Litomosoides*); Mõned molluskid ja vähilaadsed (*Homarus*, *Daphnia*, merevähilaadsed); Täiskasvanud okasnahksed (meritähed, merisiilikud); Mõned veeputukad (*Ephemera*, *Anatopynia*, *Tanytarsus*); Mõned selgroogsed (*Opsanus* - konnkala, *Triturus purrhogaster* - ?) põhjaeluviisiga nahahingamisega kalad. On ka nende kahe tüübi vaheforme.

Nendele hingamise tüüpidele ja kriitiline hapniku kontsentratsioonile omavad mõju paljus sisemised ja välised faktorid. Need on looma üldine aktiivsus ja ainevahetuse tase, aklimatisatsioon madalale hapnikusisaldusele, hapnikutransportsüsteemi omadused ja hingamisepiteeli omadused (varustatus veresoontega, hingamisliigutused). Üks määravamaid on selle juures transportpigmenti olemasolu ja hapnikusidumisvõime. *Tavaliselt ainuraksed loomad, organismid, kelle hingamispigment küllastub hapnikuga selle madala kontsentratsiooni juures ja trahbeeloomad on reeglina sõltumatu hapnikutarbimistüübiga.*

Hapniku liig keskkonnas

1 atm rõhu juures olev puhas hapnik on ohtlik enamusele püsisoojastele loomadele. (tõenäoliselt

ka teistele loomadele, aga vastavaid uuringuid on vähe). Inimene saab hingata puhtast hapnikku kuni 12 tundi. Pärast 24 tunni möödumist tunneb ta suurenenud ärritust kopsudes ja üldist hirmu. Kui rotte hoida puhtas hapnikus, surevad nad mõne päeva pärast tugeva kopsukahjustuse tõttu. Kui õhurõhk on suurem kui 1 atm, arenevad närvilisuse tundemärgid enne kui kopsukahjustuse mõju. Pidev hingamine 2 atm juures põhjustab krampe ja liigutamine vähendab vastupanuvõimet. 3 atm juures olevat hapnikku talub inimene koge rohkem mõned tunnid kuni pöördumatute muutusteni. Siit tuleneb tähtsus tuukritele - kui sukelduja laskub 40 m sügavusele ja hingab puhtast atmosfääriõhku, mis sellisel sügavusel on 5 atm juures, on hapniku osarõhk seal 1 atm st. ligikaudu toksilisuse piiril. Seega puhta suruõhu kasutamine suurema sukeldumise sügavuse juures on väga ohtlik. Sellepärast kasutatakse suurtel sukeldumise sügavustel vähendatud hapnikusisaldusega õhku nii, et hapniku osarõhk ei ületaks 0.5 atm.

Gaasivahetus liikumisel ühest keskkonnast teise

Eelkõige käsitleme siinkohal loomi, kes hingavad atmosfääriõhku, kuid tegutsevad mingi aja vee all. Sukeldujad loomad on põhiliselt imetajad, linnud ja putukad. Adaptatsioone vee-eluks on praktiliselt kõikidel seltsidel va. nahkhiired, *Lagomorpha* (jäneseid ja küülikud) ja primaadid (viimane väide on viimaste uuringutega kahtluse alla seatud, sest näiteks inimesel on leitud spetsiifilise vee-elulisi adaptatsioone)..

Ei lõpused ei sobi õhuhingamiseks ega kopsu ei saa kasutada veehingamiseks. Kuidas rahuldavad oma hapnikuvajaduse loomad liikumisel ühest keskkonnast teise? Kuivõrd sukeldumistingimused on samad, on ka erinevate sukelloomade poolt kasutatavad füsioloogilised mehhanismid on sarnased.

Põhimõtteliselt on sukeldumine see adaptatsioon hapnikupuudusele. Siiski on sukeldumisel ka mõningaid spetsiifilisi probleeme.

1. Kessoontõbi e. aeroemboolia.

Viibides pikka aega sügavamal kui 20 meetrit lahustub kudedes olulisel hulgal gaase, eriti lämmastikku. See on probleemiks akvalangistidel ja tuukritel. Kiirel tõusmisel rõhk väheneb, koed muutuvad gaasidest üleküllastatuks ja veresoontes tekivad õhumullid, mis blokeerivad vereringe. Mis edasi järgneb, on teada. Ometi hülged ja vaalad võivad kiiresti pinnale tõusta ilma, et mulle tekiks. Selgub, et nendel üleküllastatuse probleeme ei ole. Vahe on selles, et loomad ei võta tavaliselt vee alla kaasa õhku. Hülged ja vaalad hingavad enne sukeldumist välja ja kopsudesse jääb alles nii vähe õhku, et see ei tekita üleküllastust. samuti on vereringe sukeldumise ajal kopsudes väga väike.

2. Hapniku toksilisus (vt. eespoolt). See on jälle aktuaalne ainult akvalangistidele.

3. Inertgaaside narkootiline toime. Jällegi on aktuaalne üksnes gaasilist õhku hingavatele

tuukritele. Lämmastikul on samasugune toime nagu naerugaasil, kuid see ilmneb alles suurel rõhul ca. 10 atm. Seega sügavamal, kui 100m ei saa hingata atmosfääriõhku ja lämmastik asendatakse heeliumiga või ka vesinikuga, kuid suurteil sügavustel on ka heeliumil kõrvalmõjusid. Teine võimalus on asendada pehme ülikond jäiga tuukriülikonnaga, kus saab säilitada madala rõhu. Sukleduval loomadel seda probleemi jällegi ei ole, sest nad ei võta gaasilist õhku vee alla kaasa..

4. Suure rõhu otsene mõju.

Tavalistel sukelloomad ei ole rõhk probleemiks, sest Weddelli hülgel maksimaalsed sukeldumised kuni 600m ja kashelotil kuni 1100 m on vaid lühiajalised liikumised. Küll on põhjust arvata, et suure rõhk mõjutab biokeemilisi reaktsioone ja orgaaniliste ainete struktuuri. Konkreetseid andmeid selle kohta on vähe, kuna süvamereloomade uurimine on väga keeruline.

Põhiliselt on sukelloomad probleemiks kudede **5. hapnikuga varustamisega**

Nahahingamise osatähtsus on märgatav ainult sukelduval roomajatel (kilpkonnad, maod). Mõned kilpkonnad kasutavad pärasoolt.

Hapnikutagavarade loomine sukeldumiseks

Suurema kopsumahu arvelt on seda teha võimatu (kessonntõbi, raskused sukeldumisel). Ainuke võimalus hapniku kaasa võtmiseks on teha seda veres seotult (lahustunult). Nii ongi sukelloomad vere hulk suhteliselt suurem ja seal on rohkem hemoglobiini. Samuti seotakse suur hulk hapnikku musklites müoglobiiniga. Müoglobiini hulk lihastes on suhteliselt väiksem kui hemoglobiini veres. Sukelloomad on müoglobiini hulk veres oluliselt suurem, kui kuivamaaloomadel (5-10x). Nii ongi, et hülgel on sukeldumiseks kaasa võetud hapniku hulk kaaluühiku kohta umbes kaks korda rohkem hapnikku, kui näiteks inimesel. Puhkeseisundi ainevahetuse taset arvestades jätkuks hülgele kaasa võetud hapnikust 5 minutiks. Ometi võivad hülged sukelduda vähemalt kolm korda kauem. (Inimene võiks sukelduda 4 min, maksimaalne on siiski 2 min). Kuidas?

Kohastumused hapnikutagavarade ökonoomseks kasutamiseks

Üks kõige iseloomulikum kohastumine on südame löögisageduse järsk langemine sukeldumisel. Hülgel langeb südame löögisagedus 140 1/min pealt sukeldumisel kohe 40 1/min ja edasi veel 20 1/min. Seda refleksi tuntakse ka **sukelrefleksi** nime all. Huvitav on siinjuures, et lindudel pole sukelrefleksi leitud! Võimalik, et mingil määral kasutavad linnud sukeldumise ajal õhukottides olevat õhku. Ka on nende sukeldumine lühem.

Imetajatel (va. primaadid) on sukelrefleks väga levinud nähtus. Seda on leitud ka näiteks sigadel, krokodillidel jt. Vaatamata südame töö aeglustumisele säilib normaalne vererõhk. See tuleneb vereringe vähenemisest perifeersete veresoonte vasokonstriksioonist e. kokkutõmbumisest.

Vereringest jäetakse kõrvale kõik, mis hädasti ei vaja hapnikku - seedelundkond, kopsud, isegi enamuse lihased jäetakse sukeldumisel verest ilma (müoglobiin!). Samal ajal sukeldujate loomade lihaste anaeroobne töövõime küllaltki hea. Piimhape seotakse lihastes ja vabastatakse sealt alles pinnale tilekul. Säilib kesknärvisüsteemi varustamine verega ja hapnikuga.

Analoogne bradükardia esineb ka kaladel, kui nad veest välja tõstetakse. Mudakalal (õhuhingaja) ilmneb klassikaline sukelrefleks vette minekul. Sukeldumise ajal väheneb pisut ka üldine ainevahetuse tase, kui seda on raske hinnata. Pigem on see üldise sukelrefleksi kompleksne toime.

Veeputukate hingamine

Putukad on vee-eluviisile üle läinud sekundaarselt st. maismaalt. Praktiliselt kõik veeputukad on magevees, üksikud riimvees ja merevees putukaid pole (probleemid soolaainevahetusega). Kõikidel veeputukatel säilivad trahheed!

Lihtsamal juhul toimubki hingamine nagu kuivamaa putukatel - läbi stigmade. Sellisel juhul väheneb stigmade hulk ja järele jääb tavaliselt tagumine paar. Stigmade ümbrus on hüdrofoobne ja nii on lihtne seda õhu kätte pista. Trahheed on küllaltki mahukad, et hoida mõneks ajaks piisavat hapnikuvaru. (Ka õhu käes ei ole stigmad kogu aeg avatud!). Kaasa võetavaid koguseid piirab ujuvus.

Paljud putukad kannavad õhku keha välispinnal ja stigmad avanevad sellesse õhukihti. Ujurite valmikutel on kattetiibade alune ruum õhku täis ja stigmad avanevad sinna. Selgsõuduril *Notonecta* on kõhtmisel poolel õhumull. Kas sellise mooduse juures on probleeme ujuvusega ja need putukad peavad pidevalt ujuma, et mitte pinnale tõusta. Küll aga on taoline moodus tunduvalt efektiivsem kui ainult trahheede kasutamine. Nimelt toimub selle õhumulli kaudu ka vee all õhuvahetus. Kui selgsõudur uputada vette, mis on tasakaalus puhta lämmastikuga, elab ta ainult 5 minutit. Kui vesi on tasakaalus õhuga, siis elab ta 6 tundi. Kui vesi on tasakaalus puhta hapnikuga, ja putukal samuti lastakse kaasa võtta ainult puhas hapnik, siis ainult 35 minutit. Millest selline ootamatu erinevus?

Sellel on kaks põhjust: 1) õhumull ise on hapnikutagavara, 2) õhumull toimib difuusse lõpusena, millesse ümbritsevast veest difundeerub hapnikku. Õhuruum vees, kui see on tasakaalus õhuga ja mille seinad on gaasidele läbitavad, sisaldab samuti samas vahekorras gaase, mis vees. Esimesel juhul (lämmastik) läheb putukas õhumulliga hapnikuvabasse vette. Hapnik kaob mullist, sest putukas tarbib seda ise, kuid rohkem lahustub seda ümbritsevas vees ja 5 minuti pärast on hapnik otsas. Teisel juhtumil (õhk) pärast mõnda aega vähenda putukas mullis hapniku hulka ütleme 5% ja süsihappegaasi hulk suureneb 1%-ni. Ülejäänud osa, 94% mullist moodustab lämmastik. Nüüd

on hapniku osarõhk mullis väiksem, kui vees ja hapnik difundeerub veest mulli. Süsihappegaas mullist ära. Kuna vees on lämmastiku tasakaal õhuga (79% lämmastikku) on mullis pidevalt lämmastiku osarõhk suurem, kui vees ja lämmastik lahustub samuti tasapisi vees. See aga võtab aega tunde. Kolmandal juhtumil (puhas hapnik nii mullis kui vees) kaob mull vastavalt sellele, kuidas putukas hapnikku tarbib. Difusiooni mulli praktiliselt ei toimu, sest kontsentratsioonigradienti mulli ja vee vahel hapniku osas ei teki. Eraldunud süsihappegaas lahustub vees kiiresti. Õhumulliga hingamist mõjutab sukeldumise sügavus - mida sügavamale minna, seda kiiremini mull kaob.

Õhumulli saab aga täiustada ja nn. täiustatud õhumull on plastron. Sellise juhul on teatav keha osa tihedalt kaetud hüdrofoobsete karvakestega, mis moodustavad märgumatu pinna. Nende karvakeste vahelt ei kao õhk kunagi. Näiteks lutikal *Aphelocheirus* on 2 miljonit karvakest plastroni ruutmillimeetri kohta ja iga karvake on 5 µm pikk. Seega on plastron praktiliselt igavene ja need putukad saavad jääda vee alla piiramatuks ajaks.

On ka putukate vastsevorme, kelledel on lõpused. Trahheelõpused kiilide vastsetel, ühepäevikud. Lõpuste sees on veresoonte asemel ikkagi trahheed. Sukelrefleksi putukatel ei ole kirjeldatud.

Temperatuuri, süsihappegaasi sisalduse, vee soolsuse mõju hingamisele

Homoiotermsetel loomadel on põhiainevahetuse tase madalaim nn. optimaalses temperatuuris. Sellest erinevas temperatuuris hapniku tarbimine tõuseb. Poikülotermsetel organismidel hapnikutarbinime tõuseb umbes 2-2.5x 10 °C kohta. Seda loomulikult füsioloogilistes piirides. Teatud temperatuurist (ca 40 °C) saabub surm. Kaladel tõuseb ainevahetuse tase pidevalt. Putukatel ilmneb enne letaalset temperatuuri väike ainevahetuse taseme langus.

Kõigusoojastel külmaveeloomadel on tavaliselt madal ainevahetuse tase, kui nende sugulastel soojaveeloomadel. Pannes nad samasse temperatuuri, on külmaveeloomadel alati kõrgem ainevahetuse tase, kui soojaveeloomadel.

Suure süsihappegaasi sisalduse juures vees väheneb paljudel veeloomadel hapnikutarbimine.

Väiksematel mageveeloomadel (molluskid, vähid) on alati kõrgem ainevahetuse tase, kui lähedastel liikidel merevees. Mereloomadel on täheldatav ka hapnikutarbimise tõus soolsuse vähenedes. Suurtel loomadel see sõltuvus puudub.

Kokkuvõte

Üldised kohastumused gaasivahetuse tagamiseks tagamaks organismi varustatust hapnikuga ja süsihappegaasi eraldamist muutuvates keskkonnatingimustes hapniku sisalduse suhtes:

- 1) gaasivahetus väliskeskkonna ja hingamispinna vahel
gaasivahetuspind ja selle suurus, gaasivahetusorgani teke, aktiivne liigutamine (hingamise), vastuvoolu printsiip;
- 2) keha sisekeskkonna läbimine hingamisgaaside (O_2 ja CO_2) poolt lihtsa diffusiooni teel või tsirkuleerivate vedelike poolt transpordituna;
transportsüsteemi teke ise, transportpigmenti hapnikusidumisvõime muutumine (suurendamine), õhu vahetu kudedeni juhtimine (trahheeloomad)
- 3) gaasivahetus keha sisekeskkonna vedelike ja kudede vahel.
pH mõju transportpigmenti hapnikusidumisvõimele (Bohri efekt), reservi tekitamine kudedes (müoglobiin), ainevahetuse taseme muutmine (muutumine).